ANTONIO CARLOS DA SILVA

TEMPERATURA CRÍTICA MÁXIMA DE ARTRÓPODES EM BIOMAS
BRASILEIROS: UMA ABORDAGEM MACROFISIOLÓGICA

CRITICAL THERMAL MAXIMUM OF ARTHROPODS IN BRAZILIAN BIOMES:
MACROPHYSIOLOGICAL APPROACH

São Paulo

2016

ANTONIO CARLOS DA SILVA

TEMPERATURA CRÍTICA MÁXIMA DE AR-
TRÓPODES EM BIOMAS BRASILEIROS: UMA
ABORDAGEM MACROFISIOLÓGICA

CRITICAL THERMAL MAXIMUM OF ARTHROPODS
IN BRAZILIAN BIOMES: MACROPHYSIOLOGICAL
APPROACH

Tese apresentada ao Instituto de Biociên-
cias da Universidade de São Paulo, para a
obtenção de Título de Doutor em Ciências,
na Área de Fisiologia Geral.

Orientador: Carlos Arturo Navas Iannini

São Paulo

2016

Ficha Catalográfica

Da Silva, Antonio Carlos

TEMPERATURA CRÍTICA MÁXIMA DE
ARTRÓPODES EM BIOMAS BRASILEIROS:
UMA ABORDAGEM MACROFISIOLÓGICA
70p.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo.
Departamento de Fisiologia.

1. Temperatura Crítica Máxima (TCMax)
2. Artrópodes Terrestres 3. Biomas
I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Fisiologia.

Comissão Julgadora:

Prof.(a) Dr.(a)

Prof.(a) Dr.(a)

Prof.(a) Dr.(a)

Prof.(a) Dr.(a)

O Carvalho e o Caniço

Um carvalho, de bom coração, porém superficial em seus julgamentos, uma vez que acreditava na superioridade da aparência e desconhecia os valores verdadeiros ocultos na essência, olhando a fragilidade do caniço e dele se compadecendo, assim falou:

- A natureza foi injusta com você. Frágil como é, um passarinho é uma carga pesada para suas forças. E o mais fraco dos ventos o obriga a inclinar-se e vergar a fronte. Ainda se tivesse nascido à sombra de minha ramagem e fosse mais alto, eu poderia servir de escudo para você e protegê-lo das tempestades que o ameaçam...

O caniço agradeceu a compaixão e a bondade do carvalho e replicou: Não se preocupe com a minha suposta fragilidade. Você se engana com ela. Por trás dessa aparência delicada existe, em essência, uma força que me faz ser forte e autossuficiente. Eu sou flexível. Eu me curvo, se preciso for, mas não quebro. Na verdade, os ventos são mais perigosos para você do que para mim...

La Fontaine

AGRADECIMENTOS

Este projeto foi possível graças à bondade e generosidade de muitas pessoas, sendo um grande prazer agradecer a todos que têm me inspirado, guiando-me ao longo desta jornada.

Primeiramente, ao meu orientador Carlos Arturo Navas Iannini, por ter me aceitado como seu aluno no Laboratório de Ecofisiologia e Fisiologia Evolutiva, acreditando durante anos em meu potencial de aprendizado, com paciência e generosidade propondo caminhos para minha formação acadêmica, sempre encorajando. Seus suporte e *insights* foram fundamentais neste processo.

Ao amigo e colaborador de trabalho, Pedro Leite Ribeiro, pelas inestimáveis orientação, mentoria e parceria de campo, persistente e generoso no decorrer dos anos.

Aos professores Fernando Ribeiro Gomes e André Frazão Helene, pelas sugestões ao longo do desenvolvimento do trabalho.

Aos meus pais Júbio e Rosa, pelo amor, pelas renúncias, pelo imenso incentivo com que me estimularam a prosseguir nos estudos.

À Mirela, minha irmã, pelo imenso carinho e incondicional apoio em todas as horas.

À Suene, pelo companheirismo constante e irrestrito ao longo deste processo.

Ao Joaquim, pela amizade no transcorrer deste trabalho.

Aos amigos do G.E.E.C.S., Vó Cândida, Cirinéia, Bezerra e colaboradores, pela amizade, carinho e estímulo em todos os momentos de maior incerteza;

A todos os amigos de laboratório e de departamento, pela convivência acadêmica, em especial a Fernando Marques, Renata Brandt e Victor, pela consultoria em estatística; a Renata Vaz, Leopoldo Barletta, Danielli Victoratti, Sílvio Izidoro, Ana Ronconi e Ananda Brito, pela inestimável ajuda nas coletas de campo; a Inês da Rosa, Isabel, Eleonora, Eduardo Moretti, Marcelo Arruda, Jesus Ortega, Laura Camila, Juan Manuel e Henrique que contribuíram com discussões e acaloradas risadas; aos colegas que ajudaram na identificação dos espécimens: Carlos Eduardo Sanhudo (Formigas), Igor Cizauska (Opiliões, Aranhas, Ácaros), João Paulo Pena Barbosa (Chilopoda e Diplopoda), Natália Senna (Insecta).

A Julian Shorto e Cirinéia Maffei, que gentilmente ajudaram na revisão da tese.

Aos amigos do Magdala, pela amizade e estímulo.

Aos secretários Hélder, Roseli, Gisele e Érika, pelo apoio na resolução de muitas pendências acadêmicas;

Agradeço à Universidade de São Paulo, ao Instituto de Biociências e ao Departamento de Fisiologia, pela inestimável oportunidade oferecida;

À CAPES, pela bolsa concedida.

Ao IBAMA, pela licença concedida.

À UFAM, na pessoa do professor Leandro, pelo acesso à Fazenda Experimental.

Ao Sr. Assis e família, por nos receberem em sua casa nas coletas em Angicos.

Ao Instituto Florestal de São Paulo, pelo acesso ao horto florestal em Itirapina e Campos do Jordão;

Ao Museu de Zoologia da USP, pelo acesso à Estação Biológica de Boraceia.

