

ECOLOGIA DAS ALTERAÇÕES GLOBAIS



ALTERAÇÕES FENOLÓGICAS
TEXTO DE APOIO

Célia Maria Dias Ferreira

2023

Alterações fenológicas. Texto de Apoio

Índice

1. Introdução	3
2. Antecipação da floração	6
3. Outras alterações fenológicas nas plantas	9
4. O sucesso reprodutivo dos migradores de longa distância	11
5. Início da migração	16
6. A reprodução dos anfíbios	18
7. Reprodução sazonal dos mamíferos	20
8. Dessincronismo com os agentes polinizadores e dispersores	23
9. Fenologia e parasitoidismo	25
10. Cadeias tróficas marinhas	28
11. Conclusão	33
Bibliografia e leituras complementares	35



“Uma andorinha não faz a Primavera”

Provérbio popular que faz coincidir no tempo o avistamento da andorinha (migrador que passa o inverno no Sul de Africa), com a chegada da Primavera.

1. Introdução

Na vida dos seres vivos há eventos cíclicos, que se repetem todos os anos, com periodicidade, ao longo das estações do ano.

A chegada da andorinha à Europa, após a hibernação na África do Sul, é um desses eventos periódicos. Outros exemplos são a eclosão dos insetos, a hibernação, a floração, a mudança da coloração e queda das folhas no outono, entre muitos outros. A data em que ocorrem estes eventos resulta de processos adaptativos que garantem que os seres vivos estão em fase com períodos chave no ciclo anual de forma a otimizar a sobrevivência da espécie.

O ramo da biologia que estuda estes eventos recorrentes é designado por **fenologia**. A **fenologia** inclui o estudo dos eventos em si e dos factores, pistas ou sinais que os despoletam, sejam eles **individuais** (características genéticas, idade) ou externos (temperatura, a precipitação, luz, pragas, doenças ou espécies em competição, entre outros (figura 1).

Os cientistas que estudam a fenologia estão interessados em saber como é que as alterações climáticas, em especial a subida da temperatura ou as transições entre estações do ano vão influenciar a data de ocorrência dos eventos fenológicos. Por exemplo, o que vai mudar nas datas de migração das aves, de acasalamento dos animais ou de floração das plantas.



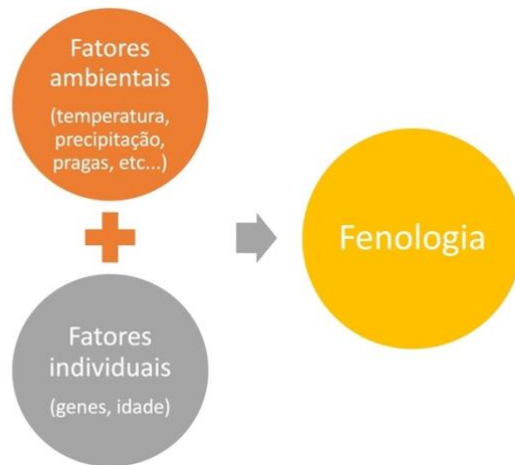


Figura 1. A fenologia como expressão de fatores ambientais e individuais

A antecipação da floração nas plantas é um dos eventos cíclicos melhor documentados. Um estudo com o lilás, *Syringa vulgaris* (figura 2), em 1100 locais na América do Norte mostrou que a floração ocorreu em média 5-6 dias mais cedo em 1993 do que tinha acontecido em 1959 (Wang, 2018).



Figura 2. Floração do lilás comum (*Syringa vulgaris*)

Esta antecipação de quase 1 semana pode não parecer muito significativa. Contudo, muitas plantas precisam de insetos para transportar o pólen de flor para flor, sendo isso crucial para a sua reprodução. E algumas plantas têm floração apenas durante 1 semana. Se a data de floração



antecipa uma semana mas os insetos polinizadores não anteciparem o seu aparecimento, é possível que as plantas não sejam polinizadas e não produzam fruto.

As consequências possíveis são duas: a primeira é que a planta não se reproduz, inviabilizado a geração seguinte. A segunda é que muitas aves são frutívoras e dependem dos frutos como fonte de alimento. Especialmente as aves migratórias, que durante o Verão acumulam energia que lhes permite migrar para Sul durante o Inverno. Se não houver polinização na Primavera não haverá alimento no Outono.

Este exemplo muito simples mostra como as interações no ecossistema são bastante complexas. Muitas destas interações nem sequer são conhecidas. Por isso, os impactos das alterações climáticas sobre as comunidades de plantas e animais são difíceis de prever. Sabe-se que as relações estão a mudar, e os cientistas dedicam-se a investigar estes impactos.

Neste documento são apresentados alguns exemplos de alterações fenológicas a ocorrer nos sistemas terrestres e marinhos e seus impactos nas comunidades de seres vivos, ilustradas com exemplos reais adaptados (simplificados) da bibliografia científica. São também identificadas as principais alterações fenológicas a ocorrer em diferentes *taxa*, tornando clara a interligação entre a fenologia e as alterações climáticas.

Os exemplos apresentados neste documento estão estruturados nas seguintes seções:

2. Antecipação da floração
3. Outras alterações fenológicas nas plantas
4. O sucesso reprodutivo dos migradores de longa distância
5. Início da migração
6. A reprodução dos anfíbios
7. Reprodução sazonal dos mamíferos
8. Dessincronismo com os agentes polinizadores e dispersores
9. Fenologia e parasitoidismo
10. Cadeias tróficas Marinhas



2. Antecipação da floração

A variação temporal de acontecimentos biológicos recorrentes está bem documentada em plantas. As plantas são particularmente sensíveis a fatores ambientais, como a temperatura e se as condições mudarem é expectável que as datas de ocorrência dos eventos cíclicos também mudem, isto é que ocorram alterações fenológicas.

As plantas tem uma fase de crescimento vegetativo e uma fase reprodutiva. Durante a fase vegetativa todos os nutrientes fotossintetizados pelas plantas são utilizados na zona apical para promover o crescimento em altura. Este processo é controlado por uma hormona, a auxina, que inibe o desenvolvimento de gomos que ficaram para trás, no tronco e ramos, em estado dormente, de forma a que todos os nutrientes sejam direcionados para o crescimento vegetativo.

O início da fase reprodutiva é despoletado por fatores ambientais como a temperatura, a precipitação ou o fotoperíodo. Nas condições ambientais certas, os gomos em estado dormente são estimulados para se diferenciarem em flores. As condições certas pode ser um determinado número cumulativo de horas de luz, ou o número cumulativo de dias acima de uma determinada temperatura. Algumas plantas necessitam de passar por um certo número de horas de frio, mesmo que a temperatura tenha já subido. Esta é uma estratégia de proteção da geada em climas temperados – não basta a temperatura subir, é necessário que se acumule um certo número de horas de frio antes do abrolhamento. Isto evita o abrolhamento precoce antes de terminado o período de geadas, que queimariam os rebentos ou as flores.

Um estudo da floração de 385 espécies de plantas no Sul de Inglaterra ao longo de 5 décadas, entre 1954-2000 (Fitter e Fitter, 2002) mostrou que no período mais recente (década de 1990) 60 das espécies consideradas anteciparam a sua floração, 10 espécies atrasaram a floração e nas restantes espécies não houve alterações significativas. Também verificaram que espécies com floração mais cedo, em fevereiro, março e abril antecipavam mais a floração do que espécies com floração mais tardia (maio e junho), sendo estas últimas menos sensíveis às alterações de temperatura.



Entre as espécies que anteciparam a sua floração salientam-se duas pela diferença das datas de floração (figura 3): a urtiga branca (*Lamium album*) com uma antecipação de quase **2 meses** e a *Cymbalaria murais* com uma antecipação de 35 dias. Em média, a antecipação no conjunto das 60 espécies foi de 11 dias.

