

Padrões espaciais da riqueza de espécies de viperídeos na América do Sul: temperatura ambiental vs. cinética-bioquímica

Matheus Souza Lima-Ribeiro^{1,2*}, Thiago Fernando Lopes Vale Brito Rangel¹, Miriam Plaza Pinto¹, Ionai'i Ossami Moura¹, Tatiana Lima Melo¹ e Levi Carina Terribile²

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil. ²Coordenação de Ciências Biológicas, Unidade Jatobá, Universidade Federal de Goiás, Campus Jataí, BR 364, Km 192, 3800, Cx. Postal 3, 75800-000, Setor Industrial, Jataí, Goiás, Brasil. *Autor para correspondência. E-mail: paleo_ribeiro@yahoo.com.br

RESUMO. Este estudo tem por objetivo testar a influência da temperatura na taxa metabólica de viperídeos como um mecanismo básico de origem dos padrões espaciais de riqueza desse grupo na América do Sul, como proposto por Allen et al. (2002) dentro da Teoria Metabólica em Ecologia. Para isso, testamos a relação entre o logaritmo natural da riqueza de espécies de viperídeos e o inverso da temperatura (em Kelvin, $1000 \cdot K^{-1}$), após corrigir os efeitos da autocorrelação espacial, e verificamos se a reta estimada apresenta inclinação de $-9,0 \cdot T$. As variáveis apresentaram baixo índice de correlação ($r^2 = 0,216$; $p < 0,0001$), com uma inclinação da reta de $-3,737 \cdot T$ (C.I. (95%) $\pm 0,379$). Os resultados indicaram que os viperídeos não respondem à variação de temperatura da mesma forma que os demais grupos testados, uma vez que o intervalo de confiança para o ângulo da reta estimada não contempla o valor $-9,0 \cdot T$, como predito pelo modelo. O presente estudo sugere que o padrão espacial da riqueza de espécies de viperídeos na América do Sul é estruturado por outros parâmetros além da temperatura, não contemplados no modelo de Allen et al. (2002).

Palavras-chave: teoria metabólica da ecologia, gradientes latitudinais de diversidade, organismos ectotérmicos, regra de equivalência energética, alometria.

ABSTRACT. Spatial patterns of viperid species richness in South America: environmental temperature vs. biochemical kinetics. The aim of this study was to test the influence of temperature on metabolic rates of viperid species as the underlying mechanism to explain the richness pattern of this group in South America, following the Metabolic Theory of Ecology (MTE) proposed by Allen et al. (2002). We tested MTE predictions by considering the relationship between the natural logarithm of viperid species richness and the inverse of temperature (in Kelvin, $1000 \cdot K^{-1}$) after to correct for spatial autocorrelation effects and to check whether the linear function presents a slope of $-9.0 \cdot T$. The relationship between variables presented low correlation coefficient ($r^2 = 0.216$; $P < 0.0001$) and a slope of $-3.737 \cdot T$ (C.I. (95%) ± 0.379). These results showed that viperids respond in a different way to the temperature gradient in comparison with other taxa and the prediction of Allen et al. (2002), since the confidence interval of slope in this case does not include the value of $-9.0 \cdot T$. This study demonstrates that temperature is not the sole driver of broad-scale spatial pattern of viperid species richness in South America.

Key words: metabolic theory of ecology, latitudinal gradients of diversity, ectothermic taxa, energetic-equivalence rule, allometry.

Introdução

Uma nova tendência de pesquisa em Ecologia, denominada Macroecologia por Brown e Maurer (1989), começou a surgir recentemente, integrando conhecimentos provenientes da própria Ecologia (Ecologia de Comunidades e Ecologia Geográfica), Biogeografia, Biologia Evolutiva, Paleontologia, Fisiologia, dentre outras áreas (DINIZ-FILHO; RANGEL, 2004). A Macroecologia busca compreender a divisão de espaço físico e dos

recursos entre as espécies ao longo de grandes escalas de tempo e espaço, avaliando, de forma observacional (não-experimental), os padrões de abundância, distribuição, diversidade e tamanho do corpo das espécies, envolvendo em um mesmo contexto teórico, vários trabalhos desenvolvidos nos últimos dois séculos, tais como a análise dos gradientes latitudinais de diversidade, dos padrões de alometria interespecífica, das relações espécie-área e espécie-abundância (BLACKBURN; GASTON,

1998, 2003; GASTON; BLACKBURN, 2000; DINIZ-FILHO; RANGEL, 2004).