Sumário

Lista de Figuras e Tabelas	viii
Resumo.....	ix
Abstract	x
1. Introdução	11
5.Conclusão e Direções Futuras	20
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	21

Lista de Figuras e Tabelas

FIGURA 1. ABORDAGEM MACROFISIOLÓGICA. A) EXEMPLO DE MATRIZ PARA A COMPARAÇÃO DA TEMPERATURA CRÍTICA MÁXIMA (TCMAX), INTERESPECÍFICA REPRESENTADA EM LARANJA, INTRAESPECÍFICA, EM VERDE E ENTRE ASSEMBLEIAS,¹ EM AZUL. B) RELAÇÃO DE PADRÕES ECOLÓGICOS, FISIOLÓGICOS E GEOGRÁFICOS NO CONTEXTO DE VÁRIAS ABORDAGENS DE MODELAGEM. C) REPRESENTAÇÃO DE POSSÍVEIS RESULTADOS ONDE AS INTERAÇÕES ENTRE AS ESPÉCIES, AS CARACTERÍSTICAS DE INTERESSE E O AMBIENTE PODEM SER DESASSOCIADAS. MODIFICADO DE (CHOWN E GASTON, 2016). 14

Resumo

Da-Silva, A.C. **Temperatura crítica máxima de artrópodes em biomas brasileiros: uma abordagem macrofisiológica**. 2016. 70p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2016.

As mudanças climáticas influenciarão as médias de temperaturas ambientais e a frequência de eventos extremos com consequências ainda desconhecidas para a fauna. Conhecer os limites fisiológicos dos organismos ao aumento de temperatura pode ajudar a ampliar os marcos conceituais dos impactos regionais das mudanças climáticas sobre a fauna. Este trabalho aborda como a diversidade fisiológica representada pela tolerância termal da fauna de artrópodes terrestres está relacionada entre os biomas do Brasil, em uma perspectiva macrofisiológica (ampla escala espacial). Especificamente, coletou-se a temperatura crítica máxima (TCMax) de espécimens de artrópodes das Classes Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Entognatha (Collembola), Insecta e Malacostraca (Oniscidea) nos biomas de Mata Atlântica (*strictu sensu*), Mata Atlântica de Altitude, Cerrado, Amazônia e Caatinga. Os artrópodes foram utilizados como modelo de estudo por permitirem uma associação mais clara com a teoria disponível sobre limites fisiológicos e o ambiente físico. Assim, foram investigados padrões de variação da TCMax entre e dentro dos biomas, considerando ou não a categoria sistemática. Igualmente, foi avaliada a relação da TCMax da fauna de artrópodes com variáveis bioclimáticas representantes do ambiente termal nos biomas. No aspecto de margem de segurança termal, avaliou-se a potencial tolerância ao aquecimento da fauna de artrópodes nos biomas. Os resultados mostraram que existe ampla diversidade fisiológica da fauna de artrópodes, com padrões atrelados aos biomas do Brasil. A relação do padrão de tolerância termal dos espécimens de artrópodes com o bioma é complexa, havendo nuances de variação dentro e entre os biomas. Houve grande proporção de fauna termotolerante no bioma da Caatinga e menor proporção de fauna termotolerante na Mata Atlântica. Quanto às margens de segurança termal, os dados de tolerância ao aquecimento sugerem que não há grande susceptibilidade ao aquecimento da fauna de artrópodes nos biomas do Brasil. Este trabalho contribui para ampliar a discussão dos possíveis impactos das mudanças climáticas em seus aspectos regionais, tendo em vista a diversidade fisiológica da fauna de artrópodes terrestres nos biomas brasileiros. Igualmente, os dados podem servir como uma importante base para a incorporação em avaliações globais da vulnerabilidade dos ectotérmicos frente às mudanças do clima.

Palavras chaves. Artrópodes terrestres, macrofisiologia, temperatura crítica máxima (TCMax), tolerância termal, biomas

Abstract

Da-Silva, A.C. **Critical thermal maximum of arthropods in brazilian biomes: macrophysiological approach.** 2016. 70p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2016.

Climate change will affect the average environmental temperatures and the frequency of extreme events with still unknown consequences for wildlife. To understand the physiological limits of organisms in relation to the increase in environmental temperature can help extend the conceptual frameworks of climate change regional impacts on wildlife. This work discusses how the physiological diversity represented by the thermal tolerance of terrestrial arthropod fauna is related among biomes of Brazil in a macrophysiological perspective (large spatial scale). It was collected critical thermal maximum (CTMax) of specimens of the class Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Entognatha (Collembola), Insecta and Malacostraca (Oniscidea) in the biomes of the Atlantic Forest (*strictu sensu*), Atlantic Forest Highland, Cerrado (Brazilian Savanna), Amazonia and Caatinga. The arthropods were used as model to allow a better association with the available theory of physiological limits and the physical environment. Thus, it was investigated variation in patterns of CTMax between and within biomes considering or not the systematic category. It was also evaluated the relationship of CTMax of the arthropod fauna with bioclimatic variables as representative of the thermal environment in the biomes. In terms of thermal safety margin, it was evaluated potential warming tolerance of the arthropod fauna in the biomes. The results show that there is a broad physiological diversity of arthropod fauna with patterns linked to brazilian biomes. The ratio between thermal tolerance patterns of arthropod specimens and the biome is complex, there were varying nuances within and between biomes. There is a large proportion of thermotolerant fauna in the Caatinga biome and a lesser proportion of thermotolerant fauna in the Atlantic Forest. The warming tolerance data suggest that the susceptibility to heat of the arthropod fauna in brazilian biomes is small. This work will help to expand discussions of potential impacts of climate change regional aspects considering the view of the physiological diversity of terrestrial arthropod fauna in the brazilian biomes. In addition, the data can be as an important basis for incorporation into global vulnerability assessments on terrestrial ectotherms in view of climate change.