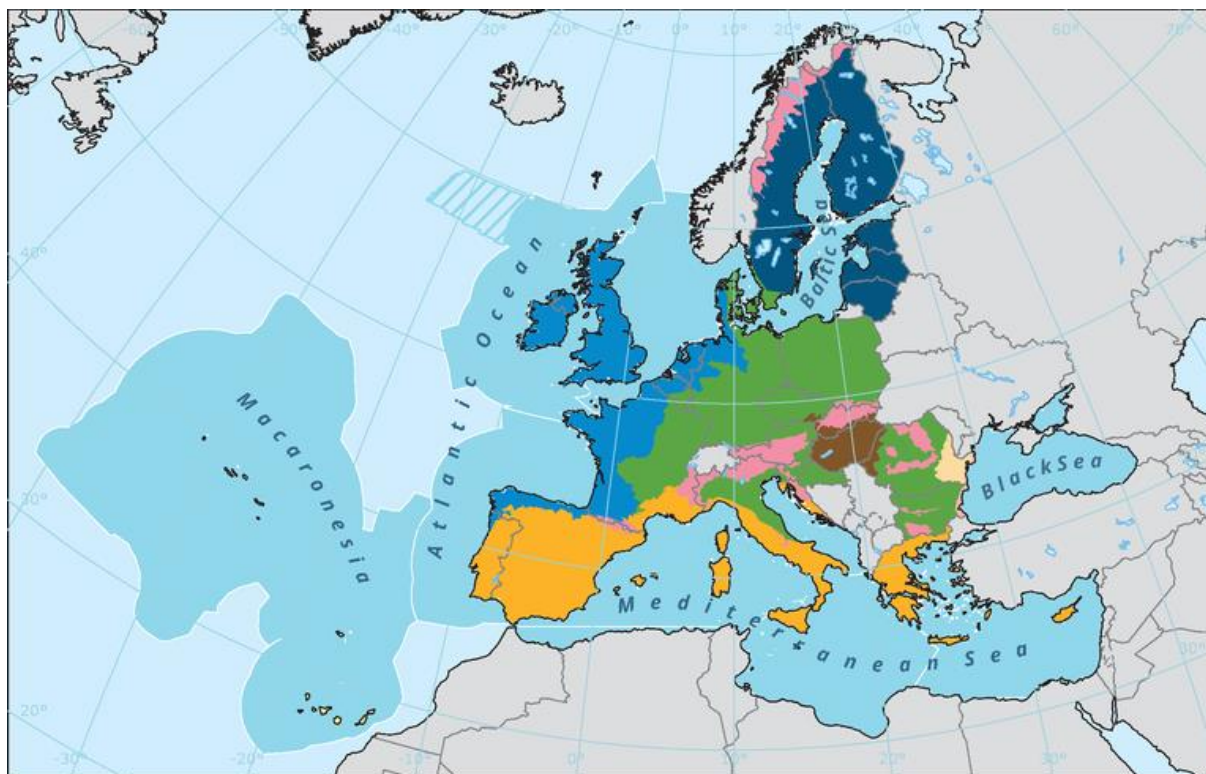


Figura 3. Urtiga branca (*Lamium album*), à esquerda e *Cymbalaria murais*, à direita

O padrão de antecipação da floração foi também confirmado num estudo realizado em 1100 locais na América do Norte e que envolveu o lilás (*Syringa vulgaris*), tendo-se descoberto que esta espécie floriu em média 5-6 dias mais cedo em 1993 do que tinha florido em 1959 (Wang, 2018).

Como o aquecimento não é uniforme em todo o globo, o número de dias de antecipação varia conforme a região. Esta afirmação é corroborada pelo trabalho de Templ *et al* (2017) que comparou antecipação a floração de um conjunto de espécies lenhosas e herbáceas para diferentes regiões biogeográficas da Europa (figura 4) entre 1970 e 2010. Os resultados deste estudo mostram que das 5 regiões biogeográficas envolvidas, 3 mostram uma antecipação amais acentuada da floração (Boreal 2,2 – 9,6 dias; Continental 3 – 8,3; Alpina 2 – 3,8) enquanto na Bacia do Cárpatos (região Panónica) e no Mediterrâneo as diferenças são menos acentuadas. De uma forma geral a antecipação foi mais pronunciada no período 1991-2010 do que entre 1970 e 1990 e para as espécies lenhosas mais do que para as herbáceas.





Reference data: ©ESRI

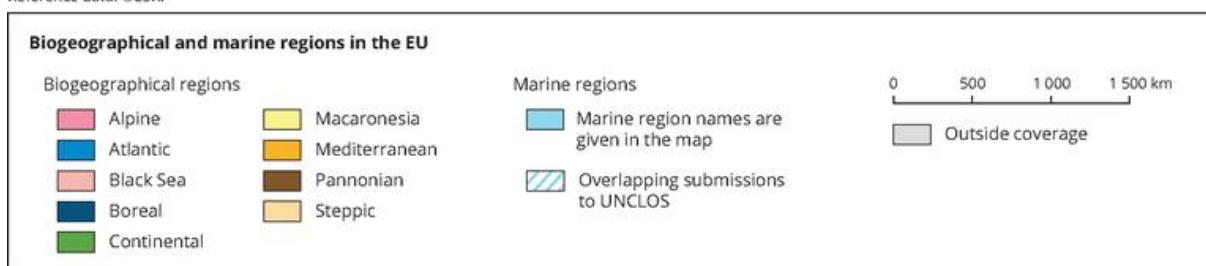


Figura 4. Regiões biogeográficas e marinhas na EU-28 (Tradução: Alpina, Atântica, Mar Negro, Boreal, Continental, Macaronésia, Mediterrânica, Panónica, Estépica) (FONTE: <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/biogeographical-and-marine-regions-in>)

Não obstante todas as diferenças expostas da antecipação da floração para diferentes regiões e taxa, em termos globais é comum referir o valor médio global de **2,5 dias** de antecipação da floração por década.



3. Outras alterações fenológicas nas plantas

Além da antecipação da floração nas plantas outros eventos de Primavera estão também a ser antecipados. São exemplos a formação de folhas, o crescimento de raízes ou a acumulação de nutrientes.

As espécies que antecipam estes eventos de Primavera ganham vantagens competitivas em termos de ocupação do espaço e de utilização dos nutrientes e água disponíveis. Uma espécie que não antecipe o seu desenvolvimento como resposta a uma alteração de temperatura poderá ver o seu crescimento atrasado no tempo em relação a competidores, ficando em desvantagem porque o seu nicho ecológico poderá ter sido “ocupado” por outras espécies. A curto e médio prazo isso reflete-se na alteração da estrutura da comunidade, com a abundância relativa das espécies a alterar-se.

Numa pradaria calcária no Reino Unido, 57 espécies de plantas existentes foram ordenadas pela data de ocorrência dos eventos de Primavera. A ordem das espécies no período 1991-2000 foi comparada com a que existia nas 4 décadas anteriores, tendo algumas espécies mudado 8 ou 9 posições (Fitter e Fitter, 2002).

O trabalho de Fitter e Fitter mostra que as espécies reagem às alterações climáticas como a subida de temperatura a diferentes velocidades: umas têm uma resposta mais rápida, antecipando o seu ciclo, e outras antecipam menos ou não antecipam. Algumas espécies invasoras têm a floração muito sensível a pequenas variações da temperatura, e esta característica pode traduzir-se em vantagens competitivas e no aumento a sua capacidade de invasão. No nordeste dos EUA está a ocorrer um declínio acentuado nos últimos 150 anos de algumas espécies florestais nativas cuja floração não é particularmente sensível à alteração da temperatura (Willies et al., 2008) e a sua substituição por outras espécies.

Eventos de fim de Outono, como a **mudança da cor das folhas** e a **queda foliar também estão a alterar** a data da sua ocorrência, acontecendo mais tarde. O adiamento dos eventos de fim de



Outono significa que as plantas entram em pausa vegetativa mais tarde (Inverno), e que o período de crescimento vegetativo está a ser mais prolongado.

As consequências são uma maior produtividade primária das florestas. Estudos realizados mostram que o período de crescimento vegetativo das florestas temperadas e boreal aumentou em média 11 dias, entre 1959 e 1993 e as previsões foi que o aumento seria de 3 semanas no final do século XXI. Algumas perspectivas mais recentes (como a de Zani *et al* 2020) vêm contudo contrariar essas estimativas iniciais, referindo que a queda da folha nas florestas Europeias irá ser antecipada entre 3 a 6 dias, em vez de retardada, como inicialmente previsto.

Embora alguns dados e previsões parecem neste momento contraditórios, isto não é de estranhar considerando que a fenologia associada às alterações climáticas é ainda um campo da ciência relativamente recente e que as alterações a longo prazo na fenologia das plantas são determinadas por um conjunto complexo de interações de fatores ambientais e individuais. As consequências das alterações climáticas sobre as plantas existem de facto, e estão a ser extensivamente investigadas.



4. O sucesso reprodutivo dos migradores de longa distância

A sabedoria popular diz-nos que as andorinhas anunciam a Primavera. O que se tem verificado nos últimos anos é que, contrariando a sabedoria popular, as andorinhas têm sido avistadas cada vez mais cedo, por vezes em janeiro, e mesmo em dezembro, isto é, em pleno Inverno.

A antecipação da migração não acontece apenas com as andorinhas, mas também com outras aves migratórias. Os migradores que invernam na África subsariana (figura 5) estão a chegar à Europa mais cedo e partem cada vez mais tarde, pensa-se que devido às temperaturas mais amenas que se têm vindo a fazer sentir na Europa.

