



**DENIZAR DE ALMEIDA ALVARENGA**

**DE CAVERNAS A CONTINENTES, EXPLORANDO FATORES  
LOCAIS E REGIONAIS QUE DIRECIONAM A  
SIMILARIDADE DE COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS  
CAVERNÍCOLAS NAS REGIÕES AFROTROPICAL E  
NEOTROPICAL**

**LAVRAS-MG**

**2020**

**DENIZAR DE ALMEIDA ALVARENGA**

**DE CAVERNAS A CONTINENTES, EXPLORANDO FATORES LOCAIS E  
REGIONAIS QUE DIRECIONAM A SIMILARIDADE DE COMUNIDADES DE  
INVERTEBRADOS CAVERNÍCOLAS NAS REGIÕES AFROTROPICAL E  
NEOTROPICAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas para a obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira

Orientador

Prof. Dr. Marconi Souza Silva

Coorientador

**LAVRAS-MG**

**2020**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Alvarenga, Denizar de Almeida.

De cavernas a continentes, explorando fatores locais e regionais que direcionam a similaridade de comunidades de invertebrados cavernícolas nas regiões Afrotropical e Neotropical / Denizar de Almeida Alvarenga. - 2020.

85 p.: il.

Orientador(a): Rodrigo Lopes Ferreira.

Coorientador(a): Marconi Souza Silva.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2020.

Bibliografia.

1. Ecologia Subterrânea. 2. Biogeografia. 3. Invertebrados. I. Ferreira, Rodrigo Lopes. II. Silva, Marconi Souza. III. Título.

**DENIZAR DE ALMEIDA ALVARENGA**

**DE CAVERNAS A CONTINENTES, EXPLORANDO FATORES LOCAIS E  
REGIONAIS QUE DIRECIONAM A SIMILARIDADE DE COMUNIDADES DE  
INVERTEBRADOS CAVERNÍCOLAS NAS REGIÕES AFROTROPICAL E  
NEOTROPICAL**

**FROM CAVES TO CONTINENTS, EXPLORING LOCAL AND REGIONAL  
FACTORS DRIVING SIMILARITY OF CAVE INVERTEBRATE COMMUNITIES  
IN THE AFROTROPICAL AND NEOTROPICAL REGIONS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas para a obtenção do título de Mestre.

Aprovado em 11 de março de 2020.

Banca examinadora:

Dr. Paulo dos Santos Pompeu (UFLA)

Dr. Ivan Luiz Fiorini de Magalhães (UBA)

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira

Orientador

**LAVRAS-MG**

**2020**

*À minha família e a todos aqueles que creem na educação e ciência  
como os agentes da verdadeira transformação de suas vidas.*

*Dedico.*

## AGRADECIMENTOS

A toda minha família pelos inúmeros apoios dados desde o início da vida acadêmica. Em especial a minha mãe Rosângela, minha irmã Ana e ao meu padrasto Josué, por sempre terem incentivado a continuação dos estudos, apesar das várias dificuldades. Ao meu pai, Horácio, que mesmo ausente, sei que nunca mediu esforços para garantir minha formação acadêmica desde que fui embora de minha cidade natal.

Aos meus amigos da infância e adolescência, onde nossos passos foram dados lado a lado por muitos anos. Hoje as saudades se misturam aos reencontros... Mesmo quando passamos a morar em cidades diferentes e as obrigações passaram a controlar todo o nosso tempo, compartilhamos momentos inesquecíveis e que certamente teremos histórias inacreditáveis para contar por muitas reencarnações.

Aos professores Rodrigo Lopes Ferreira e Marconi Souza Silva, pelas inúmeras oportunidades proporcionadas desde que entrei para o Centro de Estudo em Biologia Subterrânea (CEBS). Jamais imaginei que poderia um dia trabalhar com fauna subterrânea ou desenvolver uma monografia e dissertação sobre este tema. Chega a ser difícil imaginar como uma obra do acaso pôde me apresentar este novo mundo fascinante, o qual se tornou o combustível da minha curiosidade. Agradeço também a todo conhecimento compartilhado, as orientações, as amizades e a todos momentos, bons ou ruins, que certamente contribuíram para a minha formação profissional e pessoal.

A todos os amigos que conheci no CEBS, que na vida acadêmica foram as pessoas mais próximas, onde compartilhamos momentos maravilhosos, alguns sustos, aborrecimentos, muitas conquistas, e claro, uma grande amizade e parceria a ser cultivada por toda a vida. Ao Pireca, Gaúcho, Cachelfa, Proto, Dey, Perna, Jenny, Vaca, Robs... A sintonia foi tanta que nossa marca nasceu, cresceu e já intriga e provoca boas risadas por ai... Obrigado SpeleoGaláticos!

A Rafaela Bastos (Pepa) e ao Vitor Junta (Chiquinha) pela ajuda indispensável nos campos, cada um em uma etapa das coletas, onde dedicaram recursos próprios para se aventurar neste projeto. Ao Greg e ao Kyle por terem sido nossos anjos da guarda na Namíbia, nos fazendo encontrar as cavernas na savana como se fossem agulhas no palheiro. A todas as pessoas que em algum momento cruzaram nossos caminhos ao longo dessa jornada e que, mesmo não lembrando dos seus nomes, sou eternamente grato.

A toda Universidade Federal de Lavras e ao setor Ecologia, pelo enorme aprendizado ao longo de tantos anos na graduação e ao longo deste mestrado. Foi incrível como os conhecimentos adquiridos me ajudaram e me despertaram grandes ideias. Parecem literalmente tijolinhos que pouco a pouco nos enriquecem e abrem portas para novas descobertas, dia após dia. A todos os funcionários da universidade e do departamento, que lá dos bastidores são os principais responsáveis por tudo funcionar, apesar das adversidades.

A FUNDECC e a VALE S.A. pelos recursos financeiros investidos na minha formação.