Keywords: terrestrial arthropods, macrophysiology, critical thermal maximum (CTMax), thermal tolerance, biome

1. Introdução

Contextualização teórica do trabalho

A crescente perda de biodiversidade tem sido associada à fragmentação de habitat, espécies invasoras, superexploração de recursos ambientais, poluição e mudanças climáticas (ASSESSMENT, 2005). As alterações do clima, evidenciadas pela frequência de eventos extremos, como secas, inundações e veranicos, estão mudando as médias de temperaturas ambientais (PARMESAN, 2006; BUCKERIDGE, 2008; UNEP, 2009; ZWIERS; ZHANG; FENG, 2011; GLIKSON, 2016). Alguns trabalhos indicam que as tendências de aumento de temperaturas são evidentes (dados do IPCC 2007; 2014) e estas afetarão de maneira desigual a biota entre os continentes (WALTHER et al., 2002; DEUTSCH et al., 2008; SUNDAY; BATES; DULVY, 2012). Da mesma forma, envolvem mudanças nos ciclos de precipitação, de temperaturas diárias e sazonais, bem como outras condições atmosféricas (HELMUTH; KINGSOLVER; CARRINGTON, 2005). No Brasil, os dados do RAN1 (relatório de avaliação nacional - 2013) apontam cenários em que a temperatura poderia subir pelo menos 3°C em todo o Brasil até 2100. De igual modo, o cenário sugere alterações no ciclo de precipitações pluviais, com aumento em até 30% das chuvas no Sul-Sudeste e diminuição de até 40% no Norte-Nordeste, em regiões como a Amazônia e a Caatinga (PBMC, 2013). Tais cenários de mudanças do clima têm sido modificados localmente por ações antrópicas como, por exemplo, o uso da terra e a queima de combustíveis fósseis (COCHRANE; BARBER, 2009; UNEP, 2009; IPCC, 2014).

Compreender as implicações, a natureza e a magnitude das alterações climáticas, associadas a mudanças ambientais sobre os organismos, tem sido um desafio para a comunidade científica (HELMUTH; KINGSOLVER; CARRINGTON, 2005; PARMESAN, 2006; BUCKERIDGE, 2008; BOZINOVIC; CALOSI; SPICER, 2011a), principalmente considerando que as implicações das mudanças climáticas podem ser diferentes entre grupos sistemáticos, níveis de organização (ex. individual, populacional) e escalas geográficas, a exemplo dos biomas, devido à diversidade fisiológica e associações ecológicas existentes na biota (SPICER E GASTON, 1999; CALOSI; BILTON; SPICER, 2008; BOZINOVIC; CALOSI; SPICER, 2011a).

O entendimento das mudanças do clima e de seu impacto na biota são um esforço de integração entre diversas disciplinas, em contextos que vão de abordagens moleculares a grupos sistemáticos em escalas geográficas e de tempo (BUCKERIDGE, 2008; WILLIAMS et al., 2008). Neste sentido, a macrofisiologia tem oferecido novas ferramentas conceituais que auxiliam na análise da diversidade fisiológica em amplas escalas geográficas e de tempo (CHOWN E GASTON, 2016). A macrofisiologia é uma convergência conceitual entre áreas da ecologia, biologia evolutiva e fisiologia, que estuda e compara padrões em ampla escala temporal, espacial e filogenética, para explicar como a grande variabilidade ambiental afeta a fisiologia dos organismos (CHOWN; GASTON; ROBINSON, 2004; CHOWN E GASTON, 2008). Portanto, esta disciplina surgiu tendo suas bases em raízes históricas da fisiologia comparada e em seus estudos pioneiros sobre os mecanismos e adaptações dos organismos ao ambiente (SCHOLANDER et al., 1953; BRATTSTROM, 1963; GASTON et al., 2009). Assim, sua contribuição nas análises de padrões fisiológicos em grande escala tem fornecido ideias para entender aspectos evolutivos e implicações ecológicas (SPICER E

GASTON, 1999; ADDO-BEDIAKO; CHOWN; GASTON, 2000; LOVEGROVE, 2000; STILLMAN, 2002; SLABBER E CHOWN, 2005; ARAÚJO et al., 2013; HOFFMANN; CHOWN; CLUSELLA-TRULLAS, 2013a; GUNDERSON E STILLMAN, 2015).

Do ponto de vista da estruturação das análises, um modo de visualizar padrões macrofisiológicos é através das associações representadas em uma matriz de dados (Figura 1). Neste tipo de representação gráfica, cada linha representa uma espécie ou categoria sistemática, e nas colunas são atribuídas características fisiológicas de interesse. A essas dimensões podem se agregar dados ecológicos (ex.abundância), de tempo (ex. fase do ciclo de vida), de localização (ex.latitude) e ambientais (ex.temperatura). Assim, a representação conforma uma matriz na qual é possível relacionar as variáveis fisiológicas e os diferentes níveis de organização (individual, população ou assembleias¹) com as variáveis em análise como, por exemplo, as médias de temperaturas ambientais (GASTON et al., 2009; CHOWN E GASTON, 2016), algo similar ao que é feito na macroecologia para os padrões de abundância e distribuição de espécies (GASTON; SPICER, 2001; DINIZ-FILHO et al., 2005; GASTON E BLACKBURN, 2007).

¹ Este termo o autor Chown (2015) emprega quando a abordagem usa um nível taxonômico como de ordem ou família.

Figura 1. Abordagem Macrofisiológica. A) Exemplo de matriz para a comparação da temperatura crítica máxima (TCMax), interespecífica representada em laranja, intraespecífica, em verde e entre assembleias,¹ em azul. **B)** Relação de padrões ecológicos, fisiológicos e geográficos no contexto de várias abordagens de modelagem. **C)** Representação de possíveis resultados onde as interações entre as espécies, as características de interesse e o ambiente podem ser desassociadas. Modificado de (CHOWN E GASTON, 2016).