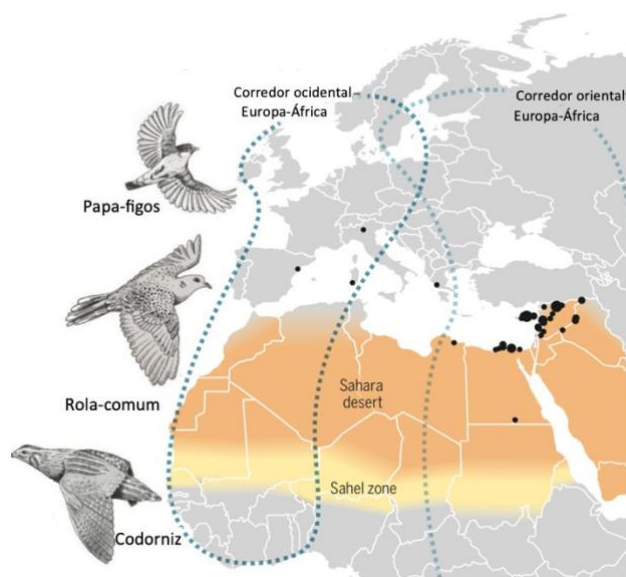


Figura 5. Rotas migratórias Europa-Africa de algumas espécies migratórias (adaptado de Barlein, 2016)

Os animais que vivem em ambientes com estações do ano otimizam a data da reprodução para maximizar o seu sucesso reprodutivo. Este sucesso é maior quando as crias nascem no período com maior abundância de alimento. Nas aves, as duas decisões mais críticas são a data da **postura dos ovos** e a **quantidade de ovos**.



Nas aves migratórias, as condições climáticas encontradas na viagem e no local de chegada têm uma grande influência nestas decisões, porque afetam a condição corporal e a oportunidade de encontrar alimento à chegada. As aves que chegam mais cedo iniciam a postura mais cedo, põe mais ovos e têm geralmente maior sucesso reprodutivo que as que chegam mais tarde. Mas uma postura demasiado cedo também tem os seus riscos: as condições climáticas são mais instáveis e a predação dos ovos é maior, porque existem menos ovos disponíveis para os predadores.

Com alterações climáticas e a subida de temperatura há uma tendência para antecipação da floração, dos picos de abundância dos insetos, e também da chegada na Primavera das aves migratórias. Mas nem todas as espécies antecipam a sua migração: se o sinal que despoleta o início da migração não estiver relacionado com a temperatura (em muitos casos é o fotoperíodo ou é comandado pelo ritmo interno do indivíduo) então a migração não é antecipada.

A chegada ao local de nidificação na altura normal, quando o ciclo natural da comunidade de seres vivos no local foi antecipado é um atraso que tem consequências. De seguida são apresentados dois exemplos sobre o efeito deste atraso no sucesso reprodutivo de duas aves migratórias, uma delas o papa-moscas, *Ficedula hypoleuca*, e a outra o grande ganso-das-neves (*Anser caerulescens atlantica*).

Papa-moscas (*Ficedula hypoleuca*)

O papa-moscas é uma pequena ave da família Muscicapidae que se alimenta de insetos. Esta espécie inverna na África subsariana e chega à Europa na Primavera, nidificando 1 vez por ano em países do Norte e do Leste da Europa, passando por Portugal durante a sua migração (figura 6).

Ao contrário de outras aves migratórias, onde se nota uma antecipação da migração na Primavera como resultado da subida de temperatura, o papa-moscas não está a antecipar a sua



chegada à Europa. Infelizmente para o papa-moscas, os insetos de que se alimenta têm antecipado o seu pico de abundância.

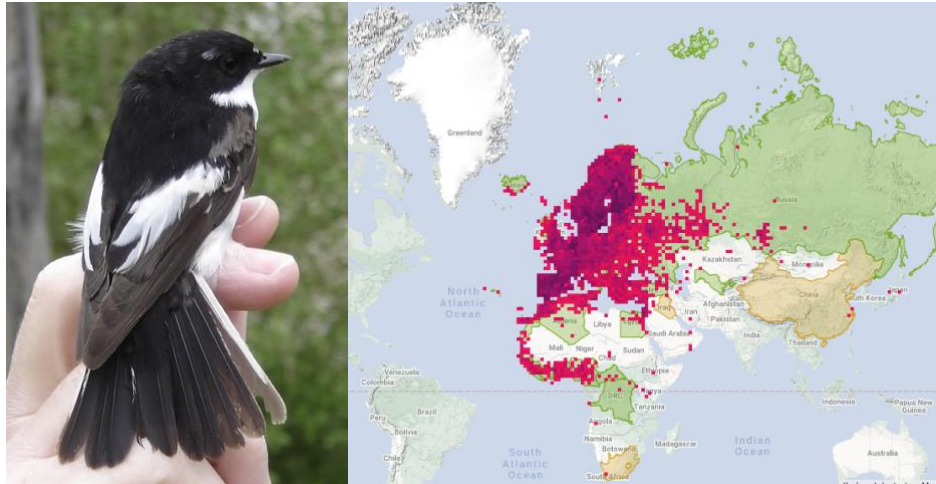


Figura 6. Papa-moscas (*Ficedula hypoleuca*) à esquerda e sua área de distribuição (à direita), obtida a partir de avistamentos recentes (Fonte: imagem da esquerda: [File: Ficedula hypoleuca NRM.jpg](#), disponibilizado por [Aelwyn](#) sob uma licença [CC BY-SA 3.0](#)]; imagem da direita: <https://www.biodiversity4all.org/taxa/204512-Ficedula-hypoleuca>)

Isto significa que o nascimento das crias deixou de estar sincronizado com o pico de abundância de alimento, e que agora as crias do papa-moscas têm menos alimento disponível. Também acumulam agora menos reservas alimentares para a viagem de regresso ao local de invernada do que antes, o que pode comprometer o sucesso da migração. Pensa-se que este dessincronismo entre o papa-moscas (predador) e os insetos de que se alimenta (presas) seja responsável pelo declínio de 90% que ocorreu nos últimos anos em algumas populações de papa-moscas. Esta hipótese é reforçada porque o declínio não é tão acentuado nas populações em que a data de postura é mais cedo.

Grande ganso-das-neves (*Anser caerulescens atlantica*)

O segundo exemplo é o do grande ganso-das-neves (*Anser caerulescens atlantica*). Estas aves passam o Inverno em zonas pantanosas e pradarias da região central e meridional dos Estados Unidos. Na Primavera migram para o Oceano Ártico (Costa do Canadá, Gronelândia e Alasca),



onde nidificam em colónias. Após a nidificação regressam em bando para a zona de invernada (figura 7).

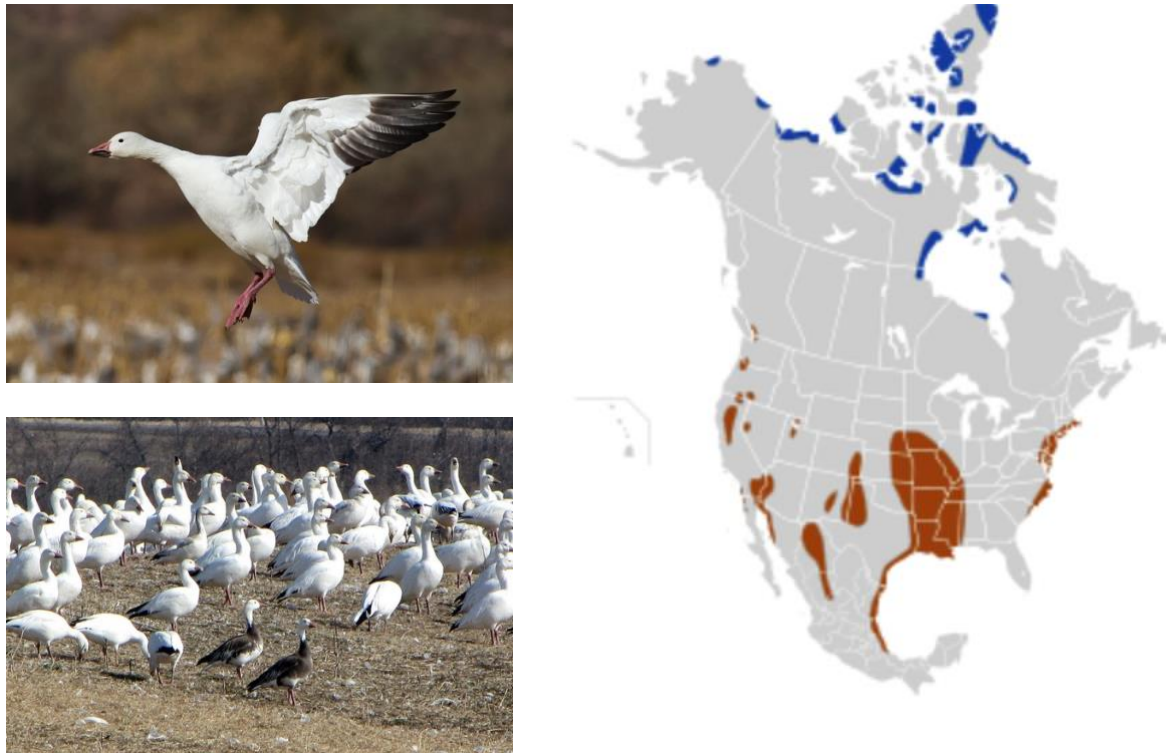


Figura 7. Grande ganso das neves, *Anser caerulescens atlântica* (à esquerda, em cima) e uma colónia desta subespécie em Alexandria (Ontário), em Abril 2010 (à esquerda em baixo). À direita está representada a distribuição geográfica desta espécie, com os locais de nidificação (a azul) e de invernada (a vermelho). Fonte: imagem de cima à esquerda: (https://wikiimg.tojsiabtv.com/wikiimedia/commons/thumb/b/b1/Landing_Snow_Goose.jpg/1280px-Landing_Snow_Goose.jpg); imagem em baixo à esquerda: Foto de D Gordon E Robertson (https://pt.wikipedia.org/wiki/Ficheiro:Greater_Snow_Geese.jpg). Imagem da direita: (https://wikiimg.tojsiabtv.com/wikiimedia/commons/thumb/a/a4/Chen_caerulescens_map.svg/220px-Chen_caerulescens_map.svg.png)