A todos vocês, minha gratidão eterna e votos para a realização de seus sonhos.

*“Mystery creates wonder and wonder is the basis of man’s desire to understand.”*  
*“Mistério cria fascínio e o fascínio é a base para o desejo do homem de compreender.”*

Neil Armstrong

## RESUMO

Os manuscritos apresentados nesta dissertação partiram de dois pressupostos principais, os quais corresponderam ao cerne das hipóteses testadas. O primeiro corresponde a ideia de que áreas com diferentes transformações históricas, porém com condições ambientais semelhantes podem resultar em comunidades com estruturas similares e indivíduos com adaptações e funções equivalentes. Nosso segundo pressuposto diz respeito às comunidades subterrâneas, onde as mesmas podem se mostrar indiretamente influenciadas por diversos aspectos do ambiente externo. Para desenvolver e testar nossas hipóteses, selecionamos comunidades de cavernas de regiões historicamente relacionadas no passado: As regiões Afrotropical e Neotropical. Conforme estas ideias iniciais, em nosso primeiro manuscrito testamos a influência das ecoregiões, biomas, regiões biogeográficas, litologia, bacias de drenagem e diversas variáveis climáticas sobre os padrões exibidos pela similaridade das comunidades subterrâneas ao longo de uma extensa escala espacial. Conforme o teste de todos estes fatores e considerando alguns aspectos diferenciados dos ambientes subterrâneos, conseguimos sintetizar uma classificação biogeográfica que foi muito eficiente quando comparada aos demais fatores testados. Para o segundo manuscrito, amostramos cavernas de áreas que compartilham o mesmo clima (Semiárido) na Namíbia e no Brasil e onde muitas de suas espécies apresentam ancestrais compartilhados. Os atributos de estruturação do habitat testados (desde os tipos de substratos ao microclima cavernícola) nos mostraram padrões muito semelhantes quando seus efeitos nas comunidades cavernícolas dessas duas regiões foram confrontados. Os grupos compartilhados também mostraram proporções e composições ainda muito similares. Em nossas discussões, salientamos sobre como o passado ancestral relacionado e como as pressões ambientais semelhantes nestas duas regiões podem ter resultado em comunidades tão parecidas, apesar do longo tempo de isolamento e da grande distância geográfica.

**Palavras-chave:** Ecologia subterrânea. Biogeografia. Invertebrados. Comunidades. Similaridade. Regiões semiáridas. Cavernas.

## ABSTRACT

The manuscripts presented in this dissertation started from two main assumptions, which corresponded to the core of the tested hypotheses. The first corresponds to the idea that areas with different historical changes, but with similar environmental conditions can result in communities with similar structures and individuals with similar adaptations and functions. Our second assumption concerns underground communities, where they can be indirectly influenced by various aspects of the external environment. To develop and test our hypotheses, we selected cave communities from regions historically related in the past: The Afrotropical and Neotropical regions. According to these initial ideas, in our first manuscript we tested the influence of ecoregions, biomes, biogeographic regions, lithology, drainage basins and various climatic variables on the patterns exhibited by the similarity of underground communities over an extensive spatial scale. According to the test of all these factors and considering some different aspects of the underground environments, we were able to synthesize a biogeographical classification that was very efficient when compared to the others factors tested. For the second manuscript, we sampled caves from areas that share the same climate (semi-arid) in Namibia and Brazil and where many of their species have shared ancestors. The habitat structuring attributes tested (from the types of substrates to the cave microclimate) showed us very similar patterns when their effects on the cave communities of these two regions were confronted. The shared groups also showed proportions and compositions still very similar. In our discussions, we highlighted how the related ancestral past and how similar environmental pressures in these two regions may have resulted in similar communities, despite the long period of isolation and the great geographical distance.

**Keywords:** Subterranean ecology. Biogeography. Invertebrates. Communities. Similarity. Semi-arid regions. Caves.

## SUMÁRIO

	<b>PRIMEIRA PARTE.....</b>	<b>11</b>
<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>12</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>16</b>
	<b>SEGUNDA PARTE.....</b>	<b>18</b>
	<b>ARTIGO 1- UMA NOVA ABORDAGEM PARA A DELIMITAÇÃO BIOGEOGRÁFICA DA FAUNA DE INVERTEBRADOS CAVERNÍCOLAS EM ESCALA GLOBAL: AS TROGLOREGIÕES.....</b>	<b>20</b>
	<b>ARTIGO 2 - O PAPEL DA HISTÓRIA BIOGEOGRÁFICA POR TRÁS DA ALTA SEMELHANÇA ENTRE COMUNIDADES CAVERNÍCOLAS DE REGIÕES SEMIÁRIDAS DO BRASIL E DA NAMÍBIA.....</b>	<b>48</b>

# PRIMEIRA PARTE

A primeira parte desta dissertação é composta por uma breve introdução geral, apresentando a estrutura geral da obra e introduzindo alguns elementos teóricos básicos, porém necessários à compreensão dos dois manuscritos elaborados.



## 1 INTRODUÇÃO GERAL

Esta dissertação explora diversos fatores abióticos que possam estar por trás dos padrões de similaridade das comunidades de invertebrados cavernícolas desde escalas regionais até microescalas. Considerando que há uma grande amplitude escalar abordada neste projeto, foram elaborados dois manuscritos, com o primeiro deles explorando fatores que possam estar por trás dos padrões ecológicos de ambientes cavernícolas em grandes extensões geográficas. No segundo manuscrito, são explorados fatores abióticos a nível da própria estruturação do habitat cavernícola onde os organismos residem, neste caso, em cavernas de regiões com um passado biogeográfico intimamente relacionado.

