

Mudanças climáticas e fossorialidade: implicações para a herpetofauna subterrânea

Climatic changes and fossoriality: implications for the subterranean herpetofauna

Melissa Bars Closesel & Tiana Kohlsdorf*

Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo

Resumo. Muitos estudos discutem os possíveis impactos do aquecimento global sobre aspectos biológicos, mas a maioria das previsões neste sentido não incorpora o efeito da heterogeneidade espacial e temporal associada às diferentes escalas de mudanças na temperatura, assumindo então que as possíveis alterações tenderiam a ser homogêneas. Entretanto, um mesmo ambiente pode apresentar dinâmicas muito particulares de variações na temperatura ambiental; por exemplo, microambientes subterrâneos apresentam variações diárias e sazonais de temperatura muito particulares, mas a maioria das especulações foca em representantes da herpetofauna de superfície. Nesse contexto, as generalizações acerca das previsões relativas às mudanças climáticas globais devem ser cautelosas e precisam incorporar as particularidades das espécies e suas respectivas relações térmicas com os microambientes em que estão inseridas.

Palavras-chave. *Mudanças climáticas, ambientes subterrâneos, sensibilidade térmica, hábito fossorial, herpetofauna*

Abstract. Several studies have discussed the possible influence of global warming on biological traits, but most of the predictions ignore likely effects of spatial and temporal heterogeneity associated with different scales of temperature change, assuming therefore that this impact would be homogeneous in a given environment. However, the same habitat may have a peculiar dynamics of temperature fluctuation; for example, subterranean micro-habitats exhibit daily and seasonal temperature fluctuations very peculiar, although most speculations focus on the herpetofauna that inhabits the surface. The generalizations about the forecasts of climatic changes and global warming should therefore be cautious and also incorporate particularities of the species and their respective thermal relationships with microenvironmental conditions.

Keywords. *Climatic changes, subterranean environment, thermal sensibility, fossorial habit, herpetofauna*

Contato do autor:

tiana@usp.br

Recebido 10abr11

Aceito 28fev12

Publicado 21jun12

Contextualização teórica

Desde os períodos mais remotos da vida na Terra os organismos vivos interagem com um meio biótico e abiótico em constante mudança. Este cenário caracteriza um ambiente heterogêneo, fonte de pressões seletivas atuando sobre a evolução das diversas formas de vida. As flutuações nas concentrações de gases, na umidade e na temperatura, dentre outros parâmetros, ao longo da evolução da vida terrestre têm diferentes magnitudes que dependem das escalas de tempo e espaço consideradas. Por exemplo, podemos considerar flutuações em um determinado parâmetro ambiental ao longo de um dia, entre estações, ao longo de vários anos, ou entre eras geológicas. Da mesma maneira, o parâmetro em questão pode ser analisado no globo terrestre como um todo, em uma determinada região, ou mesmo dentro de um ambiente muito específico, como um bioma.

Em escala temporal e espacial muito ampla, podemos analisar as flutuações nas temperaturas do globo terrestre ao longo de diferentes eras geológicas. Em tal magnitude, as diferenças nas temperaturas globais ao longo da história geológica da Terra são marcadamente influenciadas por diversos fatores, sendo que a maioria das reflexões neste sentido é baseada em fatores vinculados aos eventos tectônicos e às variações na órbita terrestre (por exemplo, Barron e Peterson, 1991; Ruddiman, 1997; Zachos e col., 2001). A órbita terrestre que hoje é reconhecida como elíptica pode ter assumido formas distintas alguns milhões de anos atrás (Imbrie & Imbrie, 1980). Oscilações em parâmetros como excentricidade, obliquidade e precessão da órbita terrestre podem alterar a distribuição latitudinal e sazonal da radiação solar. Por exemplo, se estes parâmetros se reduzissem a zero, os ciclos sazonais desapareceriam e as diferenças entre pólos e equador

tornar-se-iam ainda mais marcantes (Imbrie & Imbrie, 1980). Neste cenário originaram-se, em alguns casos, os chamados eventos glaciais.