Devido ao ambiente marcadamente sazonal das regiões árticas, com Verões muito curtos, as condições ótimas têm um intervalo temporal muito curto. O ciclo anual do ganso-branco está ajustado para maximizar o sucesso reprodutivo, com a eclosão dos ovos a acontecer na altura em o teor de azoto nas plantas de que se alimenta tem um pico acentuado e, portanto, quando o valor nutricional do alimento para as ninhadas é maior. Indivíduos que chegam tarde ao local de postura ou que chegam em menor condição física podem atrasar a postura para primeiro



recuperar fisicamente. Como a postura tardia traz menor sucesso reprodutivo, pela menor disponibilidade de alimento de valor nutricional adequado, a opção da fêmea é abdicar de ninhadas grandes e colocar menos ovos e por isso o número de ovos diminui com o avançar da data de postura.

Um estudo realizado em 2020 mostrou que ocorreu um aquecimento pronunciado nas últimas 3 décadas na ilha de Bylot (Canada), um dos locais de nidificação do grande ganso das neves. Este aquecimento antecipou o pico de azoto nas plantas de que o ganso das neves se alimenta. Contudo, não se registou uma antecipação significativa da data de postura do ganso das neves, o que significa que passou a existir um dessincronismo que afeta negativamente o sucesso reprodutivo do grande ganso das neves.

Como visto nestes dois exemplos, eventos periódicos nos níveis tróficos mais baixos, como a abundância de insetos ou o crescimento vegetativo das plantas, respondem de forma mais rápida à subida de temperatura do que eventos nos níveis tróficos superiores, como a reprodução das aves.

A resposta a velocidades diferentes às alterações climática provoca um **dessincronismo**. Este fenómeno acontece quando duas partes de um ecossistema que antes coincidiam no tempo e no espaço deixaram de coincidir, levando à quebra de interações interespecíficas.

No caso dos migradores de longa distância, o dessincronismo trófico (entre presa e predador) afeta negativamente o sucesso reprodutivo, pela menor disponibilidade de alimento e/ou pela redução da sua qualidade nutricional, com consequências negativas para a sobrevivência da ninhada. Este dessincronismo afeta também a acumulação de reservas alimentares durante o período de Verão, essenciais para assegurar a migração de volta ao local de invernada.

As consequências de dessincronismo trófico são exacerbadas nas espécies que se reproduzem nas regiões árticas, onde as alterações climáticas são mais pronunciada do que nas restantes regiões. Nessas regiões, o ambiente marcadamente sazonal e os Verões muito curtos levam a que o intervalo de condições ótimas seja muito curto, e não proporcionam grandes oportunidades para que as aves possam ajustar a data de postura.



5. Início da migração

Na seção anterior vimos dois exemplos de como as alterações climáticas levavam ao dessincronismo entre predador e presa no caso das aves migratórias e como isso afeta o sucesso reprodutivo destes migradores. Nesta seção aborda-se um outro impacto das alterações climáticas nas espécies migratórias e que consiste na alteração dos sinais que despoletam a migração, que podem não ocorrer na altura certa ou simplesmente não ocorrerem de todo.

A este respeito refere-se o exemplo da borboleta monarca (*Danaus plexippus* L., figura 8) que, ao contrário da maioria dos insetos em climas temperados, não consegue suportar os invernos longos e frios, migrando para Sul para passar o Inverno, num comportamento semelhante ao das aves migratórias.



Figura 8. Borboleta-monarca (*Danaus plexippus* L.) e área de distribuição (por WWF, <https://www.worldwildlife.org/pages/monarch-butterflies-and-climate-change>)

A migração para Sul é despoletada pela diminuição do fotoperíodo que ocorre no Outono. Nessa altura, as populações do Norte dos Estados Unidos e Canada migram para sul, percorrendo distâncias de quase 5000 km, até às florestas na zona central do México (Cordilheira Neovulcânica), onde invernam, regressando na Primavera novamente a Norte.

O local de hibernação, no topo das montanhas no México, tem as condições ideais para a hibernação e embora as temperaturas sejam baixas, não são tão baixas como as dos locais mais a norte de onde vieram (figura 9).





Figura 9. Grandes grupos de borboletas monarca a hibernar penduradas em árvores nas florestas do México, durante o Inverno

[Sugestão: se quiser saber mais sobre a borboleta monarca e a sua migração recomenda-se a visualização do vídeo da BBC (em inglês) em:

<https://vimeo.com/41075641>]

Após 4 meses de hibernação, a subida de temperatura na Primavera despoleta a migração de novo para Norte. Em 2013, os cientistas Guerra e Reppert (2013) descobriram que para que a migração para Norte na Primavera aconteça é necessário que as borboletas tenham passado por um período frio no seu local de invernada, pois indivíduos a migrar para Sul invertiam o sentido da migração, passando a deslocar-se para Norte, quando eram prematuramente sujeitos a temperaturas baixas (semelhantes às que se verificam no local de invernada).

A descoberta que é o frio que despoleta a migração para Norte mostrou o quão vulnerável é o comportamento migratório da borboleta monarca ao aquecimento global. Alterações climáticas que façam subir a temperatura nos locais de invernada podem fazer com que a borboleta-monarca não fique exposta a estas temperaturas baixas e nunca venha a receber o sinal que precisa para inverter o seu movimento, falhando assim o regresso para Norte na Primavera.



6. A reprodução dos anfíbios

Os anfíbios necessitam de ambientes aquáticos ou com um elevado teor de humidade para sobreviverem e se reproduzirem. Nos anfíbios anuros (rãs e sapos) a fêmea liberta os ovos para o meio (água, folhas, etc.) e o macho liberta os espermatozoides sobre os ovos, ocorrendo uma fecundação externa.

O impacto das alterações climáticas, nomeadamente do aquecimento global, traduz-se numa antecipação da data de reprodução de anfíbios anuros, tendo essa alteração fenológica sido já documentada em diferentes locais, como a Europa, a Ásia e a América do Norte.

Para anfíbios anuros cuja data de reprodução é mais tardia, este padrão de antecipação da data de reprodução é mais difícil de identificar.

Veja-se o exemplo do sapo de Fowler, *Anaxyrus fowleri* (figura 10), que é nativo da América do Norte, com ocorrência na região leste dos Estados Unidos e sul do Canadá.

A reprodução deste animal ocorre tarde na Primavera, pois para fugir às baixas temperaturas no Inverno este sapo enterra-se no solo, por vezes a mais de 1 metro de profundidade. Na Primavera, a subida da temperatura ambiente provoca o degelo da camada superior do solo, permitindo a entrada de calor e a subida de temperatura e apenas nessa altura o sapo de Fowler deixa as camadas profundas do solo onde invernou e regressa à superfície. A reprodução acontece um certo número de dias após a subida à superfície.

Dados fenológicos da população na região de *Long Point*, Canadá, desde 1876 mostraram que nos últimos 140 anos o Sapo de Fowler teve uma antecipação da data de subida de 0,5 dias/década, e consequentemente uma antecipação da sua data de reprodução de igual ordem de grandeza. Enquadra-se assim na tendência global de antecipação da época de reprodução, embora de forma muito menos evidente quando comparada com outras espécies de anfíbios.