Em nosso primeiro manuscrito, com base em um banco de dados da ocorrência de famílias de invertebrados cavernícolas em 5 países da América Central, América do Sul e África, testamos a influência de regiões ecológicas (regiões biogeográficas, biomas, ecoregiões), litologias e de grandes bacias de drenagem sobre os possíveis padrões de similaridade exibidos pela fauna subterrânea. Para isso, adaptamos uma abordagem estatística intensiva que testa a eficiência de diferentes agregações espaciais de pontos amostrais, buscando encontrar qual delas melhor representa os possíveis padrões ecológicos. Observamos, a priori, que as melhores agregações espaciais das cavernas mesclaram as fronteiras das ecoregiões e das grandes bacias de drenagem. Após isso, comparamos a similaridade destas agregações espaciais entre si, delimitando por fim diferentes regiões biogeográficas para a fauna subterrânea que alcançaram uma grande eficiência em evidenciar os padrões de similaridade quando comparadas aos demais fatores testados. Discutimos então sobre o quanto a hidrologia pode ser um fator determinante para a dispersão da fauna cavernícola e o quanto o pool regional de espécies (que varia conforme as ecoregiões) pode influenciar em sua colonização, refletindo nos padrões encontrados. Acreditamos que as diferentes regiões observadas podem ser um grande norteador para futuras ações de preservação da fauna cavernícola respeitando as diferentes composições que podem ser encontradas nas várias regiões abrangidas.

Para o trabalho apresentado no segundo manuscrito, realizamos coletas em cavernas de duas regiões semiáridas, sendo uma no Brasil (Caatinga) e outra na Namíbia (Angolan moopane woodlands). A escolha para a coleta nestes dois locais deveu-se ao fato destas regiões apresentarem alguns grupos de espécies relacionados filogeneticamente, as condições ambientais semelhantes e ao passado biogeográfico comum (conforme as modificações sofridas por suas paisagens). Nas cavernas amostradas, verificamos as influências de variáveis

de substrato, espaciais e microclimáticas sobre a estruturação das comunidades. Acabamos por verificar padrões bastante semelhantes entre as comunidades dos dois países, inclusive com força e efeito semelhantes em alguns casos. Além disso, foram encontradas diversas famílias compartilhadas entre as cavernas dos dois países, inclusive mantendo proporções altamente similares dentro da comunidade em geral e muitas delas ainda mantendo as mesmas funções tróficas. Acreditamos que o passado biogeográfico relacionado de muitas das espécies atuais, que muito provavelmente tiveram ancestrais compartilhados até a vicariância do continente Gondwana, e as pressões ambientais similares destas regiões possam ter selecionado grupos com demandas ecológicas semelhantes e resultado em comunidades muito parecidas.

Apesar desta dissertação ter abordado temas que à primeira vista possam parecer desconectados, neste primeiro momento deve-se partir do pressuposto que a história que as espécies atuais estiveram sujeitas ao longo do espaço e do tempo geológico, está repleta de transformações que afetaram suas atuais ocupações no planeta. É justamente disso que a ciência Biogeografia trata (BARRY COX; MOORE; LADLE, 2016). Um dos fatores mais importantes a respeito da história biogeográfica do planeta é o tectonismo. Graças a ele, toda a camada superficial do planeta (Crosta terrestre) altera-se constantemente (LUTGENS; TARBUCK, 2018). Por conta disto, grandes massas continentais que existiram a cerca de 200 milhões de anos separaram-se. Um clássico exemplo é o do antigo continente Gondwana, o qual separou-se nas atuais massas continentais da América do Sul, África, Antártida, Índia, Oceania e outras pequenas porções terrestres. Consigo, a separação da Gondwana também separou extensas formações geológicas (ALESSIO *et al.*, 2019), provocou o soerguimento de grandes massas de terra como os Andes (LAVINA; FAUTH, 2011), ocasionou transformações paleoclimáticas em áreas gigantescas (REES *et al.*, 2002) e segregou os ancestrais de inúmeros grupos de organismos que atualmente encontram-se isolados espacialmente nos seus remanescentes, por exemplo na América do Sul e África (AXELROD; RAVEN, 1978).

Por conta destas extensas e constantes transformações geológicas e paleoclimáticas, em diferentes regiões do planeta são encontradas comunidades de seres vivos com diferentes composições, vivendo sob condições climáticas distintas e apresentando histórias evolutivas singulares. Para ilustrar estas diferentes regiões, ao longo de inúmeros aprimoramentos foram estabelecidas diferentes regiões ecológicas, que vão desde áreas mais abrangentes até áreas mais restritas. No caso da superfície do planeta, estas se traduzem nas oito “regiões biogeográficas”, como por exemplo a Afrotropical (do deserto do Saara até o sul da África) e

a Neotropical (Américas Central e do Sul) que ilustram esta seção; Nos quatorze “biomas globais”, como as grandes florestas tropicais úmidas e os grandes desertos; e nas 867 “ecoregiões”, como a Caatinga e o Cerrado brasileiro, por exemplo (DINERSTEIN *et al.*, 2017; OLSON *et al.*, 2001).

A adição dos ambientes subterrâneos sob todo este contexto biogeográfico, neste caso as cavernas, necessita que diversos outros fatores sejam considerados. A formação das cavernas, por exemplo, é dependente da constituição das rochas onde se inserem, onde cavernas de rochas carbonáticas formam-se por dissolução química dos carbonatos enquanto as graníticas e siliciclásticas formam-se geralmente por degradação mecânica (CULVER; PIPAN, 2009). O grande agente responsável por estas transformações é a água, especialmente as águas pluviais que infiltram nos interstícios rochosos até atingir os aquíferos subterrâneos (FORD; WILLIAMS, 2007). Com relação as condições climáticas cavernícolas, elas são relativamente mais estáveis quando comparadas as condições da superfície, sendo dependentes das configurações espaciais das cavernas, da sua hidrologia e até da distância em relação a superfície (BADINO, 2010). O seu ambiente geralmente é marcado pela total ausência de luz e conseqüentemente uma forte tendência a oligotrofia (alta carência de recursos tróficos), pois produtores primários fotoautotróficos não conseguem se estabelecer sem a luz e radiação solar (CULVER; PIPAN, 2009). Estes dois fatores configuram-se como os principais agentes limitadores a colonização dos ambientes subterrâneos, que muito por conta dessas limitações acabam exibindo comunidades tróficamente simplificadas (GIBERT; DEHARVENG, 2002). Apesar disso, as comunidades cavernícolas mesclam populações de espécies do meio epígeo (de ambientes superficiais) e hipógeas (de ambientes subterrâneos), o que se traduz em grande ecótonos (áreas de transição ambiental), observados principalmente em comunidades que vivem próximas as suas entradas (PROUS; FERREIRA; JACOBI, 2015; PROUS; LOPES FERREIRA; PARENTONI MARTINS, 2004).