Alguns dos maiores efeitos de mudanças climáticas na história geológica da Terra foram desencadeados pela sucessão de eventos glaciais e interglaciais (Muller e col., 1997). Períodos glaciais são caracterizados por médias das temperaturas globais extremamente baixas (inferiores a 0°C) e níveis dos oceanos reduzidos, em função da formação de geleiras. Os intervalos entre os períodos de glaciação, denominados períodos interglaciais, apresentam parâmetros climáticos mais amenos, caracterizados pelo aumento da temperatura global média e derretimento das geleiras de grande parte do globo terrestre. A dinâmica da órbita terrestre ao redor do Sol permite com que a radiação solar atinja a superfície em diferentes graus de intensidade, o que desencadeia uma redistribuição contínua de energia térmica e viabiliza diferentes escalas de mudanças na temperatura da superfície, sejam elas temporais ou espaciais (Zachos e col., 2001).

Além das mudanças climáticas associadas à história geológica da Terra, a temperatura ambiental pode ainda variar ao longo de um mesmo ano, caracterizando flutuações sazonais. Tais mudanças resultam da inclinação do eixo de rotação do Planeta e de sua órbita ao redor do Sol. A rotação da Terra em torno de seu próprio eixo gera ainda variações de temperaturas ambientais entre períodos diurnos e noturnos, o que caracteriza uma escala de tempo relativamente curta (24 horas) quando comparada às flutuações sazonais que ocorrem ao longo do ano, ou ainda aos eventos glaciais que permearam a história geológica da Terra (Dorf, 1959).

Um eixo adicional que pode ser acrescentado à análise de flutuações térmicas sazonais e diárias é a escala espacial, ampla ou restrita, a qual pode acentuar ou amenizar as variações nas temperaturas ambientais observadas ao longo do dia ou entre estações do ano. Por exemplo, regiões de clima temperado apresentam estações sazonais bem demarcadas, e nestes locais a temperatura varia consideravelmente ao longo do ano (para uma revisão atual do assunto, ver Camacho 2012). Esse efeito também pode ser claramente ilustrado se focarmos em regiões desérticas que estão situadas em diferentes latitudes: em desertos a diferença entre temperaturas diurnas e noturnas geralmente pode atingir até 20°C, mas as consequências dessa variação podem diferir de acordo com a latitude (Walsberg, 2000). Em desertos de regiões subtropicais, a temperatura média diária é tão alta (42-46°C) que a diminuição de temperatura durante a noite resulta ainda em uma temperatura relativamente elevada (26-30°C). Em contraste, os desertos localizados em latitudes ou altitudes mais elevadas apresentam temperaturas mínimas de até 16°C inferiores às observadas nos desertos subtropicais (Walsberg, 2000). Neste contexto, as condições térmicas experimentadas por animais que vivem em um determinado tipo de ambiente (por exemplo, nos desertos) diferem quando esse mesmo ambiente é considerado dentro de uma escala que incorpora variações espaciais (por exemplo, referentes à latitude).

A escala espacial de flutuações das temperaturas ambientais também pode ser refinada considerando-se, por exemplo, a existência de micro-habitats dentro de um dado ambiente (Camacho 2012). Estes microambientes podem diferir quanto à oferta de alimentos, temperatura, refúgios, e locais de sombra e de exposição ao sol, mesmo em áreas muito próximas inseridas em uma mesma paisagem. A temperatura em uma rocha exposta ao sol, por exemplo, é maior e mais variável se comparada a um arbusto (Van Damme e col., 1990).

Diferenças em parâmetros ambientais entre micro-habitats podem afetar diretamente os organismos que vivem em um dado ambiente, particularmente no caso de animais cujas temperaturas corpóreas são fortemente influenciadas por variações nas temperaturas ambientais. Por exemplo, muitos lagartos de regiões neotropicais vivem sob a serapilheira de florestas (Inger, 1959; Huey, 1982) onde a temperatura é relativamente baixa e homogênea (Hertz, 1992); em contraste, espécies provenientes de regiões com vegetação aberta ou bordas de florestas geralmente estão associados a temperaturas corpóreas que são em média 6°C mais elevadas (Huey e col., 2009). Portanto, diferentes microambientes podem maximizar a diversidade térmica disponível para termorregulação, o que é particularmente relevante em grupos de vertebrados ectotermos (Hertz e col., 1993; Angilletta, 2009).