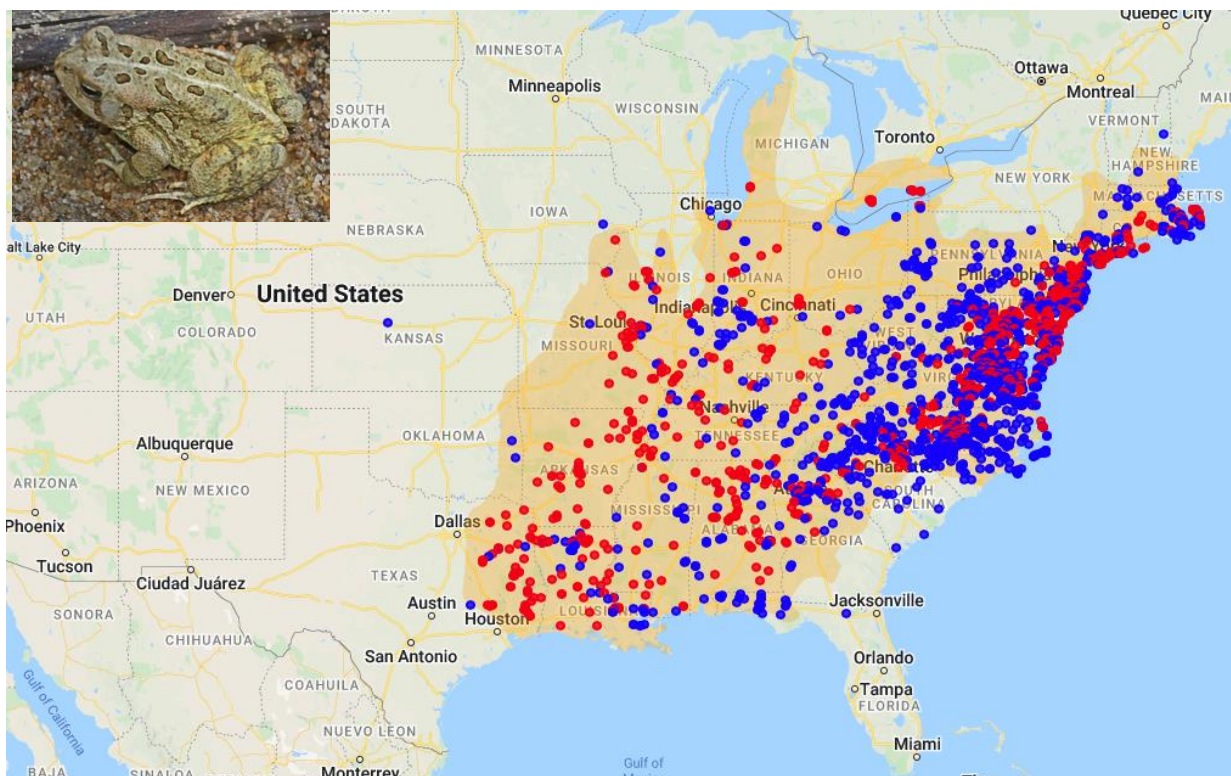


Figura 10. Sapo de Fowler, *Anaxyrus fowleri* (foto de Judy Gallagher, CC BY-NC 2.0, acessível em <https://mnfi.anr.msu.edu/species/description/10846/Anaxyrus-fowleri>) e sua distribuição geográfica (https://berkeleymapper.berkeley.edu/index.html?tabfile=https://amphibiaweb.org/tmpfiles/560620&configfile=https://amphibiaweb.org/tmpfiles/bm_config_718068.xml&ViewResults=tab&sourcename=AmphibiaWeb+Species+Map:+Anaxyrus+fowleri&hibiaweb=true&label=1&opacity=0.50&pointDisplay=pointMarkers)



7. Reprodução sazonal dos mamíferos

A reprodução sazonal é comum entre os mamíferos em todas as latitudes, incluindo nos trópicos, onde as estações do ano não são tão marcadas.

A reprodução é exigente em termos energéticos, e por isso sazonalidade da reprodução visa fazer coincidir no tempo o nascimento das crias com as alturas em que existe maior disponibilidade de alimento e em que os gastos com a termoregulação são menores (temperatura exterior mais elevada), aumentando assim o sucesso reprodutivo.

Mas não é necessário esperar pela maior disponibilidade de alimento para que a reprodução seja iniciada. Nas **zonas temperadas**, alguns mamíferos preparam-se antes do tempo, usando o **fotoperíodo** como indicador que as condições ambientais irão mudar e que o balanço energético será favorável no futuro.

Por exemplo o nascimento das crias dos veados Europeu, Norte-americano e Asiático ocorre na Primavera, quando há mais disponibilidade de alimento. Para que isso aconteça, a concepção tem que ter ocorrido no Outono precedente, o que implica que o desenvolvimento testicular nos machos seja desencadeada pelo fotoperíodo no Verão precedente para que os machos estejam em condições de competir entre si pelas fêmeas no Outono.

Por vezes fotoperíodo é combinado com um relógio biológico interno, como acontece com a ovelha doméstica. A reprodução é iniciada no Outono, despoletada pela diminuição do fotoperíodo, e termina no Inverno, após ter passado um intervalo de tempo pré-definido por um relógio biológico interno. Isto assegura que os cordeiros nascerão na Primavera ou no início do Verão, quando as pastagens são abundantes e de melhor qualidade nutricional.

Alguns mamíferos de menor longevidade (< 6 meses), como pequenos roedores, que habitam as regiões temperadas a latitudes superiores a 40°, manifestam uma grande variabilidade



individual em relação ao fotoperíodo. Em alguns indivíduos a reprodução é totalmente dependente do fotoperíodo, enquanto que outros, da mesma espécie e do mesmo local, são completamente insensíveis ao fotoperíodo, ou ainda outros que estão algures entre estes dois extremos.

Esta estratégia permite que alguns indivíduos se possam reproduzir durante o Inverno se conseguirem sobreviver ao frio e se conseguirem encontrar alimento (reprodução “oportunistas”). Esta variabilidade é uma característica genética.

Esta variabilidade intraespecífica ao fotoperíodo é comum e está documentada em pelo menos 6 espécies e 4 géneros de roedores Europeus e da América do Norte, incluindo uma espécie (*Microtus agrestis*) que se reproduz ocasionalmente no Inverno a latitudes acima do círculo Polar Ártico.

A latitudes mais baixas da região temperada, estes pequenos mamíferos não são dependentes do fotoperíodo (exemplo *Peromyscus leucopus*, que habita no sudeste norte-americano). A dependência da reprodução do fotoperíodo desaparece também quase por completo em espécies que habitem em zonas desérticas ou estepes na região temperada (independentemente da latitude), devido à imprevisibilidade da chuva (que condiciona a disponibilidade alimentar).

Neste caso, é a primeira chuvada, e o aparecimento de vegetação que se lhe segue, que despoletam a reprodução, embora ainda não se saiba como. Entre as hipóteses que têm sido levantadas encontram-se a produção pelas plantas de compostos voláteis específicos ou a diminuição da salinidade do meio por diluição com a água da chuva.

No **Ártico/Antártico** a menor disponibilidade de alimento e as baixas temperaturas tornam a reprodução quase impossível nos longos invernos polares. As crias de mamíferos de maior porte do Ártico, como por exemplo os caribus (renas), *Rangifer tarandus*, ou a raposa do ártico, *Vulpes lagopus*, nascem na Primavera ou início do Verão.

Uma exceção interessante é o urso polar, que hiberna durante o Verão e dá à luz no seu hibernáculo, ficando livre para caçar no Inverno, quando o gelo fica mais compacto.



Estima-se que a reprodução sazonal destes mamíferos de maior porte seja de alguma forma regulado pelo fotoperíodo.

Já os pequenos mamíferos do ártico, como os roedores, reproduzem-se maioritariamente no Verão, embora também tenha sido reportada a reprodução ocasionalmente no Inverno para alguns géneros (*Microtus*, *Clethrionomys*, *Lemmus* e *Dicrostonyx*). Para estes mamíferos mais pequenos, a reprodução é controlada nalguns casos pelo fotoperíodo mas existe variabilidade intra-específica (tal como se referiu para as regiões temperadas). No caso de haver independência do fotoperíodo e ocorrer reprodução no Inverno, pensa-se que a sobrevivência em condições tão adversas se deve aos indivíduos encontrarem fortuitamente alguma fonte de alimento e ao efeito isolante das espessas camadas de neve, que evita o contacto com as temperaturas extremamente baixas que se fazem sentir nestas regiões no Inverno.

Para os mamíferos verifica-se assim que a reprodução pode ser despoletada pelo fotoperíodo ou ser devida a fatores ambientais, como a temperatura e a disponibilidade de alimento.

Nos mamíferos de maior porte e com tempos de vida mais longos (> 1 ano) a reprodução é fortemente influenciada pelo fotoperíodo, independentemente da latitude. Contudo, para os pequenos roedores a reprodução pode ser também determinada por fatores ambientais.

Estes dados sugerem que à medida que o clima muda os pequenos roedores cuja reprodução é oportunista e desencadeada pela disponibilidade de alimento e pela temperatura (e não pelo fotoperíodo) conseguirão adaptar-se, em termos reprodutivos, com mais facilidade às mudanças climáticas, antecipando ou retardando os seus ciclos reprodutivos de forma a estarem sincronizados com as estações do ano e com o clima, maximizando desta forma o seu sucesso reprodutivo.