Por conta destas limitações severas impostas pelos ambientes subterrâneos, suas comunidades são muito dependentes dos recursos alóctones (neste caso, originados do ambiente externo), como por exemplo recursos orgânicos particulados pela água, ou recursos produzidos por organismos que se abrigam nas mesmas, como o guano de morcegos (SILVA; MARTINS; FERREIRA, 2011). Por conta de toda esta dinâmica diferenciada, a fauna cavernícola é bastante diversificada quando o nível de especialização dos grupos que podem ser encontrados nestes ambientes é considerado. Ela é representada por organismos restritos e altamente especializados a estes ambientes (Troglóbios); Por organismos capazes tanto de viver sob suas condições como também no ambiente externo (Troglófilos); Por organismos

que precisam sair para o ambiente externo como parte do seu próprio ciclo de vida (Troglóxenos); e por organismos que acabam morrendo sem conseguirem se sobressair as suas pressões seletivas (Acidentais) (BARR, THOMAS, 1968).

A colonização das cavernas por sua vez acaba mostrando-se também dependente de fatores hidrológicos, onde muitas vezes os organismos são carreados involuntariamente para dentro de suas extensões. Aqueles que apresentarem pré-adaptações as suas severas pressões seletivas poderão sobreviver nestes ambientes conforme seus requisitos ecológicos (TRAJANO; COBOLLI, 2012). As rotas de dispersão destes organismos muitas vezes também mostram-se relacionadas aos fluxos hídricos no relevo onde as cavernas se encontram (FONG; CULVER, 1994; KONEC; DELIĆ; TRONTELJ, 2016). Soma-se a isto o fato de que as espécies das comunidades subterrâneas muitas vezes representam parcelas filogeneticamente relacionadas as espécies de comunidades da superfície (MAMMOLA, 2018) e teremos ambientes que são tratados na ecologia como paralelos a modelos de isolamento em ilhas ou grandes altitudes, por exemplo (MAMMOLA, 2018; POULSON; WHITE, 1969).

Salientadas estas breves informações iniciais e alguns outros termos incomuns, convidamos o leitor para aprofundar-se nestes temas dentro das próximas seções da dissertação, onde poderá observar mais a fundo o quanto as cavernas ainda nos podem revelar sobre diferentes padrões ecológicos ao longo do tempo e espaço.

## REFERÊNCIAS

- ALESSIO, B. L. et al. Neoproterozoic tectonic geography of the south-east Congo Craton in Zambia as deduced from the age and composition of detrital zircons. **Geoscience Frontiers**, v. 10, n. 6, p. 2045–2061, 2019.
- AXELROD, D. I.; RAVEN, P. H. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. In: WERGER, M. J. A. (Org.), **Biogeography and Ecology of Southern Africa**. 1978. Haia: Dr W. Junk bv Publishers, p. 77–130.
- BADINO, G. Underground Meteorology - “What’s the Weather Underground?”. **Acta Carsologica**, v. 39, n. 3, p. 427–448, 2010.
- BARR, T. C. Cave ecology and the evolution of troglobites. In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K.; STEERE, W. C. (Org.), **Evolutionary Biology**. 1968. Boston: Springer, p. 35–102.
- BARRY-COX, C.; MOORE, P. D.; LADLE, R. J. **Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach**. 9th. ed. Chichester: Wiley Blackwell, 2016.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The Biology of caves and Other Subterranean habitats**. New York: Oxford University Press, 2009.
- DINERSTEIN, E. et al. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. **BioScience**, v. 67, n. 6, p. 534–545, 2017.
- FONG, D. W.; CULVER, D. C. Fine-scale biogeographic differences in the crustacean fauna of a cave system in West Virginia, USA. **Hydrobiologia**, v. 287, n. 1, p. 29–37, 1994.
- FORD, D.; WILLIAMS, P. Speleogenesis: The Development of Cave Systems. In: FORD, D.; WILLIAMS, P. (Org.), **Karst Hydrogeology and Geomorphology**. 2nd. ed. 2007. Chichester: John Wiley & Sons, p. 209–270.
- GIBERT, J.; DEHARVENG, L. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. **BioScience**, v. 52, n. 6, p. 473–481, 2002.
- KONEC, M.; DELIĆ, T.; TRONTELJ, P. DNA barcoding sheds light on hidden subterranean boundary between Adriatic and Danubian drainage basins. **Ecohydrology**, v. 9, n. 7, p. 1304–1312, 2016.

LAVINA, E. L.; FAUTH, G. Evolução Geológica da América do Sul nos Últimos 250 Milhões de Anos. In: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. (Org.), **Biogeografia da América do Sul, Padrões & Processos. 1st. ed.** 2011. São Paulo: Editora Roca, p. 3–13.

LUTGENS, K. F.; TARBUCK, E. J. Plate Tectonics: A Scientific Revolution Unfolds. In: LUTGENS, K. F.; TARBUCK, E. J. (Org.), **Essential of Geology. 1st. ed.** 2018. New York: Pearson, p. 32–65.