O contexto teórico apresentado acima é embasado por uma literatura muito ampla, tanto em termos taxonômicos quanto no que se refere aos habitats e micro-habitats estudados (Angilletta, 2009). Uma exceção são os microambientes subterrâneos, os quais são sistematicamente relegados a segundo plano em estudos acerca dos padrões temporais e espaciais de variações nas temperaturas ambientais (para exceções, ver Smith & Rust, 1994; Measey & Barot, 2005). A dinâmica de flutuações na temperatura ambiental em diferentes profundidades, assim como as respostas ecológicas, fisiológicas e comportamentais identificadas na fauna fossorial, são bastante peculiares, e merecem atenção especial.

A dinâmica de temperaturas em um ambiente subterrâneo

Em um ambiente subterrâneo, as flutuações na temperatura são menos acentuadas do que as variações que ocorrem na superfície. Da mesma forma, a quantidade de luz, a umidade relativa e a concentração de gases, por exemplo, podem diferir mesmo entre alguns centímetros de profundidade (Whiters, 1978). Nestes ambientes, as tensões de oxigênio e de gás carbônico tendem a ser respectivamente menores e maiores do que na superfície (Whiters, 1978; Navas e col., 2004). Abaixo da superfície, a pressão parcial de oxigênio pode cair a 14% enquanto a pressão parcial de gás carbônico pode apresentar valores elevados em 6-8% (Dyck & MacArthur, 1993); em casos mais extremos, como tocas de roedores, cupinzeiros, ninhos de aves e de tartarugas, as porcentagens de CO₂ podem chegar a 15% (por exemplo, ver Kennerley, 1964; Noiroit, 1970; Williams & Rausch 1973; Prange & Ackerman 1974; Whiters, 1978).

Da mesma forma como as concentrações de gases em ambientes subterrâneos são bastante particulares, a temperatura é outro fator ambiental que apresenta uma dinâmica bastante peculiar abaixo da superfície. No subterrâneo, as temperaturas geralmente são mais baixas (Laval & Spain, 2001), e também são mais constantes (Van Wambeke, 1992) ao longo do dia e da noite, como ilustrado na Figura 1. Tais diferenças são graduais: por exemplo, a 20cm de profundidade a temperatura chega a apresentar valores em média 1,8°C mais baixos do que a temperatura do ar na superfície (Measey & Barot, 2006).

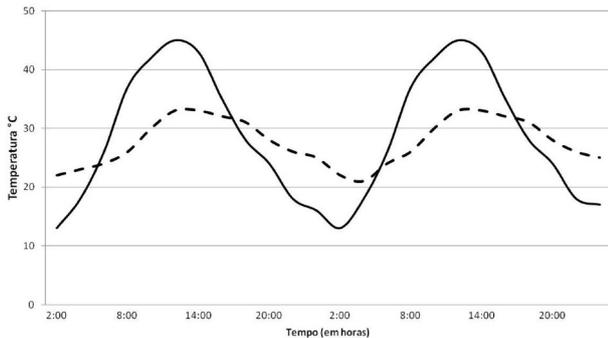


Figura 1. Simulação das flutuações na temperatura esperadas na superfície e no subterrâneo (por exemplo, a 20cm de profundidade) durante um período de 48h. Linha sólida: superfície; linha pontilhada: subterrâneo.