A Figura 1 envolve uma relação entre o desempenho ecológico dos organismos e o ambiente, sob o entendimento de que tal desempenho é mediado pela fisiologia. Como tal relação é naturalmente multidimensional, mas a prática requer dados empíricos, variáveis isoladas são usadas como “proxies” para tal relação. A variável mais usada é a temperatura, porque é um fator ambiental crítico para os organismos ectotérmicos, que afeta quase todas as características fisiológicas e comportamentais (HUEY E STEVENSON, 1979; HOCHACHKA E SOMERO, 2002; ANGILLETTA, 2009). Como o impacto da temperatura é particularmente marcado para os animais de pequeno porte (ATKINSON, 1994; CHOWN E NICOLSON, 2004; CHOWN E GASTON, 2010), esta problemática importa para os artrópodes terrestres, com impactos em diferentes níveis de organização, desde a temperatura corpórea até os efeitos sobre proces-

sos essenciais em termos de transferência de energia entre níveis tróficos e serviços ecossistêmicos (LAVELLE, 1996; CHOWN E NICOLSON, 2004; LOSOS E RICKLEFS, 2009; BRIONES, 2014). A relevância da compreensão das relações entre as variáveis abióticas e fisiológicas em contexto de alterações do clima tem levado a um renovado interesse de estudos sobre o impacto da temperatura na variação dos limites de tolerância termal dos organismos em ampla escala (DEUTSCH et al., 2008; HUEY et al., 2009; SUNDAY E BATES; DULVY, 2011). Historicamente, a tolerância termal dos ectotérmicos tem sido avaliada através da função de curva de desempenho, com foco em “proxies” de aptidão, por exemplo, a atividade locomotora. Estas curvas descrevem a resposta fisiológica do organismo em função da sua temperatura corpórea a exposição aguda a um intervalo de variação de temperatura ambiental. Assim o desempenho é maximizado entre faixas ótimas e intermediárias até os limites críticos de temperatura (temperaturas críticas máximas e mínimas) (HUEY E STEVENSON, 1979; ANGILLETTA, 2009).

Pelo explicado acima, o impacto da temperatura sobre o desempenho pode ser analisado de vários pontos de vista, contudo, nos que existem no momento dois pontos chamam atenção. Um seria o do impacto da temperatura ao longo do intervalo no qual a atividade é possível, e o outro, é sobre os limites para a atividade. Os dois temas são centrais e, nos últimos anos, as análises macrofisiológicas têm incorporado o uso das temperaturas críticas como parte do conceito proposto de margem de segurança termal (Thermal Safety Margin em inglês)(DEUTSCH et al., 2008). Este índice busca acessar quão próximo os organismos estão de seus limites termais na natureza e, do mesmo modo, tentar prever padrões de vulnerabilidade dos organismos em ampla escala (DEUTSCH et al., 2008; HUEY et al., 2009; HOFFMANN, 2010; SUNDAY; BATES;

DULVY, 2011) quando há razões para esperar que a exposição a temperaturas críticas possa vir a ser um fator limitante. Por isso os estudos têm definido a margem de segurança termal sob duas perspectivas, sendo uma a diferença entre as temperaturas ótimas para o desempenho fisiológico e as máximas ou médias temperaturas corporais dos indivíduos (DEUTSCH et al., 2008; HUEY et al., 2009; SUNDAY et al., 2014). Outro índice usado, e que em contraste com o anterior foca nos limites termais, é a tolerância ao aquecimento (Warming Tolerance em Inglês), definido como as diferenças entre as temperaturas críticas máximas (TCMax) e as temperaturas corporais médias ou máximas (DEUTSCH et al., 2008). Os resultados dos trabalhos em escala global que incorporam análises das margens de segurança termal têm sinalizado que os ectotérmicos tropicais de diferentes categorias sistemáticas podem estar em risco consideravelmente maior que ectotérmicos de regiões temperadas (DEUTSCH et al., 2008; CHOWN et al., 2010; SUNDAY et al., 2014).

Seja qual for o índice ou critério usado como parâmetro, existe variação substancial ao longo de grandes gradientes ecológicos. Portanto, espera-se que a biota seja fisiologicamente adaptada aos biomas a que pertencem como causa e consequência do clima (LOSOS, 2014). Assim, acredita-se que a fauna, como componente da biota, apresente variação fisiológica dos organismos distribuída em envelopes bioclimáticos, ou seja, conjuntos de tolerâncias que tendem a ser comuns para os elementos da fauna dentro de uma biota (PEARSON E DAWSON, 2003; FRANKLIN, 2010; CASSEMIRO; GOUVEIA; DINIZ-FILHO, 2012). Desta maneira, seria esperada uma maior convergência evolutiva nas características fisiológicas quando o clima é mais severo (JOHNSTON E BENNETT, 1996; LOSOS, 2014). Isso pode se refletir em maior diversidade fisiológica em ambientes moderados, em comparação com biomas que

apresentam extremos de variação da temperatura ou valores de temperatura mais extremos. Pode, neste contexto, existir um padrão de tolerância termal dos organismos com aumento ou diminuição da tolerância termal ao longo de um gradiente de latitude e/ou altitude (VAN BERKUM, 1988; ADDO-BEDIAKO; CHOWN; GASTON, 2000; BOZINOVIC; CALOSI; SPICER, 2011b).

Neste trabalho, considerando esta perspectiva e os efeitos de modo desigual das mudanças do clima, usou-se a tolerância termal da fauna de artrópodes terrestres como parâmetro para examinar padrões de variação da diversidade fisiológica dentro e entre os biomas terrestres do Brasil. Como uma abordagem inicial, analisou-se a diversidade fisiológica de grupos sistemáticos que, de acordo com pesquisa preliminar, estavam representados na maior parte dos biomas amostrados. Foram estudados espécimens das classes Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Entognatha (Collembola), Insecta e Malacostraca nos biomas de Mata Atlântica, Mata Atlântica de Altitude, Cerrado, Amazônico e Caatinga. Utilizou-se como parâmetro de tolerância termal, a temperatura crítica máxima (TCMax), que representa a temperatura na qual os organismos tiveram a atividade locomotora desorganizada, com perda da habilidade para fugir de condições que poderiam levá-los à morte (LOWE E VANCE, 1955). Portanto, a TCMax é o ponto no qual o animal é ecologicamente inativo ou comportamentalmente passivo, enquanto a temperatura letal é aquele ponto em que o animal é fisiologicamente morto e, por definição não pode se recuperar (COWLES E BOGERT, 1944; LUTTERSCHMIDT E HUTCHISON, 1997).