MAMMOLA, S. Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. **Ecography**, v. 41, n. 7, p. 1–21, 2018.

OLSON, D. M. et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. **BioScience**, v. 51, n. 11, p. 933, 2001.

POULSON, T. L.; WHITE, W. B. The Cave Environment. **Science**, v. 229, n. 4719, p. 971–981, 1969.

PROUS, X.; FERREIRA, R. L.; JACOBI, C. M. The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. **International Journal of Speleology**, v. 44, n. 2, p. 177–189, 2015.

PROUS, X.; FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Ecotone delimitation: Epigeal-hypogean transition in cave ecosystems. **Austral Ecology**, v. 29, n. 4, p. 374–382, 2004.

REES, P. M. et al. Permian Phytogeographic Patterns and Climate Data: Model Comparisons. **The Journal of Geology**, v. 110, n. 1, p. 1–31, 2002.

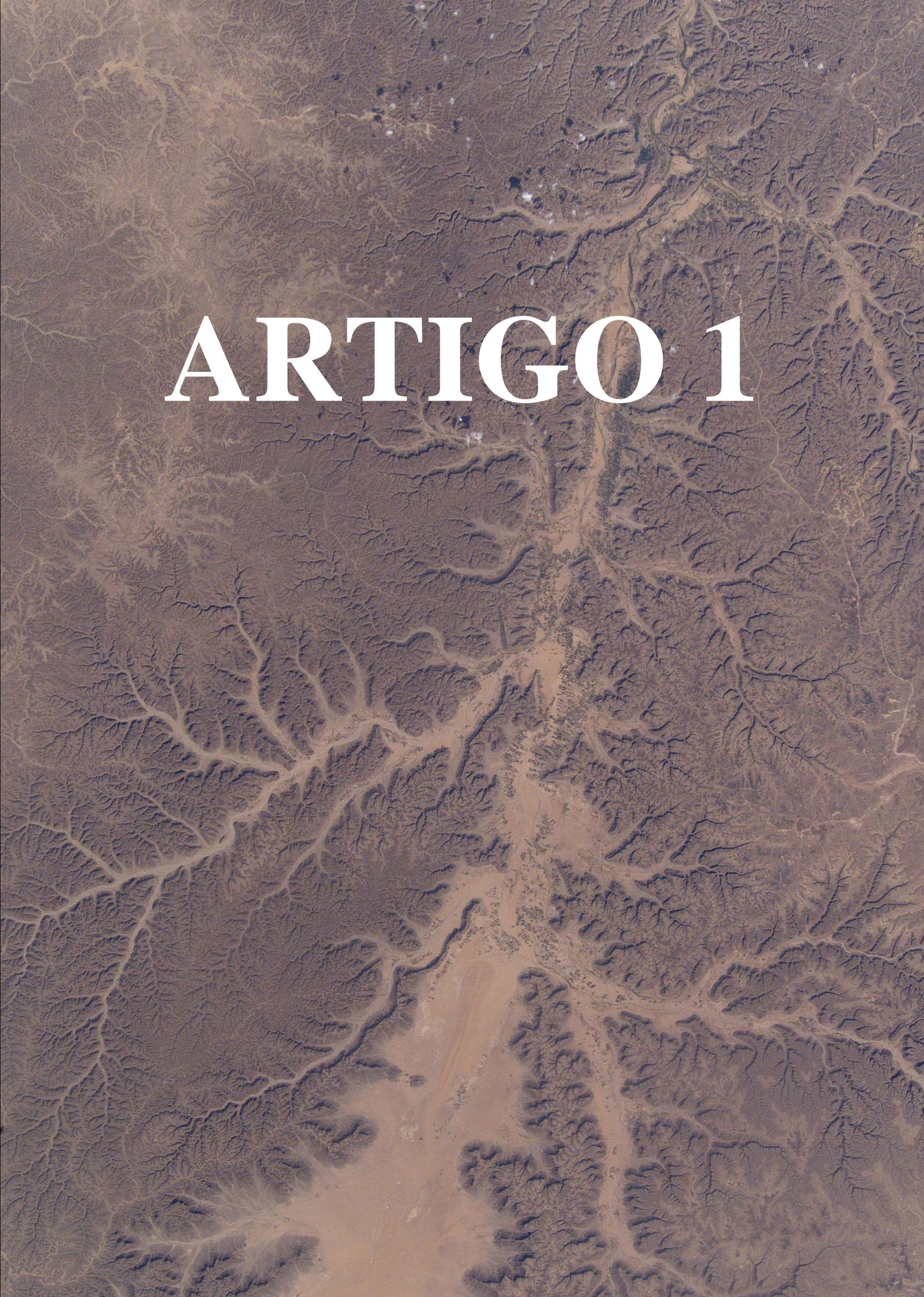
SOUZA-SILVA, M.; MARTINS, R. P.; FERREIRA, R. L. Trophic dynamics in a neotropical limestone cave. **Subterranean Biology**, v. 9, n. 1, p. 127–138, 2011.

TRAJANO, E.; COBOLLI, M. Evolution of Lineages. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Org.), **Encyclopedia of Caves. 2nd. ed.** 2012. Oxford: Elsevier Inc., p. 295–304.

# SEGUNDA PARTE

A segunda parte desta dissertação apresenta dois manuscritos, elaborados conforme as normas dos periódicos aos quais serão submetidos.