Relações térmicas em ectotermos fossoriais

Animais fossoriais que vivem no ambiente subterrâneo apresentam uma série de características que permitem a exploração de recursos e a consequente sobrevivência nestes micro-habitats. A fossorialidade é observada em diversas linhagens de vertebrados (para exemplos ver Kinlaw, 1999) e muitas vezes está associada a padrões morfológicos como o alongamento do tronco (dado por maior número de vértebras), cabeça e olhos relativamente pequenos, atrofia de um dos pulmões e redução e/ou perda secundária dos membros e dígitos, dentre outros (para exemplos com lagartos ver Gans, 1975; Kohlsdorf & Wagner, 2006; Kohlsdorf e col., 2010). A relação entre fisiologia e fossorialidade foi amplamente investigada em mamíferos, com foco particular em espécies de roedores (Arieli e col., 1976; Withers, 1978; MacArthur, 1983; Ullsch & Anderson, 1988), mas em modelos ectotermos, como cecílias, anuros e lagartos fossoriais, tais relações permanecem obscuras e restringem-se a estudos muito específicos (por exemplo, Johansen e col., 1980; Abe, 1984; Abe & Johansen 1987; Wang & Abe, 1994; Navas e col., 2004), especialmente quando são incorporadas discussões acerca de flutuações térmicas nestes micro-habitats. Esta lacuna é paradoxal, dado que animais ectotermos constituem um grupo de particular interesse em estudos ecofisiológicos envolvendo temperatura devido à forte influência que variações nesse parâmetro exercem sobre seu desempenho organismal.

O conhecimento acerca da ecofisiologia da fauna fossorial composta por vertebrados ectotermos, embora ainda incipiente, evidencia a existência de processos adap-

tativos permeando a evolução de linhagens filogeneticamente distantes no ambiente subterrâneo. Por exemplo, em alguns grupos de anuros a sobrevivência durante períodos prolongados de seca e temperaturas elevadas está associada ao comportamento de estivação, no qual o animal permanece enterrado em solos arenosos, onde parâmetros como umidade relativa e temperatura, por exemplo, apresentam valores que diferem daqueles encontrados na superfície (Booth, 2006; Cartledge e col., 2006). Alguns lagartos fossoriais, como os da família Scincidae, também apresentam ajustes fisiológicos associados ao ambiente subterrâneo (Withers, 1981), como baixas temperaturas corpóreas de atividade (Brattstrom, 1965; Bury & Balsoyoyen, 1976), como reportado em serpentes fossoriais (Clark, 1969), e baixa perda evaporativa de água através da pele (Bentley & Schmidt-Nielsen, 1966; Withers, 1981). Em anfisbenas, a habilidade de manter-se em atividade abaixo da superfície parece estar associada à exploração vertical dos estratos subterrâneos que variam em temperatura em diferentes graus (López e col., 1998, 2002) e ao sangue com elevada afinidade ao oxigênio, além de grandes quantidades de mioglobina, principalmente nos músculos associados ao enterramento (Johansen e col., 1980). Estes animais também apresentam taxas reduzidas de consumo de oxigênio e parte da obtenção deste gás ocorre pela via cutânea (Abe & Johansen, 1987). Em resumo, a evolução do hábito fossorial em diferentes linhagens de vertebrados ectotermos parece ter ocorrido em associação com alterações em parâmetros fisiológicos, como reduções em taxas metabólicas (Kamel & Gatten, 1983; Abe & Johansen, 1984) e temperaturas ótimas de atividade (Avery, 1982; Lopez e col., 2002).

O aquecimento global e a herpetofauna fossorial

O contexto teórico apresentado evidencia que a evolução da vida terrestre sempre foi acompanhada por flutuações nas temperaturas ambientais, as quais podem ocorrer em diversas escalas temporais e espaciais. Em uma escala temporal ampla (por exemplo, ao longo da evolução de uma dada linhagem), alterações que ocorreram nessas condições ambientais podem ter relação direta com padrões atuais identificados em aspectos genéticos, morfológicos, comportamentais, ecológicos e, inclusive, no que se refere à distribuição do grupo taxonômico no espaço geográfico (Root e col., 2003). Nas últimas três décadas, diversos pesquisadores têm sugerido que a velocidade de transformação nas condições climáticas, diretamente associada ao fenômeno de aquecimento global, teria efeito direto sobre a distribuição geográfica e abundância de algumas espécies, influenciando inclusive suas taxas de extinção (por exemplo, Thomas e col., 2004, Guisan & Thuiller, 2005; Araújo & Guisan, 2006; Araújo & New, 2007; Thuiller e col., 2008, Pereira e col., 2010; Sinervo e col., 2010).