Nos últimos anos, várias hipóteses foram criadas e vêm sendo discutidas e testadas por ecólogos e biogeógrafos para explicar os mecanismos de origem e manutenção do gradiente latitudinal de riqueza de espécies observado no nosso planeta. Ultimamente, a resposta obtida por análises empíricas do padrão de riqueza de espécies em grandes escalas revela que tanto os fatores atuais (e.g. produtividade), como os geohistóricos (e.g. processos evolutivos, mudanças climáticas - glaciações) constituem importantes mecanismos para explicar a origem, manutenção e distribuição da diversidade biológica existente na superfície terrestre (SALGADO-LABOURIAU, 1984; 2001; GASTON; BLACKBURN, 2000; HAWKINS; PORTER, 2003; WILLIG et al., 2003).

Em vários estudos, as variáveis climáticas atuais, em conjunto com as condições ambientais, como disponibilidade hídrico-energética, apresentaram-se boas preditoras da riqueza de espécies de vários grupos de organismos, distribuídos em toda a superfície terrestre (KERR; CURRIE, 1999; ALLEN et al., 2002; HAWKINS et al., 2003; DINIZ-FILHO et al. 2004; KASPARI et al., 2004). A temperatura, por exemplo, atua diretamente nas taxas de reações químicas e metabólicas, influenciando a atividade biológica dos organismos ectotérmicos pela mudança na proporção de moléculas com o aumento da energia cinética (ALLEN et al., 2002; BROWN et al., 2004).

De acordo com o modelo energético desenvolvido por Allen et al. (2002), a temperatura pode descrever os padrões de diversidade observados em organismos ectotérmicos terrestres e aquáticos (de água doce e marinho) em todo o mundo, uma vez que altas temperaturas aumentam o estoque de espécies, acelerando as reações bioquímicas que controlam as taxas de especiação. A temperatura influencia a diversidade de ectotérmicos terrestres e aquáticos principalmente por meio de seu efeito bioquímico-cinético no metabolismo. Taxas metabólicas, por sua vez, ditam a quantidade do requerimento de recursos pelos indivíduos e a taxa de suprimento de recursos necessários para a manutenção da comunidade. Já as taxas evolutivas são, em última análise, restritas pelo tempo de geração dos indivíduos e taxas de mutação. As taxas evolutivas e metabólicas se correlacionam, além de guardarem relação com a temperatura (ALLEN et al., 2002).

Segundo este modelo, a temperatura (T), medida em Kelvin, quando transformada ($1000 \cdot K^{-1}$), deve estar linearmente relacionada com o padrão de

riqueza de espécies, em uma reta que forme um ângulo (b da regressão linear) de $-9,0 T$. Usando a técnica de regressão linear entre a temperatura e a riqueza de espécies é possível estimar a reta da relação entre essas variáveis e assim testar este modelo (ALLEN et al., 2002).

Kaspári et al. (2004) foram os primeiros a testar o modelo energético de Allen et al. (2002) e obtiveram resultados confirmatórios para diversidade local de pequenas formigas no mundo todo, em que a temperatura e a produção primária estimaram metade da variação na riqueza de espécies desse grupo de organismos, bem como deram suporte para o ângulo da relação linear de $-9,0 T$.

Este estudo tem por objetivo avaliar o padrão espacial da diversidade de viperídeos (Serpentes) na América do Sul em relação à temperatura ambiental, visando testar as predições do modelo energético (via ativação metabólica) desenvolvido por Allen et al. (2002) dentro da Teoria Metabólica em Ecologia.

Material e métodos

As serpentes são animais vertebrados pecilotérmicos, ápodos e classificados como Répteis (ordem Squamata). A família Viperidae possui cerca de 260 espécies (KELLY et al. 2003; CASTOE; PARKINSON, 2006) distribuídas pela Ásia, África, Europa e Novo Mundo, mas estão ausentes na Austrália (TERRIBILE et al., 2009). Destas, 51 espécies ocorrem no continente sul-americano, sendo a maioria serpentes peçonhentas (CAMPBELL; LAMAR, 2004).

O continente sul-americano, em projeção área-igual, foi dividido por meio de uma malha composta de 1.361 quadrantes de 110×110 km ($1^\circ \times 1^\circ$ de latitude-longitude na altura do equador). A distribuição geográfica (área de ocorrência) de cada uma das espécies de viperídeos foi redesenhada sobre esta malha. A soma das ocorrências das espécies em cada um dos quadrantes fornece a riqueza, a partir da qual é possível calcular o padrão espacial de riqueza de espécies de viperídeos na América do Sul. Os mapas da distribuição geográfica das espécies na América do Sul foram obtidos de Campbell e Lamar (2004) e dos dados sistematizados por Terribile et al. (2009).