# ARTIGO 1

## ARTIGO 1

Manuscrito em versão preliminar redigido de acordo com as normas da revista *Scientific Reports*, ISSN 2045-2322, disponíveis em: <https://www.nature.com/srep/author-instructions>

### **Uma nova abordagem para a delimitação biogeográfica da fauna de invertebrados cavernícolas em escala global: as Troglорегиões**

**Denizar de Almeida Alvarenga<sup>1,\*</sup>, Marconi Souza Silva<sup>1</sup> & Rodrigo Lopes Ferreira<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

\* denizar.alvarenga@gmail.com

#### **RESUMO**

A classificação biogeográfica envolvendo a distribuição dos organismos na biosfera é uma tarefa desafiadora. Diversas classificações foram testadas até que certos padrões de distribuição mais robustos fossem estabelecidos e suas fronteiras delimitadas. Os ambientes subterrâneos, mais especificamente as cavernas, inserem uma outra perspectiva neste contexto. As cavernas apresentam dinâmicas relativamente diferenciadas em relação à superfície, principalmente no que diz respeito às suas pressões seletivas severas, a maneira com que são colonizadas e a participação crucial da hidrologia local em sua dinâmica ecológica. Por estes motivos, este trabalho testa a influência das “fronteiras” ecológicas existentes para a superfície (regiões biogeográficas, biomas e ecoregiões) e também a disposição de grandes bacias de drenagem como potenciais direcionadores da colonização e dispersão da fauna subterrânea, sendo consequentemente responsáveis por possíveis padrões de similaridade. Adicionalmente, sobre os padrões encontrados também foi testada a influência de diferentes variáveis ambientais da superfície e comumente utilizadas como proxy para o ambiente subterrâneo. Deste modo, conforme os padrões de similaridade observados, é apresentada uma nova perspectiva para a classificação biogeográfica da fauna de invertebrados registrados em cavernas das regiões Afro e Neotropical, onde foram observadas 18 regiões com composições faunísticas distintas. Esta classificação foi intitulada como sendo as Troglорегиões.

#### **Introdução**

Diversos fatores como o clima, topografia, recursos e as interações podem representar barreiras a distribuição e resiliência dos organismos no espaço e no tempo<sup>1</sup>. Por sua vez, estes fatores se relacionam a diferentes teorias que tentam explicar os gradientes de distribuição dos organismos nos ecossistemas<sup>2</sup>. No entanto, considerando-se o contexto histórico, percebe-se que estas barreiras não foram fixas e tampouco intransponíveis. As atuais paisagens terrestres foram determinadas por uma longa sequência de eventos paleoclimáticos<sup>3</sup> e geológicos<sup>4</sup> que moldaram suas atuais configurações espaciais. Conseqüentemente, as rotas de dispersão e a distribuição dos organismos estão "confinadas" aos seus limites de tolerância fisiológica sob as condições ambientais, que, combinadas as interações, filtram potenciais colonizadores e são determinantes para a estrutura e dinâmica das comunidades de seres vivos<sup>1</sup>. Portanto, é plausível assumir que, em virtude da atuação destes fatores citados, diferentes ambientes que ocorrem ao longo do planeta mantêm identidades biológicas distintas.

A ideia de representar estas identidades biológicas é antiga. Para os ecossistemas epígeos, antigas classificações basearam-se em atributos biofísicos distintos, como temperatura, precipitação e estrutura vegetacional<sup>5,6</sup>. Hoje, no entanto, estas classificações baseiam-se primordialmente em delimitar regiões com grupos geograficamente distintos de espécies, comunidades, condições ambientais e história biogeográfica singular<sup>7</sup>. Para esta tarefa, foram observadas por exemplo a riqueza de espécies, endemismos e táxons altos compartilhados, como gêneros e famílias<sup>7,8</sup>. Para os ambientes terrestres, a classificação mais utilizada atualmente corresponde as ecoregiões de Olson et al.<sup>7</sup>, a qual reúne 867 ecoregiões aninhadas em 14 biomas globais e 8 domínios biogeográficos. Na superfície, em geral as ecoregiões mostraram limites bastante nítidos nos padrões de similaridade entre as mesmas<sup>9</sup>. No entanto, formas de dispersão mais limitadas fazem com que certos grupos (Artrópodes<sup>9</sup>, por exemplo) não se adequem de maneira tão eficiente as suas delimitações.

Por outro lado, para os ambientes subterrâneos ainda não existe nenhum sistema de classificação biogeográfica em uso que considere seus atributos diferenciados em relação a superfície, como a forma com que são colonizados e os mecanismos de dispersão. Tratados como grandes laboratórios para estudos evolutivos<sup>10</sup>, estes ambientes integram uma grande rede intercomunicada de espaços subterrâneos de diferentes dimensões que se inicia desde as camadas mais superficiais do solo<sup>11</sup>. Sua colonização, no entanto, filtrará os organismos pré-adaptados capazes de se estabelecer sob a escuridão total e oligotrofia, dentre outras características<sup>12</sup>. Suas comunidades em geral apresentam sub-amostras do pool regional de espécies da superfície e em virtude das condições limitantes, a diversidade funcional é

baixa<sup>13,14</sup>. A hidrologia também representa outro aspecto determinante para os ambientes subterrâneos, estando por trás da sua formação, aporte energético e dispersão da fauna<sup>12,15,16</sup>. Nesta perspectiva, as bacias de drenagem são um fator chave já observado atuando na distribuição de organismos cavernícolas aquáticos<sup>17,18</sup>.

Em virtude desta dinâmica diferenciada, as cavernas concentram uma grande quantidade de organismos relictos e altamente especializados<sup>19</sup> mesclada a uma enorme parcela de outros organismos também encontrados no meio epígeo<sup>20</sup>. Além disso, as paisagens cársticas onde grande parte das cavernas estão situadas, são cruciais para o abastecimento e manutenção de grandes aquíferos subterrâneos ao longo do globo<sup>21</sup>. Estes fatos vão de encontro a exploração crescente de seus recursos minerais, que, caso realizada de maneira desordenada e desregulamentada, consiste numa das principais ameaças a manutenção da biodiversidade dos ecossistemas subterrâneos<sup>22</sup>. Neste contexto, classificações biogeográficas específicas para o meio subterrâneo podem ser cruciais para que diferentes regiões com atributos biológicos distintos possam ser alvo de medidas de preservação, da mesma forma como preconizado para as ecoregiões terrestres<sup>23</sup>.