No contexto desta pesquisa, não é possível propor hipóteses para cada grupo sistemático ou bioma, e nosso guia é a expectativa acima citada de menor diversidade fisiológica nos biomas mais extremos. Um elemento complicador é que a variação climáti-

ca é conhecida em escalas muito superiores daquelas compatíveis com o tamanho corpóreo dos indivíduos, portanto só é possível relacionar as temperaturas críticas com grandes generalizações climáticas para cada bioma. Mesmo no contexto desta limitação, ao considerar a história evolutiva da biota, uma premissa inicial seria que a evolução em determinados biomas modula ou limita grandes padrões de variação fisiológica, especificamente a fisiologia termal. Em tal contexto, a sensibilidade à temperatura seria modulada pela variabilidade termal dos biomas, levando em consideração que tanto o comportamento quanto ajustes fisiológicos podem ampliar os limites termais tolerados. Assim, é possível que a variação climática do ambiente, independente dos problemas de escala, guarde relação com a especialização termal da biota, de maneira que maiores tolerâncias seriam esperadas nos ambientes com extremos de temperatura mais elevados. Igualmente, a ausência de especialização termal da biota em ambientes moderados pode indicar a falta de pressões seletivas para esta característica, e as temperaturas críticas seriam subprodutos da fisiologia e não parâmetros alvo de seleção natural per se. Isso poderia acontecer em ambientes com maior variação de temperatura, nos quais possivelmente coexistem estratégias diversas para lidar com extremos eventuais de temperatura (ANGILLETTA; NIEWIAROWSKI; NAVAS, 2002; GHALAMBOR et al., 2006; ANGILLETTA, 2009; ROMDAL; ARAÚJO; RAHBK, 2013; LOSOS, 2014).

Considerando as expectativas anteriores, neste trabalho tentou-se responder as seguintes perguntas: 1) As tolerâncias termais da fauna de artrópodes terrestres guardam correlação com o bioma (formato de distribuição), sem considerar os grupos sistemáticos? 2) As tolerâncias de temperatura considerando as classes Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Entognatha (Collembola), Insecta e Malacostraca (Oniscidea), guardam relação com as variáveis bioclimáticas do bioma? 3) Em relação às atuais temperaturas

nos biomas, quão próxima a fauna de artrópodes está de seus limites termais aplicados à ferramenta conceitual de tolerância ao aquecimento?

5. Conclusão e Direções Futuras

Neste trabalho, verificou-se que existe uma ampla diversidade fisiológica da fauna de artrópodes com padrões atrelados aos biomas do Brasil. A relação do padrão de tolerância termal dos espécimens de artrópodes com o bioma é complexa, havendo nuances de variação dentro e entre os biomas. As implicações mais relevantes no contexto de mudanças climáticas e modelagem são as distribuições de tolerância termal nos biomas e a grande tolerância ao aquecimento da biota, porém o uso de variáveis climáticas que considerem escalas compatíveis com os indivíduos pode melhorar futuros acessos de vulnerabilidade das classes Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Insecta, Entognatha (ordem Collembola) e Malacostraca (sub-ordem Oniscídea) nos biomas do Brasil. Estes dados podem servir como uma base importante para a incorporação em avaliações globais da vulnerabilidade dos ectotérmicos frente às mudanças do clima.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADDO-BEDIAKO, A.; CHOWN, S. L.; GASTON, K. J. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 267, n. 1445, p. 739–45, 22 abr. 2000. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1690610&tool=pmcentrez&render type=abstract>>.

ANGILLETTA, M. **Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis**. First ed. New York: Oxford University Press Inc., New York, 2009.

ANGILLETTA, M. J.; NIEWIAROWSKI, P. H.; NAVAS, C. A. The evolution of thermal physiology in ectotherms. **Journal of Thermal Biology**, v. 27, n. 4, p. 249–268, 2002. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20515760>>.

ARAÚJO, M. B.; FERRI-YÁÑEZ, F.; BOZINOVIC, F.; MARQUET, P. A.; VALLADARES, F.; CHOWN, S. L. Heat freezes niche evolution. **Ecology Letters**, v. 16, n. 9, p. 1206–1219, set. 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/ele.12155>\n<http://onlinelibrary.wiley.com/store/10.1111/ele.12155/as set/ele12155.pdf?v=1&t=hv4vsjz1&s=2e7fcbbe6d6939332d81af5168488124d0d53d96>>.

ASSESSMENT, M. E. **Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis.Ecosystems**. Washington, DC.: WHO, 2005. . Disponível em: <<http://www.who.int/entity/globalchange/ecosystems/ecosys.pdf>>.

ATKINSON, D. Temperature and Organism Size-A biological Law for Ectotherms? **Advances in Ecological Research**, v. 25, n. November 1993, p. 1–58, 1994. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065250408602123>>.

BATES, D.; MAECHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 1–48, 2015.

BERNARDO, J.; OSSOLA, R. J.; SPOTILA, J.; CRANDALL, K. a. Interspecies physiological variation as a tool for cross-species assessments of global warming-induced endangerment: validation of an intrinsic determinant of macroecological and phylogeographic structure. **Biology letters**, v. 3, n. 6, p. 695–8, 22 dez. 2007. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2121324&tool=pmcentrez&render type=abstract>>. Acesso em: 20 set. 2013.

BOLKER, B. M. **Ecological models and data in r**. New Jersey: Princeton University Press, 2011.