Adicionalmente, a variável de temperatura média anual também foi coletada para a mesma malha. Esta variável permite a estimativa de entrada de energia em cada quadrícula, sendo necessária para o teste da hipótese de que o gradiente de diversidade de viperídeos pode ser explicado pelo metabolismo do grupo.

O teste específico do modelo abarca a estimativa de uma regressão linear (modelo 2) entre o inverso

da temperatura e a riqueza de espécies em escala logarítmica, verificando se o intervalo de confiança do ângulo da reta estimada contém o valor previsto de $-9,0 \cdot T$.

Entretanto, para variáveis distribuídas espacialmente, é preciso levar em consideração o efeito da autocorrelação espacial, ou seja, a tendência natural de medidas tomadas a curtas distâncias serem mais similares do que o esperado ao acaso (efeito de contágio), afetando a estimativa da probabilidade do teste de significância por inflar o erro Tipo I, fazendo-nos rejeitar a hipótese nula mais vezes do que se espera pelo nível de significância assumido. Para lidar com este problema, usamos um método que corrige o número de graus de liberdade a partir dos valores de I de Moran (DUTILLEUL, 1993). O I de Moran é similar ao coeficiente de correlação de Pearson, calculado para pares de pontos de uma mesma variável a certa distância. Assim é possível analisar o padrão de estruturação espacial da variável de interesse.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa SAM (Spatial Analysis in Macroecology), disponível gratuitamente em www.ecoevol.ufg.br/sam (RANGEL et al., 2006).

Resultados

A Figura 1A evidencia forte estruturação espacial da riqueza de espécies de viperídeos na América do Sul. A Mata Atlântica, no Sudeste do Brasil, e os Andes peruanos, equatorianos e bolivianos são as regiões mais ricas no continente sul-americano (11 espécies em alguns pontos). Esta alta riqueza de espécies decresce fortemente para as regiões Sul-Sudoeste (região da Argentina), Nordeste (Caatinga) e extremo norte do continente. Aparentemente há uma riqueza intermediária e constante na região da floresta amazônica (entre três e seis espécies).

A temperatura média anual apresenta um padrão estruturado de acordo com a latitude e altitude (Figura 1B). Em geral, temperaturas altas ocorrem no Norte do continente (região tropical), decrescendo, em um gradiente suave, em direção ao Sul. Exceção a este padrão é observada no extremo-oeste do continente, cujas baixas temperaturas, mesmo na região tropical, são provocadas pelas altas altitudes da cordilheira dos Andes.

A autocorrelação espacial nos dados de riqueza de espécies é fortemente estruturada, principalmente em curtas distâncias, conforme mostrado pela Figura 2. Até uma distância de aproximadamente 500 km, o valor do I de Moran, que mede a associação entre valores a certa distância no espaço, varia de 0,5 a 0,3. Entretanto, para pontos distantes (cerca de 1.250

km) não há autocorrelação espacial, ou seja, valores medidos a esta distância tornam-se estatisticamente independentes. Uma suave autocorrelação espacial negativa é observada até 4.000 km.

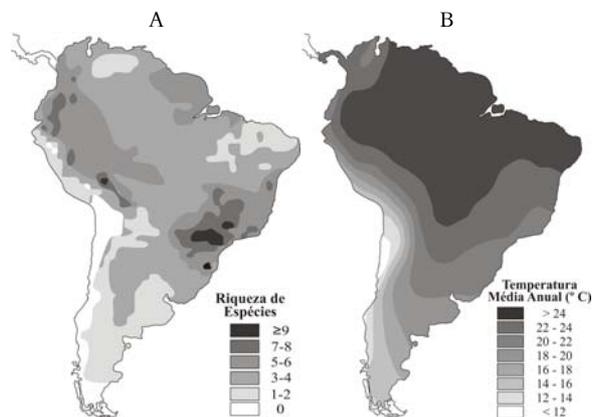


Figura 1. Padrão espacial da riqueza de espécies de viperídeos (A) e da temperatura média anual (B) na América do Sul.