Lidando com dados altamente variados, este trabalho aplica uma abordagem estatística que testa diferentes agregações espaciais para observar qual delas melhor representa os padrões de similaridade de fauna<sup>17</sup>, neste caso, a fauna de famílias de invertebrados registrados em cavernas das regiões Afro e Neotropical. Estas regiões foram escolhidas devido a sua história biogeográfica relacionada, onde estiveram conectadas e passaram por alterações paleoclimáticas e geológicas bastante similares que moldaram sua configuração paisagística atual bem como a distribuição da sua fauna<sup>4,24</sup>. Portanto, considerando a dinâmica diferenciada a qual os ambientes subterrâneos estão sujeitos, as classificações biogeográficas existentes para a superfície também são eficazes em mostrar variações na similaridade da fauna subterrânea em escala continental? Conforme esta pergunta principal, o presente trabalho testará e discutirá como aspectos relacionados a hidrologia dos relevos terrestres (bacias de drenagem), a litologia, as regiões ecológicas da superfície (delimitada pelos domínios biogeográficos, biomas e ecoregiões) e naturalmente as variações em diferentes condições ambientais podem estar relacionadas às possíveis “fronteiras” na distribuição de comunidades de invertebrados subterrâneos. Por fim, considerando estes aspectos em conjunto, é proposto um novo método de classificação baseado na similaridade entre comunidades de invertebrados cavernícolas, as Trogluregiões.

## Resultados

O banco de dados construído abrangeu 455 famílias de invertebrados registradas para um total de 234 cavernas distribuídas ao longo de uma grande extensão geográfica. Mais da metade das famílias registradas pertencem a somente 5 táxons (“Acari”, Coleoptera, Araneae, Diptera e Hemiptera) (Figura 1, a). Dentre essas 455 famílias registradas, 10 ocorreram em mais de 100 cavernas, indicando uma ampla distribuição (Figura 1, b). Destas 10, 4 pertencem a ordem Araneae (Pholcidae, Theridiidae, Ctenidae e Sicariidae). Aproximadamente metade do total de famílias foram registradas em apenas uma (135), duas (63) ou três cavidades (35).

### *Delimitação das Troglorições*

A exploração inicial da variação dos dados bióticos por meio da análise Permanova, mostrou que todos os fatores testados e sua combinação hierárquica aninhada (*região biogeográfica, litologia, biomas, ecoregiões e bacias de drenagem*) evidenciaram variações significativas nas composições faunísticas conforme suas respectivas agregações espaciais de cavernas (Tabela 1). Na sequência, o teste global do Anosim mostrou que a combinação hierárquica dos fatores forneceu as agregações espaciais que melhor explicaram os padrões de similaridade da fauna entre as cavernas ( $p=0,001$ ; Global  $R=0,732$ ). Quando testados separadamente, os demais fatores usados na combinação apresentaram resultados estatisticamente inferiores (Tabela 2).

Conforme indicada a efetividade da combinação hierárquica dos fatores, inicialmente foram estabelecidos 37 conjuntos de cavernas atendendo a estas combinações (*região biogeográfica-litologia-bioma-ecoregião-bacia de drenagem*). Após esta etapa, com as análises de Cluster e Simprof (Figura 3), certos conjuntos destes 37 iniciais foram reunidos baseando-se em sua similaridade faunística, o que resultou em 17 grupos com composições estatisticamente distintas ( $p<0,01$ ). Finalmente após alguns ajustes e a posterior elaboração dos mapas, foram definidas 18 Troglorições: *Kalahari, Kumasi, Acra, Lake Volta, Cape Town, Areia Branca, Upper Ribeira, Atlantic Highlands, Lower Rio Pardo, Upper Paraná, Espírito Santo, Eastern Amazon, Petén-Veracruz, Etosha, Lower São Francisco, Central Brazil, Lower Paranaíba e Apodi-Mossoró*. (Figura 2, Tabela 5). Em alguns casos, as fronteiras das Troglorições transcenderam as fronteiras originais das ecoregiões as quais se sobrepuseram, pois algumas bacias ou trechos de ecoregiões adjacentes foram reunidos conforme a similaridade apresentada pelos conjuntos de cavernas testados (Figuras 2 e 3). Finalmente, o Anosim testando os 37 conjuntos de cavernas (resultantes da combinação hierárquica de fatores) utilizando os grupos indicados com o Cluster e Simprof que delimitaram as Troglorições

como fator, obteve um R Global=0,923 (p=0,001), valor muito superior ao de todos os outros fatores testados (Tabela 2).

### ***Influência das variáveis ambientais categóricas e contínuas***

De maneira complementar a exploração inicial dos fatores usados no Permanova, os resultados dos testes marginais do primeiro modelo baseado em distância (DistLm, Tabela 3) mostraram que as bacias de drenagem melhor explicam as variações na similaridade entre a fauna das cavernas (p=0,001; Pseudo-f=4,7197; Proporção na variação total dos dados=0,36195). Os demais fatores testados explicaram proporções menores na variação total dos dados. A análise sequencial mostrou que o modelo que melhor explica as variações na similaridade entre a fauna das cavernas corresponde a combinação dos fatores *ecoregião* e *bacia de drenagem* (p=0,001; Pseudo-f=2,3928; AIC=1785,7).

No segundo DistLm calculado (Tabela 4), desta vez explorando as variáveis ambientais contínuas (variáveis climáticas e altitude), os testes marginais mostraram que a *distância ambiental*<sup>25</sup> explicou a maior parte das variações na similaridade da fauna cavernícola (p=0,001; Pseudo-f=7,4134; Proporção na variação total dos dados=0,28701) quando comparada a *distância geográfica* (p=0,001; Pseudo-f=11,223; Proporção na variação total dos dados=0,088565). Por fim, o modelo resultante do teste sequencial correspondeu a combinação entre *distância ambiental* e *distância geográfica*, respectivamente (p=0,001; Pseudo-f=5,4702; AIC=1797,4).