A especulação acerca dos possíveis efeitos do aquecimento global sobre a distribuição e abundância dos organismos no globo terrestre tem atenção especial sobre representantes da herpetofauna terrestre, provavelmente

te devido à forte relação entre as condições térmicas do ambiente e os padrões de temperatura corpórea (e respectivas relações térmicas) inerentes à maioria dos representantes desses clados (Deutsch e col., 2008; Tewksbury e col., 2008; Angilletta, 2009), como detalhado na seção anterior. Entretanto, a generalização das previsões acerca dos efeitos do aquecimento global sobre a herpetofauna deve ser realizada com cautela, dado que alterações nas condições ambientais atuais provavelmente afetarão de maneira diferenciada espécies que são distintas ecológica ou fisiologicamente, ou ainda espécies que distribuem-se em diferentes locais do globo. Por exemplo, animais de regiões temperadas e tropicais estão inseridos em ambientes térmicos distintos, como discutido nos tópicos anteriores. Em regiões temperadas, geralmente com temperaturas mais baixas, incrementos nas temperaturas ambientais médias poderiam inclusive permitir um aumento no tempo de atividade e nas taxas de crescimento de vertebrados ectotermos (Kearney & Porter 2004; Chamaillé-Jammes e col., 2007; Buckley 2008; Deutsch e col., 2008; Kearney e col., 2009), o que favoreceria a permanência desses organismos nessas regiões. Esse possível cenário contraria a expectativa generalizada de que o aquecimento global desencadearia eventos de extinção na herpetofauna como um todo.

As previsões de impactos severos do aquecimento global sobre a distribuição de vertebrados ectotermos provêm da análise dos prováveis efeitos somatórios dos incrementos na temperatura do Planeta a regiões que já apresentam temperaturas mais elevadas, como observado nos trópicos. Nessas regiões, o aquecimento global poderia resultar em temperaturas ambientais muito acima das temperaturas ideais para o desempenho de atividades ecológica e fisiologicamente relevantes em representantes da herpetofauna. Estes animais precisariam manter-se ativos em temperaturas maiores do que suas faixas ideais para o desempenho, o que diminuiria as taxas de reprodução e sobrevivência nesse ambiente (Huey, 1993). Neste cenário, uma resposta particularmente interessante seria um aumento na utilização dos chamados refúgios térmicos, que podem ser microambientes de sombra, folhíço ou mesmo regiões abaixo da superfície. Nesses microambientes, processos dependentes de temperatura seriam mantidos nas mesmas taxas observadas antes das elevações na temperatura ambiental dos trópicos que são previstas pelo aquecimento global (Kearney e col., 2009).

A dinâmica de flutuações ambientais característica de ambientes subterrâneos evidencia que os modelos propostos para prever os possíveis efeitos do aquecimento global sobre a herpetofauna terrestre (por exemplo, Huey e col., 2009) podem, e devem, ser expandidos para acomodar as diferenças no grau de heterogeneidade das condições ambientais associadas aos microambientes existentes dentro de um mesmo habitat. Especificamente no caso de ambientes subterrâneos, especulamos que as mudanças nas condições ambientais ocorreriam em magnitude inferior às observadas na superfície.

A expansão do modelo que associa relações térmicas ao aquecimento global, anteriormente discutido para

animais de climas temperados e tropicais, de forma a incorporar o contraste entre espécies de superfície (epígeas) e fossoriais, presume que as diferenças na dinâmica de aquecimento e resfriamento entre a superfície e o subterrâneo existem em diferentes latitudes, mesmo que com magnitudes variáveis. Os modelos originais, propostos por Tewksbury e col. (2008) e por Huey e col. (2009), sugerem que ectotermos de clima temperado teriam maior margem de tolerância térmica frente às mudanças de temperatura, um padrão possivelmente associado à sua origem e irradiação em um ambiente sazonal. De forma contrária, ectotermos de clima tropical teriam evoluído em um ambiente térmico homogêneo e apresentariam limites mais estreitos de tolerância e, portanto, maior sensibilidade térmica frente às mudanças nas temperaturas ambientais. Nesse cenário, sugerimos a expansão dos modelos citados acima, de forma a incorporar contrastes entre espécies que ocupam diferentes micro-habitats dentro de um mesmo ambiente, trazendo como previsão uma resposta similar na comparação entre espécies epígeas e fossoriais. Especificamente, ectotermos tipicamente de superfície, como lagartos que vivem em vegetações abertas, apresentariam maior tolerância a flutuações térmicas, como resultado de uma história evolutiva em um ambiente heterogêneo; nessa comparação, suas curvas de sensibilidade térmica seriam mais similares àquelas esperadas para animais de clima temperado (Figura 2A), e o impacto de incrementos nas temperaturas ambientais seria minimizado pelas am-

