

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Contato do autor:

fernandacassemiro@gmail.com

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun2012

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

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

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

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

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

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

Metodologia

Dados da distribuição da espécie e ambientais

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

Modelagem de distribuição potencial

Modelos correlativos

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

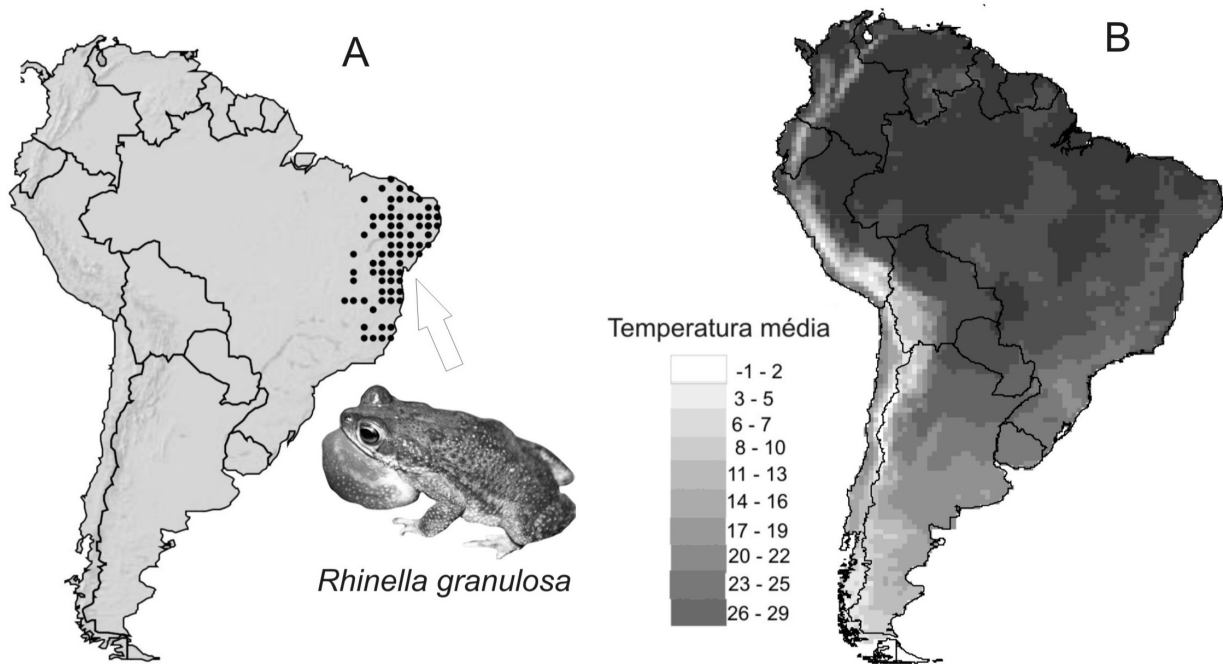


Figura 1. A) Ocorrência de *Rhinella granulosa* usada na elaboração dos modelos correlativos; B) Temperatura média anual da América do Sul.

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

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

Modelo mecanístico

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

Neste modelo de distribuição potencial com base na

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

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

Comparação dos modelos

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

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

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

Resultados

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

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

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

Discussão

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

A inclusão de parâmetros não necessários pode re-

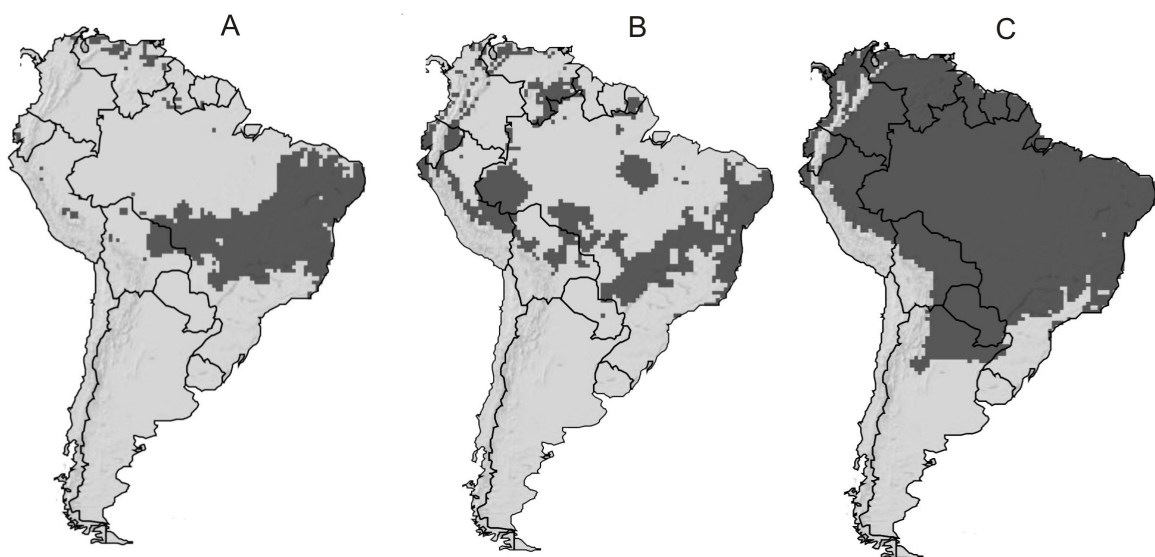


Figura 2. Modelos de distribuição potencial de *Rhinella granulosa* na América do Sul. A) Modelo correlativo com todas as variáveis (Bioclim1); B) Modelo correlativo apenas com variação termal (Bioclim2); C) Modelo mecanístico com tolerância termal obtida em laboratório.

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

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

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

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

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

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

ção da espécie.

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

Agradecimentos

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

Referências

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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