BOLKER, B. M.; BROOKS, M. E.; CLARK, C. J.; GEANGE, S. W.; POULSEN, J. R.; STEVENS, M. H. H.; WHITE, J.-S. S. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 3, p. 127–135, 2009. Disponível em: <<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534709000196>>.

BOZINOVIC, F.; CALOSI, P.; SPICER, J. I. Physiological Correlates of Geographic Range in Animals. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 42, p. 155–179, 2011a. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145055>>.

BOZINOVIC, F.; CALOSI, P.; SPICER, J. I. Physiological Correlates of Geographic Range in

Animals. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, n. 1, p. 155–179, 2011b.

BOZINOVIC, F.; ORELLANA, M. J. M.; MARTEL, S. I.; BOGDANOVICH, J. M. Testing the heat-invariant and cold-variability tolerance hypotheses across geographic gradients.

Comparative Biochemistry and Physiology -Part A : Molecular and Integrative Physiology, v. 178, p. 46–50, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.08.009>>.

BRATTSTROM, B. H. A Preliminary Review of the Thermal Requirements of Amphibians.

Ecology, v. 44, n. 2, p. 238–255, 1963. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/1932171?origin=crossref>>.

BRIONES, M. J. I. Soil fauna and soil functions: a jigsaw puzzle. **Frontiers in Environmental Science**, v. 2, n. April, p. 1–22, 22 abr. 2014. Disponível em:

<<http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fenvs.2014.00007/abstract>>.

BUCKERIDGE, M. S. **Biologia e mudanças climáticas no brasil**. Sao Carlos, Brasil: RIMA, 2008.

BUCKLEY, L. B.; KINGSOLVER, J. G. The demographic impacts of shifts in climate means and extremes on alpine butterflies. **Functional Ecology**, v. 26, n. 4, p. 969–977, 2012.

CALOSI, P.; BILTON, D. T.; SPICER, J. I. Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. **Biology Letters**, v. 4, n. 1, p. 99–102, 2008. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17986429>>.

CASSEMIRO, F. A. S.; GOUVEIA, S. F.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Distribuição de *Rhinella granulosa* : integrando envelopes bioclimáticos e respostas ecofisiológicas. **Revista da Biologia**, v. 8, p. 38–44, 2012.

CASTAÑEDA, L. E.; CALABRIA, G.; BETANCOURT, L. a.; REZENDE, E. L.; SANTOS, M. Measurement error in heat tolerance assays. **Journal of Thermal Biology**, v. 37, n. 6, p. 432–437, out. 2012. Disponível em:

<<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456512000733>>. Acesso em: 15 mar. 2013.

CHOWN, S.; HOFFMANN, A.; KRISTENSEN, T.; ANGILLET, M.; STENSETH, N.; PERTOLDI, C. Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology.

Climate Research, v. 43, n. 1, p. 3–15, 5 ago. 2010. Disponível em: <<http://www.int-res.com/abstracts/cr/v43/n1-2/p3-15/>>. Acesso em: 7 nov. 2013.

CHOWN, S. L.; ADDO-BEDIAKO, A.; GASTON, K. J. Physiological diversity: listening to the large -scale signal. **Functional Ecology**, v. 17, n. 4, p. 568–572, 2003. Disponível em:

<<http://www.jstor.org/stable/3598996>>.

CHOWN, S. L.; GASTON, K. J. Macrophysiology for a changing world. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, p. 1469–78, 2008. Disponível em:

<<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2394563&tool=pmcentrez&render type=abstract>>.

CHOWN, S. L.; GASTON, K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 85, n. 1, p. 139–169, 2010.

Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20015316>>.

CHOWN, S. L.; GASTON, K. J. Macrophysiology - progress and prospects. **Functional**

Ecology, v. 30, n. 3, p. 330–344, mar. 2016. Disponível em:
<<http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2435.12510>>.

CHOWN, S. L.; GASTON, K. J.; ROBINSON, D. Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. **Functional Ecology**, v. 18, p. 159–167, 2004. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.0269-8463.2004.00825.x>>.

CHOWN, S. L.; JUMBAM, K. R.; SØRENSEN, J. G.; TERBLANCHE, J. S. Phenotypic variance, plasticity and heritability estimates of critical thermal limits depend on methodological context. **Functional Ecology**, v. 23, n. 1, p. 133–140, fev. 2009. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2008.01481.x>>.

CHOWN, S. L.; NICOLSON, S. **Insect physiological ecology: mechanisms and patterns**. First ed. New York: Oxford University Press Inc., New York, 2004.

COCHRANE, M. A.; BARBER, C. P. Climate change, human land use and future fires in the Amazon. **Global Change Biology**, v. 15, n. 3, p. 601–612, mar. 2009. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2008.01786.x>>. Acesso em: 12 nov. 2013.

COWLES, R. B.; BOGERT, C. M. A Preliminary study of the Thermal Requirements of Desert Reptiles. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 83, n. 5, p. 261–296, 1944.

DEUTSCH, C. A.; TEWKSBURY, J. J.; HUEY, R. B.; SHELDON, K. S.; GHALAMBOR, C. K.; HAAK, D. C.; MARTIN, P. R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 18, p. 6668–6672, 6 maio 2008. Disponível em: <<http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0709472105>>.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; BASTOS, R. P.; RANGEL, T. F. L. V. B.; BINI, L. M.; CARVALHO, P.; SILVA, R. J. Macroecological correlates and spatial patterns of anuran description dates in the Brazilian Cerrado. **Global Ecology and Biogeography**, v. 14, n. 5, p. 469–477, 2005.

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the Comparative Method. **American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 1–15, 1985. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2461605>>.

FRANKLIN, J. **Mapping species distributions**. [s.l.] Cambridge University Press, 2010. v. 1

GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. **Pattern and process in macroecology**. Second ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2007.