Já a temperatura apresenta um padrão de autocorrelação espacial muito linear (Figura 2): para pontos distantes até 700 km, o I de Moran tem um valor maior que 0,3, ao passo que torna-se nulo para distâncias com aproximadamente 2.500 km. A partir desse ponto observa-se aumento da autocorrelação, apesar de negativa, até chegar a um I de Moran de $-0,934$ para pontos distantes até 5.000 km.

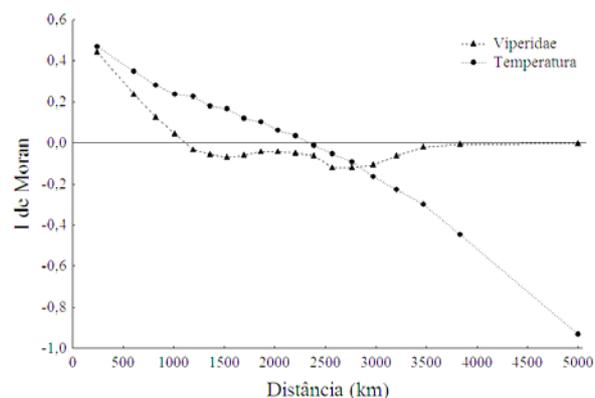


Figura 2. Correlogramas espaciais da riqueza de espécies de viperídeos (triângulo) e da temperatura média anual (círculos) na América do Sul.

A média da temperatura anual apresentou baixo ajuste com a riqueza de espécies de viperídeos na América do Sul ($r^2 = 0,216$; $p < 0,0001$), conforme evidenciado na Figura 3. Para testar especificamente o modelo de Allen et al. (2002), após transformar o número absoluto de espécies em escala logarítmica, encontramos que a reta estimada (regressão modelo 2) apresenta um intercepto de 14,004, com uma inclinação de $-3,737 \cdot T$ (C.I. (95%) $\pm 0,379$) (Figura 3).

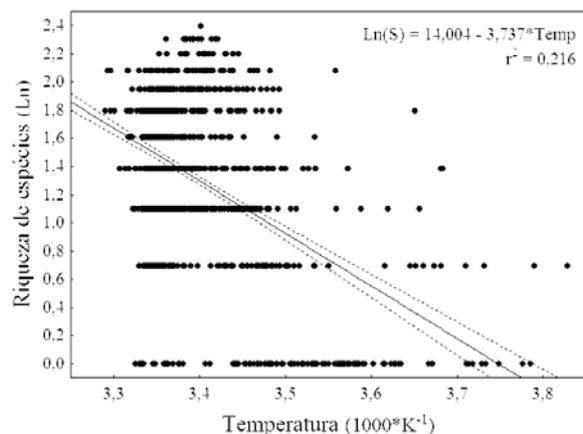


Figura 3. Relação global entre a riqueza de espécies de viperídeos e a temperatura média anual na América do Sul (inclinação da reta pelo Modelo de Regressão Linear $2 = -3,737 \cdot T$).

Discussão

De acordo com os resultados obtidos neste estudo, não foi possível dar suporte à predição do modelo de cinética bioquímica de Allen et al. (2002), já que o intervalo de confiança para o ângulo da reta estimada da relação entre temperatura e riqueza de espécies não contempla o valor $-9,0 T$, como predito pelo modelo. Segundo estes autores, a redução da temperatura acarreta uma redução previsível e em taxa linear no número de espécies de organismos ectotérmicos, porém não foi confirmada para os viperídeos da América do Sul.

Entretanto, no grupo de organismos analisados (viperídeos) há poucas espécies presentes no continente sul-americano, principalmente quando comparado com os demais estudos do modelo energético realizados até agora (ALLEN et al., 2002; KASPARI et al. 2004). Por outro lado, a teoria metabólica também não explica a diversidade global de elapídeos, como descrito recentemente por Terribile et al. (2009). Isto pode indicar que as predições feitas por Allen et al. (2002) não se aplicam a pequenos grupos de espécies ou que os viperídeos (talvez todos os répteis) não respondam à variação de temperatura da mesma forma que os demais grupos testados. Allen et al. (2002) sugeriram que seu modelo pode não ser aplicado a táxons cujo tamanho do corpo e/ou abundância sejam dependentes da temperatura (répteis, por exemplo), como também a grupos taxonômicos pouco definidos (classificados em grandes táxons, como classes, ordens etc.).