Mas os mamíferos de maior longevidade, cuja reprodução é regulada pelo fotoperíodo poderão não se adaptar tão bem.



8. Dessincronismo com os agentes polinizadores e dispersores

As interações entre as plantas e os seus agentes polinizadores e dispersores são de extrema importância para os serviços dos ecossistemas, pois permitem a formação de frutos e a reprodução sexuada das plantas, incluindo as das culturas agrícolas.

Existem tipos específicos de flores e frutos para cada grupo de polinizadores e dispersores. Por isso, alterações climáticas que provoquem alteração na data da floração ou frutificação de uma planta podem levar ao dessincronismo entre esta e os seus polinizadores e dispersores, se a planta e o polinizador ou dispersor reagirem com ritmos diferentes às alterações.

Por exemplo, como visto acima, quando a temperatura aumenta algumas plantas antecipam a sua floração. Mas os insetos polinizadores podem não antecipar o seu ciclo de vida, ou pelo contrário, antecipar mais do que a planta, o que leva ao dessincronismo entre a planta e o seu agente polinizador, influenciando diretamente a reprodução da planta e a sobrevivências do polinizador e dos dispersores.

Um exemplo curioso de dessincronismo causado pela subida da temperatura é o que acontece entre a abelha *Andrena nigroaenea* e a orquídea *Ophrys sphegodes*, cuja forma é muito semelhante à da abelha-fêmea (figura 11).





Figura 11. Orquídea *Ophrys sphegodes* (à esquerda) e a abelha que a poliniza *Andrena nigroaenea* (à direita)

A abelha-macho e a abelha-fêmea de *Andrena nigroaenea* não surgem ao mesmo tempo: a abelha-macho surge primeiro, na altura em que a orquídea está em flor, enquanto a abelha-fêmea surge apenas uns dias mais tarde. No período em que ainda não surgiu a abelha-fêmea, a abelha-macho é atraída pela orquídea, iludida pela sua forma idêntica à abelha-fêmea e pelas feromonas que a orquídea liberta. Esta visita da abelha-macho à flor contribui para a polinização da orquídea.

Por cada aumento de 1°C na temperatura na Primavera, a floração da orquídea acontece 6 dias mais cedo do que o habitual, a da abelha-macho 9 dias mais cedo e a da abelha-fêmea 15 dias mais cedo (Fitter e Fitter, 2002). Assim, a abelha-fêmea, que deveria aparecer uns dias depois dos machos, para possibilitar a visita destes à orquídea, aparece mais cedo, o que diminui as probabilidades de a abelha-macho visitar a orquídea e de a polinizar.

Esta resposta diferenciada da planta e do seu polinizador à subida de temperatura pode diminuir consideravelmente a probabilidade de polinização da orquídea.



9. Fenologia e parasitoidismo

Um parasitoide é um organismo que passa uma parte do seu ciclo de vida no interior ou no exterior do corpo de um único hospedeiro, terminando invariavelmente na morte do hospedeiro (distinguindo-se, neste aspeto, do parasita).

A figura 12 representa relações interespecíficas de predação e parasitoidismo que abrangem 3 níveis tróficos: a borboleta branca da couve, *Pieris brassicae* (inseto herbívoro), a planta de que este se alimenta (espécies da família Brassicaceae), e o seu parasitoide, a vespa *Cotesia glomerata*.

O ciclo de vida da borboleta branca passa por 4 estágios: ovo, larvas, pupa ou crisálida e mariposa (adulto).

Tanto o inseto herbívoro como o seu parasitoide têm ambos 2 - 3 gerações por ano, cada uma das quais tem que encontrar novas plantas de que se alimentar, pois diferentes espécies da família Brassicaceae existem em alturas diferentes do ano (figura 12):

- o nabo (*Brassica rapa*, surge primeiro, no início da Primavera (à esquerda na figura, com a linha de crescimento verde),
- segue-se a mostarda-dos-campos (*Sinapis arvensis*) no fim da Primavera (ao meio na figura, com a linha de crescimento vermelha)
- Finalmente por último a mostarda-negra (*Brassica nigra*) no Verão (à direita na figura, com a linha de crescimento azul)

As consequências das alterações climáticas nestas interações dependem da resposta de cada um destes níveis tróficos à subida de temperatura e disponibilidade de alimento. Para o inseto herbívoro, o alimento depende da existência de rebentos nutritivos de Brassicaceae enquanto



para o parasitóide depende da existência de larvas do inseto herbívoro sobre as quais a fêmeas da vespa coloca os ovos.

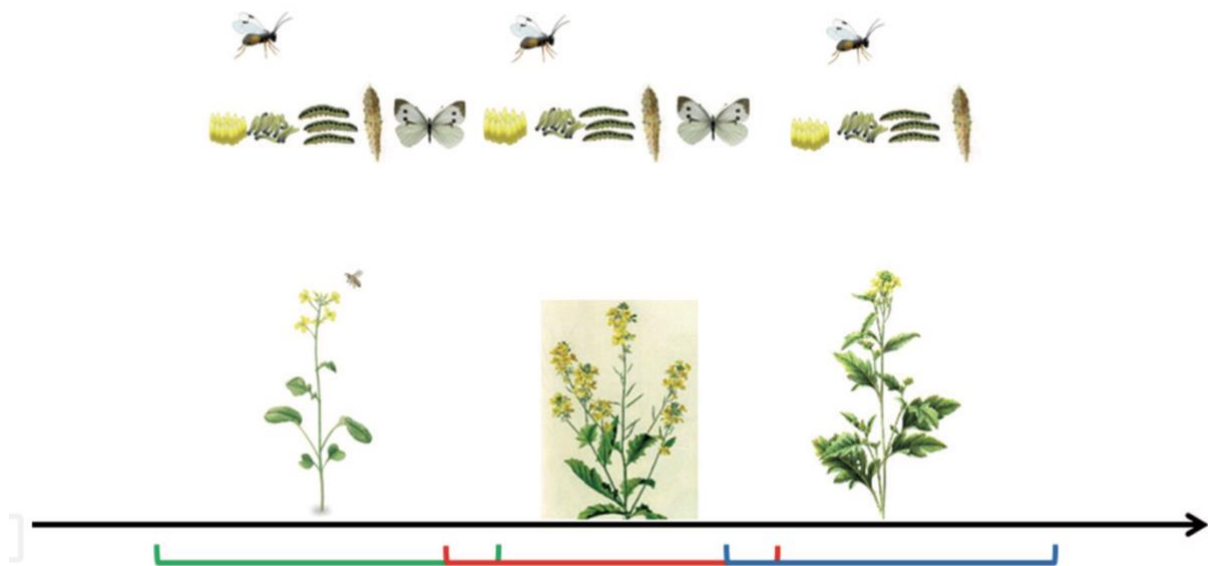
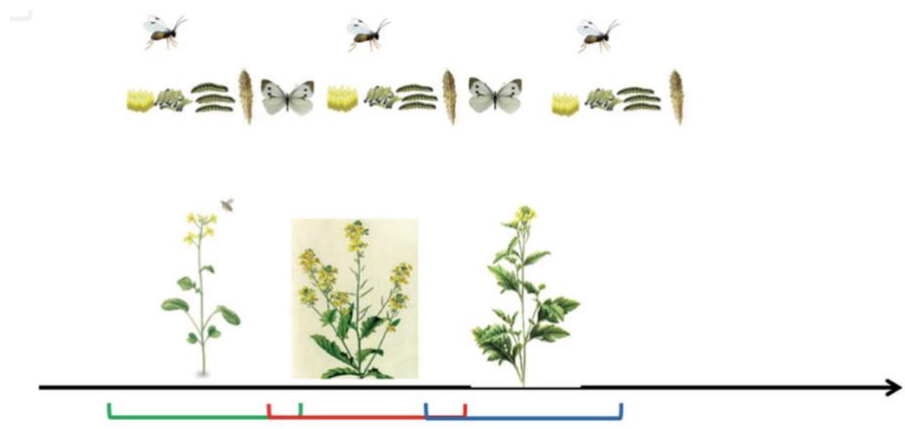


Figura 12. Interação envolvendo três espécies de plantas (em baixo), um inseto herbívoro, a borboleta branca da couve, *Pieris brassicae* (zona do meio, mostrando os estágios do ciclo de vida: ovo, larva pequena, larva grande, pupa e adulto) e a vespa seu parasitóide *Cotesia glomerata* (em cima).