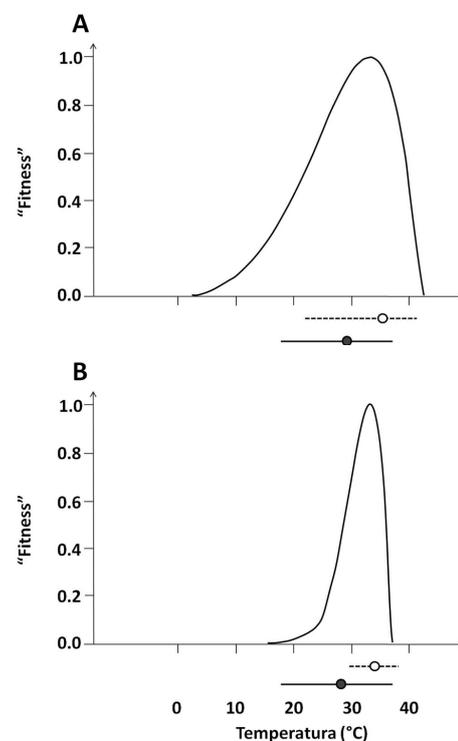


Figura 2. Curvas de sensibilidade térmica hipotéticas, esperadas para uma espécie epígea (A) e uma espécie fossorial (B) em um ambiente de vegetação aberta e clima tropical. A linha sólida representa o intervalo de temperaturas diárias em cada micro-habitat, e as circunferências representam as respectivas temperaturas médias. A linha pontilhada representa a previsão do mesmo parâmetro em um cenário de aquecimento global. (Adaptado de Tewksbury e col., 2008).

plas margens de tolerância térmica esperadas nestes organismos. Em contraste, a origem de linhagens associadas ao ambiente subterrâneo sugere uma história evolutiva vinculada a microclimas muito particulares com temperaturas relativamente constantes, de forma que as curvas de sensibilidade térmica dessas espécies seriam mais estreitas (Figura 2B). Como nas previsões para espécies tropicais dos modelos tradicionais, aumentos (nesse caso, mínimos) nas temperaturas ambientais teriam um efeito considerável sobre o desempenho dessas espécies fossoriais. A maior diferença entre os modelos tradicionais (Tewksbury e col., 2008 e Huey e col., 2009) e o expandido (espécies epígeas vs. fossoriais) é a magnitude das mudanças em temperaturas ambientais decorrentes do aquecimento global, que em micro-habitats subterrâneos provavelmente seria bem menor.

A discussão apresentada neste trabalho objetiva destacar a relevância do foco microespacial nas especulações acerca dos efeitos de mudanças climáticas sobre a herpetofauna, particularmente no âmbito de fenômenos de aquecimento global. No momento, previsões acerca das reais consequências de flutuações nas temperaturas ambientais sobre o desempenho ecológico de representantes da herpetofauna ainda são majoritariamente focadas em espécies que vivem na superfície, enquanto a investigação de ambientes subterrâneos permanece incipiente.

Agradecimentos

As autoras agradecem o financiamento da CAPES/Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada da FFCLRP/USP por uma bolsa de mestrado concedida a MB Closel, ao financiamento da FAPESP sob a forma de auxílio de Jovem Pesquisador (Proc. No. 2005/60140-4) concedido a T Kohlsdorf e ao Dr. Pedro Leite Ribeiro pela revisão do manuscrito.