No entanto, Algar et al. (2007) testaram, no continente norte americano, o modelo de Allen et al. (2002) para seis grupos de organismos ectotérmicos distintos (vertebrados, insetos e plantas) e classificados nos diversos níveis taxonômicos da escala hierárquica de classificação biológica,

incluindo répteis (classificados em nível de classe), e nenhum deles apresentou a relação riqueza de espécies *vs.* temperatura como previsto pelo modelo. Todos apresentaram relação curvilínea entre riqueza de espécies e temperatura. Além disso, a relação apresentada pelo grupo dos répteis desviou das predições do modelo de forma semelhante aos outros grupos ectotérmicos, como as plantas, por exemplo, em que a abundância e biomassa apresentam pouca variação com a latitude (ENQUIST; NIKLAS, 2001; ALLEN et al., 2002). Em consonância com os resultados de Algar et al. (2007), nossos dados e os dados de Terribile et al. (2009) mostram que o grupo dos répteis (evidenciado pelos viperídeos) também não apresentou a relação riqueza de espécies-temperatura como previsto pela hipótese de Allen et al. (2002), mesmo quando bem definidos (classificados ao nível de espécie). Isso sugere que o modelo de Allen et al. (2002) possui pressupostos pouco robustos e que não explicam o padrão de riqueza de espécies da maioria dos táxons ectotérmicos via ativação metabólica por ação exclusiva da temperatura. Em outras palavras, os dados mostram que o padrão espacial da riqueza de espécies é estruturado por outros parâmetros além da temperatura, não contemplados no modelo de Allen et al. (2002).

Segundo Cassemiro et al. (2007), a relação não linear entre riqueza de espécies e temperatura indica a não-uniformidade dos dados ao longo do espaço, ou seja, a relação entre as variáveis pode oscilar sistematicamente de um local para outro. Os autores sugerem que a influência da temperatura nos outros parâmetros assumidos como constantes no modelo de Allen et al. (2002), isto é, massa corporal e abundância, também varia no espaço, gerando uma relação riqueza de espécies-temperatura espacialmente estruturada (não-linear).

De acordo com Algar et al. (2007), é possível que a temperatura seja responsável por gerar os gradientes de diversidade via ativação metabólica, porém seus efeitos devem ser distorcidos pela disponibilidade hídrica, uma vez que trabalhos empíricos indicam tanto a umidade quanto a temperatura como boas preditoras da riqueza de espécies para a maioria dos táxons em todo o globo. Isso geraria um padrão de diversidade estruturado espacialmente conforme a disponibilidade hídrico-energética ao longo do gradiente latitudinal.

Finalizando, podemos notar ainda que as hipóteses originadas a partir da chamada Teoria Metabólica em Ecologia (BROWN et al., 2004) podem ser testadas com facilidade, já que são baseadas em predições específicas, como por exemplo, a que foi testada no presente trabalho. O

estudo dos padrões macroecológicos, apesar de não ser uma prática muito antiga, tem induzido diversas idéias que contribuíram para o entendimento de padrões espaciais de diversidade, bem como outros grandes paradigmas em ecologia. A partir daí já foi possível levantar algumas hipóteses e traçar predições gerais.

Recentemente, nota-se um esforço admirável de ecólogos do mundo todo não apenas em testar a Teoria Metabólica em Ecologia, mas também no seu desenvolvimento e aprimoramento, fundamentados principalmente em conhecimentos oriundos da física, química, bioquímica e ecologia. A unificação de corpos científicos relacionados, porém quase sempre deixados distantes, já se mostrou frutífera outrora e é também fundamental para o amadurecimento da ecologia (PETERS, 1991; LAWTON, 1999; COLYVAN; GINZBURG, 2003). Talvez o mais interessante nos trabalhos que vêm surgindo da Teoria Metabólica está relacionado com a tentativa de criar hipóteses testáveis, baseadas em predições específicas e modelos matemáticos que unam aspectos bioquímicos, físico-energéticos e ecológicos. Isto é de enorme valor para a ecologia como ciência, pois além de fortalecer seu alicerce teórico, é mais um campo de ação da macroecologia, que por definição é não-experimental.