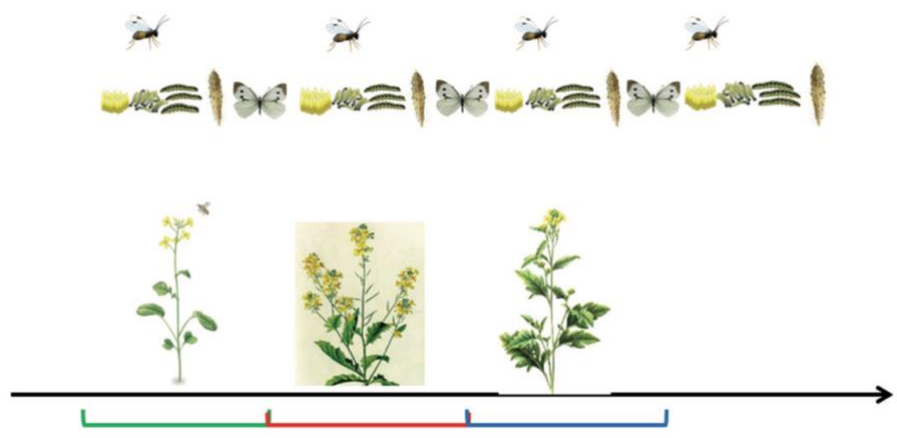
Dois dos cenários possíveis do impacto do aquecimento estão representados na figura 13: Na parte de cima as plantas antecipam o seu ciclo de vida e a sua floração (este fenómeno já aconteceu em 2014), e na parte de baixo aumenta o número de gerações dos insetos por ano de 3 para 4 gerações.

Em ambos os cenários, a última geração de insetos irá emergir numa altura em que já não terá alimento.





(a)



(b)

Figura 13. Interação envolvendo os mesmos três níveis tróficos que a figura anterior, mas numa situação de alterações climáticas (a) antecipam o ciclo de vida das plantas; ou (b) o número de gerações dos insetos aumenta de 3 para 4.



10. Cadeias tróficas marinhas

Da mesma maneira que nos ecossistemas terrestres as plantas estão a antecipar o seu ciclo e a florir mais cedo, também nos ecossistemas marinhas o fitoplâncton está a sofrer alterações fenológicas.

O fitoplâncton é constituído por organismos micro e macroscópicos que flutuam livremente na coluna de água (como as diatomáceas e os dinoflagelados). O fitoplâncton utiliza a energia do sol e os nutrientes disponíveis no meio para produzir o seu próprio alimento e serve depois de alimento a um conjunto de organismos heterotróficos, entre os quais se incluem os copépodes (zooplâncton). O fitoplâncton é pois o principal produtor primário nas camadas superficiais dos oceanos e está na base base das cadeias tróficas marinhas.

Por sua vez o zooplâncton serve de alimento aos consumidores secundários, como outros invertebrados e peixes, que por sua vez servem de alimento a níveis tróficos superiores até chegar ao topo da cadeia alimentar (figura 14).

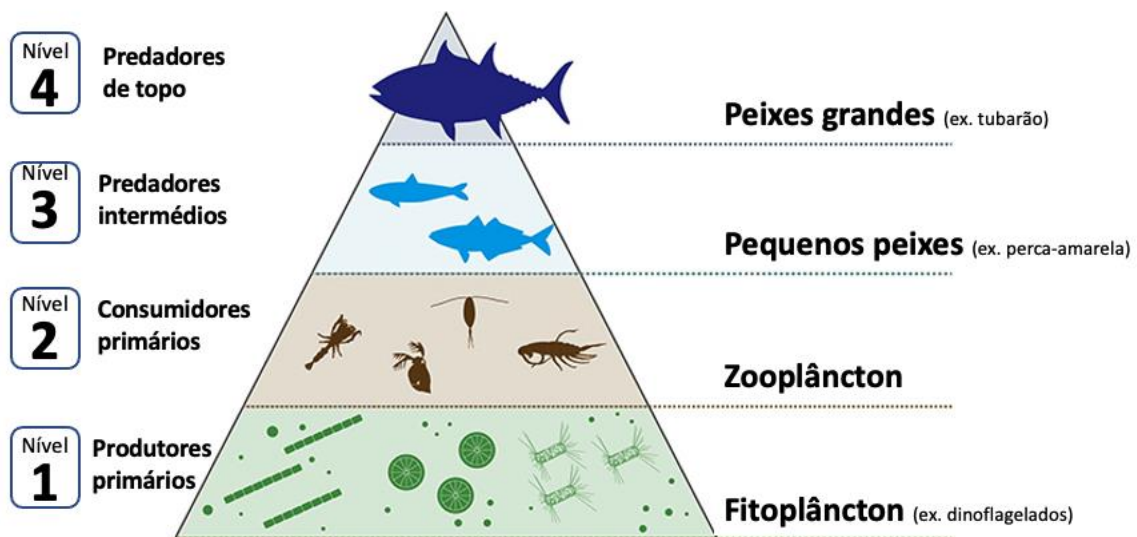


Figura 14. Representação simplificada das cadeias tróficas marinhas



O fitoplâncton segue um ciclo anual, tendo picos de abundância que são determinados pela temperatura e pelo fotoperíodo:

Na **Primavera**, quando a energia recebida do sol aumenta a temperatura da água o fitoplâncton tem um crescimento populacional exponencial, alimentado pelos nutrientes trazidos por correntes ascendentes provenientes das águas mais profundas, do fundo dos oceanos. Este pico de abundância irá depois suportar o crescimento de toda a cadeia trófica.

No **Verão**, e à medida que a temperatura à superfície da água aumenta, ocorre uma estratificação da coluna de água (que no Inverno estava completamente misturada). Com esta estratificação, as correntes ascendentes que traziam os nutrientes do fundo dos oceanos até as camadas superficiais, onde se localiza o fitoplâncton são interrompidas e estes nutrientes rapidamente se esgotam, limitando a proliferação do fitoplâncton.

No **Outono**, com a descida de temperatura, a estratificação da coluna de água desfaz-se, restituindo-se as correntes ascendentes ricas em nutrientes, e resultando num novo desenvolvimento de fitoplâncton.

No **Inverno** a radiação solar e temperatura baixam, levando à inativação das comunidades de fitoplâncton, geralmente até à Primavera seguinte. A inativação pode ser despoletada tanto pela descida de temperatura como pela diminuição do fotoperíodo

Este ciclo anual com dois picos de abundância ao longo do ano está representado na figura 15 para diatomácea *Cylindrotheca closterium*. Os picos de abundância ocorrem por volta do fim de março e início de abril (primeiro pico) e em setembro (segundo pico).



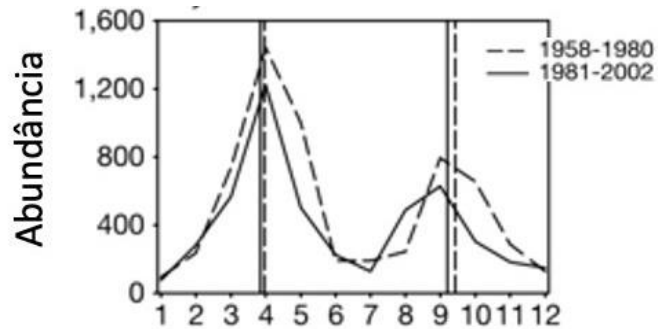
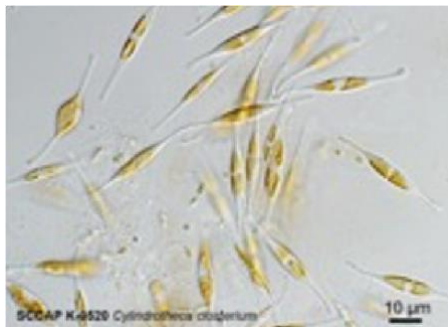


Figura 15. Diatomácea *Cylindrotheca closterium* (à esquerda) e variação mensal da abundância no Mar do Norte ao longo do ano em dois períodos distintos, um mais recente (linha a cheio) e um anterior (linha a tracejado) (Fonte: imagem da esquerda: <http://nordicmicroalgae.org/taxon/Cylindrotheca%20closterium>) e imagem da direita: Edwards e Richardson, 2004)

Quando se comparam as datas de ocorrência dos picos em períodos diferentes, o primeiro mais antigo, entre os anos 1958-1980, e o segundo mais recente, entre 1981-2002, não são encontradas diferenças significativas nas datas de ocorrência. Como ocorreu neste local uma subida média de temperatura de cerca de 0,9°C, a ocorrência dos picos aproximadamente nas mesmas datas nos dois períodos distintos indicia que o crescimento desta diatomácea provavelmente é despoletado pela mudança do fotoperíodo, e não pela variação da temperatura.

Mas o mesmo não acontece para muitos outros *taxa* de plâncton, em que se verifica uma alteração nas datas dos picos de abundância. Por exemplo, o dinoflagelado *Ceratium fusus*, que também é um produtor primário, antecipou a data do seu pico de abundância em cerca de 30 dias no mesmo período e como resposta ao mesmo aumento na temperatura média da água de 0,9°C (figura 16).