Referências

- Abe, A. S., & Johansen, K. (1987). Gas Exchange And Ventilatory Responses To Hypoxia And Hypercapnia In *Amphisbaena Alba* (Reptilia: Amphisbaenia). *Journal of Experimental Biology*, 127, 159-172.
- Abe, A. S. (1984). Experimental and field record of preferred temperature in the neotropical amphisbaenid *Amphisbaena mertensistauch* (Reptilian, Amphisbaenidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 77(2), 251-253.
- Angilletta Jr, M. J. (2009). *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*: Oxford University Press.
- Araújo, M. B., & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33, 1677-1688.
- Araújo, M. B., & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 42-47.
- Avery, R. A. (1982). Field studies on body temperatures and thermoregulation. In *Biology of Reptilia*. Edited by C. Gans and F. H. Pough. Academic Press, New York, 12, 93-166.
- Barron, E. J., & Peterson, W. H. (1991). The Cenozoic ocean circulation based on ocean General Circulation Model results. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83(1-3), 1-28.
- Bentley, P. J., & Schmidt-Nielsen, K. (1966). Cutaneous water loss in reptiles. *Science* 151, 1547-1549.
- Booth, D. T. (2006). Effect of soil type on burrowing behavior and cocoon formation in the green-striped burrowing frog, *Cyclorana alboguttata*. *Canadian Journal of Zoology*, 86(4), 832-838.
- Brattstrom, B. H. (1965). Body temperature of reptiles. *Amer. Mid. Natur.* 73(376-422).
- Buckley, L. B. (2008). Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *The American Naturalist*, 171.
- Bury, R. B., & Balgooyen, T. G. (1976). Temperature selectivity in the legless lizard, *Aniellapulchra*. *Copeia* 152-155.
- Cartledge, V. A., Whithers, P. C., Thompson, G. G., & McMaster, K. A. (2005). Water relations of the burrowing sandhill frog, *Arenophryne rotunda* (Myobatrachidae). *Journal of Comparative Physiology B*, 176(4), 295-302.
- Clark, D. R. (1969). Experiments into selection of soil type, soil moisture level, and temperature by five species of small snakes. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 70, 490-496.
- Chamaille-Jammes, S., Massot, M., Aragon, P., & Clobert, J. (2007). Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology*, 12, 392-402.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., B., H. R., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., e col. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 6669-6672.
- Dyck, P. A., & MacArthur, R. A. (1993). Seasonal Variation in the Microclimate and Gas Composition of Beaver Lodges in a Boreal Environment. *Journal of Mammalogy*, 74(1), 180-188.
- Dorf, E. (1959). *Climatic Changes Of The Past And Present*. Museum of Paleontology University of Michigan 13(8): 181-210.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009.
- Hertz, P.E. (1992). Temperature regulation in Puerto Rican *Anolis* lizards: a field test using null hypotheses. *Ecology* (73) 1405-1417.
- Hertz, P. E., Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1993). Evaluating Temperature Regulation By Field-Active Ectotherms: The Fallacy Of The Inappropriate Question. *The American Naturalist*, 142(5), 796-818.
- Huey, R.B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In *Biology of the Reptilia* 12: 25-91. London, UK: Academic Press
- Huey, R. B., & Kingsolver, J. G. (1993). Evolution of resistance to high-temperature in ectotherms. *American Naturalist*, 142, S21-S46.
- Huey, R. B., C. A. Deutsch, e col. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proc. Royal Society B*. 276: 1939-1948.
- Imbrie, J. and J. Z. Imbrie (1980). Modeling the Climatic Response to Orbital Variations. *Science* 207(29): 943-953.
- Inger, R.F. (1959). Temperature responses and ecological relations of two Bornean lizards. *Ecology* 40, 127-136
- Johansen, K., Abe, A. S., & Weber, R. E. (1980). Respiratory properties of whole blood and hemoglobin from the burrowing reptile, *Amphisbaena alba*. *Journal of Experimental Biology*, 214(1), 71-77.
- Kamel, S., & Gatten, R. E. (1983). Erobic and anaerobic activity metabolism of limbless and fossorial reptiles. *Physiological Zoology*, 56(3), 419-429.