Referências

- ALGAR, A. C.; KERR, J. T.; CURRIE, D. J. A test of metabolic theory as the mechanism underlying broad-scale species-richness gradients. **Global Ecology Biogeography**, v. 16, n. 2, p. 170-178, 2007.
- ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOLY, J. F. Global diversity, biochemical kinetics and the energetic-equivalence rule. **Science**, v. 297, n. 5586, p. 1545-1548, 2002.
- BLACKBURN, T. M.; GASTON, K. J. Some methodological issues in macroecology. **The American Naturalist**, v. 151, n. 1, p. 68-83, 1998.
- BLACKBURN, T. M.; GASTON, K. J. Introduction: why macroecology? In: BLACKBURN, T. M.; GASTON, K. J. (Ed.). **Macroecology: concepts and consequences**. London: Blackwell, 2003. p. 1-14.
- BROWN, J. H.; MAURER, B. A. Macroecology: the division of food and space among species on continents. **Science**, v. 243, n. 4895, p. 1145-1150, 1989.
- BROWN, J. H.; GILLOLY, J. F.; ALLEN, A. P.; SAVAGE, V. M.; WEST, G. B. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771-1789, 2004.
- CAMPBELL, J. A.; LAMAR, W. W. **The venomous reptiles of the Western Hemisphere**. New York: Cornell University Press, 2004. v. 1-2.
- CASSEMIRO, F. A. S.; BARRETO, B. S.; RANGEL, T. F. L. V. B.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology. **Global Ecology Biogeography**, v. 16, n. 6, p. 820-822, 2007.
- CASTOE, T. A.; PARKINSON, C. L. Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 39, n. 1, p. 91-110, 2006.
- COLYVAN, M.; GINZBURG, L. R. Laws of nature and laws of ecology. **Oikos**, v. 101, n. 3, p. 649-653, 2003.
- DINIZ-FILHO, J. A.; RANGEL, T. F. L. V. B. Macroecologia e ecologia geográfica. In: COELHO, A. S.; LOYOLA, R. D.; SOUZA, M. B. G. (Ed.). **Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil**. Belo Horizonte: O Lutador, 2004. p. 91-104.
- DINIZ-FILHO, J. A.; RANGEL, T. F. L. V. B.; HAWKINS, B. A. A test of multiple hypotheses for the species richness gradient of South American owls. **Oecologia**, v. 140, n. 4, p. 633-638, 2004.
- DUTILLEUL, P. Modifying the *t* test for assessing the correlation between two spatial processes. **Biometrics**, v. 49, n. 1, p. 305-314, 1993.
- ENQUIST, B. J.; NIKLAS, K. J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. **Nature**, v. 410, p. 655-660, 2001.
- GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. **Pattern and process in macroecology**. London: Blackwell Science, 2000.
- HAWKINS, B. A.; PORTER, E. E. Relative influence of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. **Global Ecology Biogeography**, v. 12, n. 6, p. 475-481, 2003.
- HAWKINS, B. A.; PORTER, E. E.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. **Ecology**, v. 84, n. 6, p. 1608-1623, 2003.
- KASPARI, M.; WARD, P. S.; YUAN, M. Energy gradients and geographic distribution of local ant diversity. **Oecologia**, v. 140, n. 3, p. 407-413, 2004.
- KELLY, C. M. R.; BARKER, N. P.; VILLET, M. H. Phylogenetics of advanced snakes (Caenophidia) based on four mitochondrial genes. **Systematic Biology**, v. 52, n. 4, p. 439-49, 2003.
- KERR, J. T.; CURRIE, D. J. The relative importance of evolutionary and environment controls on broad-scale patterns of species richness in North America. **Ecoscience**, v. 6, n. 3, p. 329-337, 1999.
- LAWTON, J. H. Are there general laws in ecology? **Oikos**, v. 84, n. 2, p. 177-192, 1999.
- PETERS, R. H. **A critique for ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- RANGEL, T. F. L. V. B.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; BINI, L. M. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. **Global Ecology Biogeography**, v. 15, p. 321-327, 2006.
- SALGADO-LABOURIAU, M. L. Reconstruccion de los Ambientes Atraves de los Granos de Pólen. **Investigacion y Ciencia**, n. 96, p. 6-17, 1984.
- SALGADO-LABOURIAU, M. L. Reconstruindo as comunidades vegetais e o clima no passado. **Humanidades**, v. 48, n. 1, p. 24-40, 2001.
- TERRIBILE, L. C.; OLALLA-TÁRRAGA, M. A.; MORALES-CASTILLA, I.; RUEDA, M.; VIDANES, R. M.; RODRÍGUEZ, M. A.; DINIZ-FILHO, J. A. F.

Global richness patterns of venomous snakes reveal contrasting influences of ecology and history in two different clades. **Oecologia**, v. 159, n. 3, p. 617-626, 2009. WILLIG, M. R.; KAUFMAN, D. M.; STEVENS, R. D. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 273-309, 2003.

Received on July 9, 2008.

Accepted on February 27, 2009.

License information: This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.