Já os copépodes, predadores de *Ceratium fusus*, anteciparam o seu pico de abundância em apenas 10 dias.



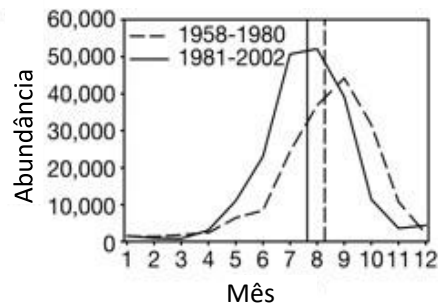
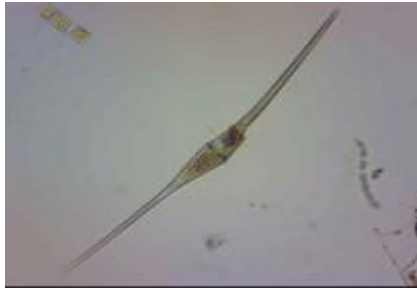


Figura 16. Dinoflagelado *Ceratium fusus* https://www.inaturalist.org/guide_taxa/356853 e variação mensal da abundância ao longo do ano em dois períodos distintos, um mais recente (linha a cheio) e um anterior (linha a tracejado), evidenciando a antecipação do pico de abundância deste *taxon* (fonte: Edwards e Richardson, 2004)

Também a diatomácea *Rhizosolenia alata* e o dinoflagelado *Ceratium tripos* anteciparam os seus picos de abundância em 33 e de 27 dias, respetivamente, enquanto o copépode, *Calanus finmarchicus*, que deles se alimenta, antecipou o seu pico em apenas 11 dias.

Estes dessincronismos trófico parecem comuns nesta zona do Mar do Norte, com os produtores primários a anteciparem mais as datas dos picos de abundância do que os seus predadores (Edwards e Richardson, 2004).

A transferência do plâncton para os níveis tróficos superiores, especialmente para as espécies de peixe com valor comercial, está dependente da correta sequência temporal dos picos de abundância de níveis tróficos mais baixos (figura 17).



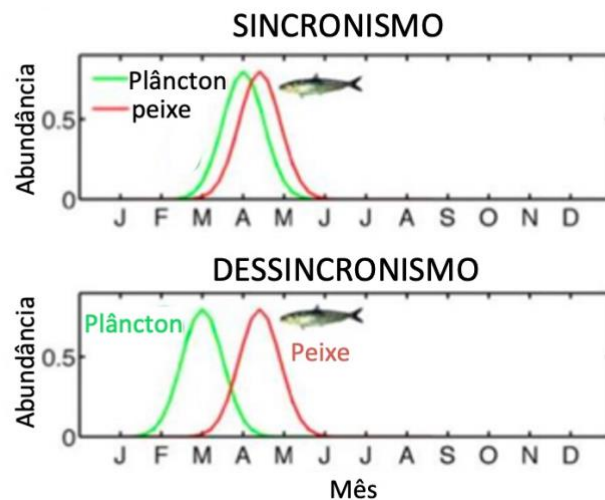


Figura 17. Fenómeno de dessincronismo trófico entre os picos de plâncton e do peixe que deste se alimenta, devido à antecipação do pico de plâncton como resultado, por exemplo das alterações climáticas (fonte: Asch et al 2016)

Este dessincronismo pode ter consequências significativas na estrutura e relações interespecíficas dos ecossistemas marinhos. Por exemplo espécies que se alimentem tanto de fito como de zooplâncton podem ser favorecidas, em comparação com as que se alimentam apenas de zooplâncton e que podem ver a disponibilidade de alimento reduzir em alturas chave do seu ciclo anual.

A diferença de respostas fenológicas entre os diversos grupos de seres vivos está relacionada com as características das espécies. Os constituintes do plâncton que são formas planctónicas de seres vivos que em adultos não são plâncton, como por exemplo larvas de ouriço do mar e de medusa, parecem estar a ser mais afetados pela subida de temperatura que as espécies que são plâncton durante todo o seu ciclo de vida.



11. Conclusão

A relação entre a data de ocorrência de eventos nos seres vivos e os padrões climáticos sazonais, denominada fenologia, é um processo fundamental, que determina a dinâmica populacional, a interação entre espécies, as migrações e mesmo a evolução.

Ao longo dos últimos 50 anos, muitas espécies viram acontecimentos periódicos do seu ciclo de vida serem antecipados ou retardados. A hipótese base é que o aquecimento global leva à antecipação dos eventos de Primavera tais como a floração, a reprodução e a migração e ao atraso de eventos de Outono, como a queda das folhas e aumento do período de crescimento vegetativo no Verão.

A grande maioria dos *taxa* observados está a exibir o padrão esperado de resposta, sejam plantas ou vertebrados, em ecossistemas terrestres ou marinhos. Como as alterações climáticas não têm a mesma intensidade em todas as regiões do globo, as variações observadas não têm todas a mesma magnitude. A direção da alteração e a magnitude da resposta fenológica varia também consideravelmente entre as espécies de diferentes grupos e níveis tróficos. Os consumidores secundários (predadores, tais como algumas aves, peixes e mamíferos) são consistentemente menos sensíveis às alterações climáticas que as espécies na base da cadeia alimentar como os produtores e os consumidores primários (ex: os pássaros que se alimentam de sementes; os insectos herbívoros).

Mas os impactos das alterações fenológicas não ocorrem apenas ao nível da uma espécie. Ao afetar o sucesso reprodutivo e a viabilidade de uma população, podem alterar a estrutura e a dinâmica das comunidades.

À medida que uma espécie reage às alterações climáticas, as suas interações com o mundo físico e com os outros seres vivos também mudam. Uma planta que não antecipe o seu desenvolvimento como resposta a uma alteração de temperatura poderá ver o seu crescimento



afetado pela falta de interações mutualistas essenciais (polinização) ou ter um crescimento atrasado no tempo em relação a competidores.

Espécies que antes não se cruzavam num determinado local num determinado período de tempo passam a coexistir e espécies que antes interagiam deixam de se cruzar, provocando uma nova série de interações e desencadeando impactos que se propagam em cascata pelo ecossistema.

Dada a complexidade das interações bióticas nos ecossistemas é praticamente impossível prever todas as consequências de uma simples alteração na data de um determinado evento (como por exemplo a antecipação da data de floração). Algumas consequências são facilmente previsíveis e afetam todo o ecossistemas, pois modificam interações relevantes entre espécies, como sejam a relação predador-presa, parasita-hospedeiro ou a dinâmica de processos-chave do ecossistema, como a polinização.

Por sua vez, estas alterações terão consequências profundas para a sociedade humana e atividades económicas como a agricultura, as pescas e mesmo para a saúde humana.



Bibliografia e leituras complementares

R G **Asch**, C Stock, J L Sarmiento (2016) Climate Change and Trophic Mismatches between Plankton Blooms and Fish Phenology (acedido em Março 2020 em: https://www.us-ocb.org/wpcontent/uploads/sites/43/2017/03/OCB_2016_Asch_reduced.pdf)

F **Bairlein** (2016). Migratory birds under threat. Habitat degradation and loss, illegal killings, and climate change threaten European migratory bird populations. *Science*, 354(6312), 547-548 (DOI: 10.1126/science.aah6647).

C **Both**, S **Bouwhuis**, C M **Lessells**, M E **Visser** (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441, 81-83

M **Edwards** e A J **Richardson** (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881-884.

A H **Fitter** e R S R **Fitter** (2002). Rapid Changes in Flowering Time in British Plants, *Science*, 296, 1689-1691.

D M **Green** (2016). Amphibian Breeding Phenology Trends under Climate Change: Predicting the Past to Forecast the Future. *Global Change Biology* (doi: 10.1111/gcb.13390)

P A **Guerra**, S. M **Reppert** (2013). Coldness Triggers Northward Flight in Remigrant Monarch Butterflies. *Current Biology* 23, 419-423. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.01.052>



D. K. **Steinberg** e M. R. **Landry** (2017). Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Annual Review of Marine Science*, 9, 413-444

Templ et al., 2017. Phenological patterns of flowering across biogeographical regions of Europe. *International Journal of Biometeorology* 61: 1347-1358

D **Zani**, T W **Crowther**, L Mo, S S Renner, C M Zohner (2020). Increased growing-season productivity drives earlier autumn leaf senescence in temperate trees. *Science*, 370 (6520), 1066-1071. DOI: 10.1126/science.abd8911

H **Wang**, J Dai, T Rutishauser, A Gonsamo, C. Wu e Q **Ge** (2018). Trends and variability in temperature sensitivity of lilac flowering phenology. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123, 807–817. [https:// doi.org/10.1002/2017JG004181](https://doi.org/10.1002/2017JG004181)