GASTON, K. J.; CHOWN, S. L.; CALOSI, P.; BERNARDO, J.; BILTON, D. T.; CLARKE, A.; CLUSELLA-TRULLAS, S.; GHALAMBOR, C. K.; KONARZEWSKI, M.; PECK, L. S.; PORTER, W. P.; PÖRTNER, H. O.; REZENDE, E. L.; SCHULTE, P. M.; SPICER, J. I.; STILLMAN, J. H.; TERBLANCHE, J. S.; VAN KLEUNEN, M. Macrophysiology: A Conceptual Reunification. **American Naturalist**, v. 174, n. 5, p. 595–612, nov. 2009. Disponível em: <<Go to ISI>://WOS:000271021900003\><http://www.jstor.org/stable/pdfplus/10.1086/605982.pdf?acceptTC=true>>. Acesso em: 10 nov. 2013.

GASTON, K. J.; CHOWN, S. L.; EVANS, K. L. Ecogeographical rules: Elements of a synthesis. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 3, p. 483–500, 2008. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2007.01772.x>>.

GASTON, K. J.; SPICER, J. I. The relationship between range size and niche breadth: A test using five species of Gammarus (Amphipoda). **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, n. 2,

p. 179–188, 2001.

GHALAMBOR, C. K.; HUEY, R. B.; MARTIN, P. R.; TEWKSBURY, J. J.; WANG, G. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. **Integrative and comparative biology**, v. 46, n. 1, p. 5–17, fev. 2006. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21672718>>. Acesso em: 1 set. 2014.

GLIKSON, A. Cenozoic mean GHG and temperature changes with reference to the Anthropocene. **Global Change Biology**, maio 2016. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/gcb.13342>>.

GRAAE, B. J.; DE FRENNE, P.; KOLB, A.; BRUNET, J.; CHABRERIE, O.; VERHEYEN, K.; PEPIN, N.; HEINKEN, T.; ZOBEL, M.; SHEVTSOVA, A.; NIJS, I.; MILBAU, A. On the use of weather data in ecological studies along altitudinal and latitudinal gradients. **Oikos**, v. 121, n. 1, p. 3–19, 2012.

GUNDERSON, A. R.; STILLMAN, J. H. Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 282, n. 1808, p. 20150401, 7 jun. 2015. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25994676>>.

HARVEY, P. H.; PAGEL, M. D. The comparative method in evolutionary biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 239, n. 3, p. 239, 1991.

HELMUTH, B.; KINGSOLVER, J. G.; CARRINGTON, E. Biophysics, physiological ecology, and climate change: does mechanism matter? **Annual Review of Physiology**, v. 67, n. 1, p. 177–201, 2005. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.physiol.67.040403.105027>>.

HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965–1978, dez. 2005. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1002/joc.1276>>. Acesso em: 6 nov. 2013.

HOCHACHKA, P.; SOMERO, G. **Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution**. New York: Oxford University Press Inc., New York, 2002.

HOFFMANN, A. A. Physiological climatic limits in *Drosophila*: patterns and implications. **Journal of experimental biology**, v. 213, n. 6, p. 870–80, 2010. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20190112>>.

HOFFMANN, A. A.; CHOWN, S. L.; CLUSELLA-TRULLAS, S. Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: How constrained are they? **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 934–949, 2013a. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2012.02036.x>>.

HOFFMANN, A. A.; CHOWN, S. L.; CLUSELLA-TRULLAS, S. Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 934–949, 16 ago. 2013b. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2012.02036.x>>. Acesso em: 12 ago. 2014.

HUEY, R. B.; DEUTSCH, C. A.; TEWKSBURY, J. J.; VITT, L. J.; HERTZ, P. E.; ALVAREZ PÉREZ, H. J.; GARLAND, T. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 276, n. 1664, p. 1939–48, 2009. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2677251&tool=pmcentrez&render>>

type=abstract>.

HUEY, R. B.; KINGSOLVER, J. G. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. **Trends in ecology & evolution**, v. 4, n. 5, p. 131–5, 1989. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21227334>>.

HUEY, R. B.; STEVENSON, R. D. Integrating Thermal Physiology and Ecology of Ectotherms: A Discussion of Approaches Department. **American Zoologist**, v. 19, p. 357–366, 1979.

IPCC. Climate change 2014 synthesis report. contribution of working groups I, II, and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. **IPCC**, p. 151, 2014.

JOHNSTON, I. A.; BENNETT, A. F. Animals and Temperature Phenotypic and Evolutionary Adaptation. **Seminar series (Society for Experimental Biology (Great Britain))**, v. 59, p. 436, 1996.

JOLLIFFE, I. T. **Principal component analysis**. second ed. New York: Springer -Verlag, 2002.

LAVELLE, P. Diversity of Soil Fauna and Ecosystem Function. **Biology International**, v. 33, n. 33, p. 3–16, 1996.

LOSOS, J. B. **The princeton guide to evolution**. New Jersey: Princeton University Press, 2014.

LOSOS, J. B.; RICKLEFS, R. E. **The theory of island biogeography revisited**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2009.

LOVEGROVE, B. The Zoogeography of Mammalian Basal Metabolic Rate. **The American naturalist**, v. 156, n. 2, p. 201–219, ago. 2000. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10856202>>.

LOWE, C. H.; VANCE, V. J. Acclimation of the Critical Thermal Maximum of the Reptile *Urosaurus ornatus*. **Science**, v. 122, n. 3158, p. 73–4, 8 jul. 1955. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/content/122/3158/73.full.pdf>>. Acesso em: 12 nov. 2013.

LUTTERSCHMIDT, W. I.; HUTCHISON, V. H. The critical thermal maximum: history and critique. **Canadian Journal of Zoology**, v. 75, n. 10, p. 1561–1574, out. 1997. Disponível em: <<http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/z97-783>>.

PARMESAN, C. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 37, n. May, p. 637–669, 2006. Disponível em: <<http://arjournals.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>> <http://cns.utexas.edu/communications/File/AnnRev_CCimpacts2006.pdf> nISI:000243038500023>.