- Kearney, M. & Porter (2004). Mapping the fundamental niche: Physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* 85, 3119-3131.
- Kearney, M., Shine, R., & Porter, W. P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer 'cold-blooded' animals against climate warming. USA. *Proc. Natl Acad. Sci.*
- Kennerly, T. E. (1964). Microenvironmental conditions of the pocket gopher burrow. *Texas J. Sci.*, 16, 395-441.
- Kinlaw, A. (1999). A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *J. Arid Envir.*, 41, 127-145.
- López, P., Salvador, A., & Martín, J. (1998). Soil temperatures, rock selection, and the thermal ecology of the amphisbaenian reptile *Blanuscinerus*. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 673-679.
- López, P., Civantos, E., & Martín, J. (2002). Body temperature regulation in the amphisbaena *Trogonophiswiegmanni*. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 42-47.
- Measey, G. J., & Barot, S. (2005). Evidence of seasonal migration in a tropical subterranean vertebrate. *Journal of Zoology*, 269, 27-37.
- Muller, R. A. and G. J. MacDonald (1997). Glacial Cycles and Astronomical Forcing. *Science* 277(215-218).
- Navas, C. A., Antoniazzi, M. M., Carvalho, J. E., Chaui-berlink, J. G., James, R. S., Jared, C., e col. (2004). Morphological and physiological specialization for digging in amphisbaenians, an ancient lineage of fossorial vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 207(14), 2433-2441.
- Noiroit, C. H. (1970). The nests of termites. In K. K. F. M. Weesner (Ed.), *Biology of Termites* (pp. 76-123). New York: Academic Press.
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Mankarréz, J. F., e col. (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science*, 330, 1496-1501.
- Prange, H. D., & Ackerman, R. A. (1974). Oxygen consumption and mechanisms of gas exchange of the green turtle (*Chelonianiydas*) eggs and hatchlings. *Copeia*, 1974, 758-763.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, R. K., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., & Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57-60.
- Ruddiman, W. F. (1997). *Tectonic Uplift and Climate Change* New York: Plenum.
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Heulin, B., Avila, L. J., Morando, M., & Sites, J. W. (2010). Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*, 328(5980), 894-899.
- Smith, J. L. & Rust, M. K. (1994). Temperature preferences of the western subterranean termite, *ReticulitermesperusBanks*. *Journal of arid environment* 28(4), 313-323.
- Tewksbury, J. J., Huey, R. B., & Deutsch, C. A. (2008). Putting the Heat on Tropical Animals. *Science*, 320, 1296-1297.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., e col. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148.
- Thuiller, W., Albert, C. H., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, G., e col. (2008). Predicting global change impacts on plant species distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 137-152.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A. M. & Verheyen, R. F. (1992). Comparative thermal ecology of the sympatric lizards *Podarcistiliguerta* and *Podarciscicula*. *ActaOecologica* 11(4), 503-512.
- Van Wambeke, A. (1992). *Soil of the Tropics - Properties and Appraisal*. New York: McGraw-Hill.
- Zachos, J., M. Pagani, e col. (2001). Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65Ma to Present. *Science* 292, 686-693.
- Walsberg, G. E. (2000). Small Mammals in Hot Deserts: Some Generalizations Revisited. *BioScience* 50(2), 109-120.
- Wang, T. & Abe, A. S. (1994). Oxygen uptake in snakes: is there a reduction in fossorial species? *Comparative Biochemistry and Physiology*, 107(3), 483-485.
- Williams, D. D., & Rausch, R. L. (1973). Seasonal carbon dioxide concentrations in the dens of hibernating mammals (Sciuridae). *Biochem. Physiol.*, 44 1227-1235.
- Withers, P. C. (1978). Models of diffusion-mediated gas exchange in animal burrows. *American Naturalist*, 112, 1101-1112.
- Withers, P. C. (1981). Physiological Correlates of Limblessness and Fossoriality in Scincid Lizards. *Copeia*, 1, 197-204.