PBMC. **Base científica das mudanças climáticas. contribuição do grupo de trabalho 1 para o 1o relatório de avaliação nacional do painel brasileiro de mudanças climáticas (ran1)**. Rio de Janeiro, Brazil: PBMC, 2013.

PEARSON, R. G.; DAWSON, T. P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 5, p. 361–371, 2003.

REZENDE, E. L.; TEJEDO, M.; SANTOS, M. Estimating the adaptive potential of critical thermal limits: methodological problems and evolutionary implications. **Functional Ecology**, v.

25, n. 1, p. 111–121, 16 fev. 2011. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2010.01778.x>>. Acesso em: 10 nov. 2013.

RIBEIRO, P. L.; CAMACHO, A.; NAVAS, C. A. Considerations for assessing maximum critical temperatures in small ectothermic animals: insights from leaf-cutting ants. **PLoS ONE**, v. 7, n. 2, p. e32083, 2012. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22384147>>.

ROMDAL, T. S.; ARAÚJO, M. B.; RAHBK, C. Life on a tropical planet: Niche conservatism and the global diversity gradient. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 3, p. 344–350, 2013.

SCHOLANDER, P. F.; FLAGG, W.; WALTERS, V.; IRVING, L. Climatic adaptation in Arctic and tropical poikilotherms. **Physiological Zoology**, v. 26, n. 1, p. 67–92, 1953. Disponível em: <<Go to ISI>://WOS:A1953XZ64500005>.

SEARS, M. W.; RASKIN, E.; ANGILLET, M. J. The World Is not Flat: Defining Relevant Thermal Landscapes in the Context of Climate Change. **Integrative and Comparative Biology**, v. 51, n. 5, p. 666–675, 2011. Disponível em: <<http://icb.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/icb/icr111>>.

SGRÒ, C. M.; TERBLANCHE, J. S.; HOFFMANN, A. A. What Can Plasticity Contribute to Insect Responses to Climate Change? **Annual Review of Entomology**, v. 61, n. 1, p. annurev-ento-010715-023859, 2016. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ento-010715-023859>>.

SLABBER, S.; CHOWN, S. L. Differential responses of thermal tolerance to acclimation in the sub-Antarctic rove beetle *Halmaeus atriceps*. **Physiological Entomology**, v. 30, n. 2, p. 195–204, 2005.

SOMERO, G. N. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine “winners” and “losers”. **The Journal of experimental biology**, v. 213, n. 6, p. 912–20, 15 mar. 2010. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20190116>>. Acesso em: 11 out. 2013.

SPICER, J. I. and; GASTON, K. J. **Physiological diversity and its ecological implications**. Oxford: Blackwell Science Ltd, 1999.

STILLMAN, J. H. Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. **Integrative and comparative biology**, v. 42, n. 4, p. 790–796, 2002. Disponível em: <<http://icb.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/icb/42.4.790>>.

STILLMAN, J. H.; SOMERO, G. N. A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. **Physiological and biochemical zoology PBZ**, v. 73, n. 2, p. 200–208, 2000. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10801398>>.

SUGGITT, A. J.; GILLINGHAM, P. K.; HILL, J. K.; HUNTLEY, B.; KUNIN, W. E.; ROY, D. B.; THOMAS, C. D. Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. **Oikos**, v. 120, n. 1, p. 1–8, 2011.

SUNDAY, J. M.; BATES, A. E.; DULVY, N. K. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 278, n. 1713, p. 1823–30, 2011. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3097822&tool=pmcentrez&render type=abstract>>.

SUNDAY, J. M.; BATES, A. E.; DULVY, N. K. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. **Nature Climate Change**, v. 2, n. 9, p. 686–690, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1539>>.

SUNDAY, J. M.; BATES, A. E.; KEARNEY, M. R.; COLWELL, R. K.; DULVY, N. K.; LONGINO, J. T.; HUEY, R. B. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 15, p. 5610–5615, 2014. Disponível em: <<Go to ISI>://WOS:000334288600047\<<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3992687/pdf/pnas.201316145.pdf>>.

TERBLANCHE, J. S.; DEERE, J. A.; CLUSELLA-TRULLAS, S.; JANION, C.; CHOWN, S. L. Critical thermal limits depend on methodological context. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1628, p. 2935–42, 2007. Disponível em: <<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/274/1628/2935.short>>.

UNEP. Climate change science compendium 2009. **Nairobi EarthPrint**, 2009.

VAN BERKUM, F. H. Latitudinal Patterns of the Thermal Sensitivity of Sprint Speed in Lizards. **American Naturalist**, v. 132, n. 3, p. 327–343, 1988. Disponível em: <<Go to ISI>://BCI:BCI198987014163>.

WALLISDEVRIES, M. F.; BAXTER, W.; VAN VLIET, A. J. H. Beyond climate envelopes: effects of weather on regional population trends in butterflies. **Oecologia**, v. 167, n. 2, p. 559–571, 2011.

WALTHER, G.; POST, E.; CONVEY, P.; MENZEL, A.; PARMESAN, C.; BEEBEE, T. J. C.; FROMENTIN, J.; HOEGH-GULDBERG, O.; BAIRLEIN, F. Ecological responses to recent climate change. **Nature**, v. 416, p. 389–395, 2002.

WILLIAMS, S. E.; MORITZ, C.; SHOO, L. P.; ISAAC, J. L.; HOFFMANN, A. A.; LANGHAM, G. Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change. **PLoS Biol**, v. 6, n. 12, p. e325, 2008. Disponível em: <<http://biology.plosjournals.org/perlserv/?request=get-document&doi=10.1371/journal.pbio.0060325>>.

ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; WALKER, N.; SAVELIEV, A. A.; SMITH, G. M. **Mixed effects models and extensions in ecology with r**. New York, NY: Springer New York, 2009.

ZWIERS, F. W.; ZHANG, X.; FENG, Y. Anthropogenic influence on long return period daily temperature extremes at regional scales. **Journal of Climate**, v. 24, n. 3, p. 881–892, 2011.