A figura 4 mostra os resultados da Análise de Redundância Baseada em Distância (dbRDA) para os dados contínuos utilizados no segundo modelo. Os resultados evidenciam que a composição faunística das cavernas (Nuvem de dados) de determinadas Troglорегиões (Fatores) foram influenciadas de maneira similar pelas mesmas variáveis ambientais (eixos). Todas as variáveis indicadas nesta análise como tendo a maior participação na variação dos dados estão relacionadas as taxas de precipitação das regiões, evidenciando coeficientes de correlação de pelo menos r=0,30 (*ai\_et0*=Índice de aridez; *et0\_yr*=Evapotranspiração média anual; *bio12*=Precipitação anual; *bio15*=Sazonalidade da precipitação; *bio19*=Precipitação da estação mais fria).

### **Discussão**

A delimitação destas unidades biogeográficas, intituladas como Troglорегиões, foi muito mais efetiva em representar os padrões de similaridade da fauna cavernícola do que as demais

agregações espaciais testadas. Entretanto, para compreender a natureza destes resultados e consequentemente a lógica por trás dos padrões obtidos, determinados aspectos sobre a dinâmica dos ambientes subterrâneos, como a sua formação, hidrologia e dispersão da fauna, necessitam ser explorados mais a fundo para justificar a replicação destes métodos. A respeito da formação das paisagens cársticas e pseudocársticas, assim como outros relevos terrestres elas estão sujeitas a constantes transformações graças ao intemperismo químico e físico, ao vento, as águas pluviais, fluviais e subterrâneas<sup>26</sup>. As águas pluviais são um dos principais agentes que modelam os relevos terrestres e a direção do seu fluxo ao longo do relevo, juntamente ao de grandes rios e seus tributários, constituem as chamadas bacias de drenagem<sup>27</sup>. O estudo destas bacias permite que se conheça as direções por onde a água é drenada na paisagem, tendo como base varreduras topográficas obtidas por radares em órbita<sup>28</sup>. Em geral, as cristas de grandes cadeias montanhosas delimitam as “divisas” entre as bacias de drenagem, que chegam a ocupar enormes áreas num continente<sup>27</sup>. Deste modo, tendo em vista os casos onde as fronteiras das Troglorreções coincidem com as fronteiras das bacias de drenagem, isso significa que os fluxos hídricos das mesmas estão divergindo naqueles pontos.

Nos relevos cársticos em especial, a água da superfície flui pelos interstícios da matriz rochosa e por meio da dissolução química aumenta gradualmente o tamanho destes espaços até atingir e abastecer os aquíferos<sup>15</sup>. Considerando uma drenagem cárstica inteira, sabe-se por exemplo que a infiltração é mais intensa que o escoamento superficial<sup>16</sup>. Além disso, o fluxo de água é fundamental para o fluxo de energia nestes sistemas, levando consigo matéria orgânica particulada ou dissolvida<sup>16,29</sup>. A própria fauna também pode ser transportada através dos interstícios da matriz rochosa, entre sistemas de cavernas interconectadas ao longo de drenagens e da superfície ao subterrâneo, sendo carregada pelo fluxo natural da água e por inundações<sup>12,30</sup>. Estando presentes nestes relevos e sujeitas aos regimes hidrológicos, certos autores acreditam que as atuais cavernas da região neotropical começaram a ser formadas no terciário ou períodos mais antigos, quando suas formações geológicas passaram a ficar expostas, permitindo desde então a sua colonização por organismos do meio epígeo<sup>31</sup>.

O transporte involuntário de organismos pelo fluxo de água é um ponto chave pois, considerando a direção na qual o fluxo hídrico é orientado no relevo, o fato das bacias de drenagem terem sido determinantes para delimitar de forma bastante eficaz os padrões da distribuição da fauna cavernícola é muito corroborado. Um exemplo muito interessante que fortalece essa ideia vem de um estudo realizado na fronteira entre a Itália e a Eslovênia, tendo

como modelo duas espécies de isópodes aquáticos do gênero *Asellus*<sup>18</sup>. Apesar de inicialmente os autores imaginarem que essas espécies poderiam migrar de uma drenagem para outra, dados moleculares mostraram que suas distribuições coincidiram com a delimitação entre as drenagens dos rios Reka e Pivka<sup>18</sup>. Com uma abordagem similar a testada aqui, outro exemplo vem de um estudo realizado na Alemanha, porém usando como modelo a fauna subterrânea aquática e testando unidades espaciais já pré-estabelecidas<sup>17</sup>. Naquele país, a similaridade da fauna aquática entre diferentes regiões mostrou-se dependente das configurações do relevo, com conexões através de grandes vales (Vale do Rio Reno) e entre antigas bacias pleistocênicas<sup>17</sup>. As delimitações baseadas na similaridade mostradas naquele trabalho foram bem mais eficientes que outras classificações geográficas e biológicas já existentes para a Europa central. Este trabalho, por sua vez, também evidenciou uma classificação muito mais eficiente quando as bacias de drenagem foram consideradas, porém em muitos dos casos perfeitamente aninhadas e conseqüentemente dependentes das ecoregiões.

Quando foram delimitadas para a superfície, as ecoregiões conseguiram estabelecer de maneira bastante eficaz as fronteiras na distribuição de espécies baseando-se em agregações geográficas distintas de comunidades e condições ambientais<sup>7,9,23</sup>. Ainda que as cavernas estejam relativamente isoladas e sejam mais estáveis em relação as condições ambientais da superfície, as comunidades cavernícolas ainda são influenciadas por essas condições, as quais são utilizadas como *proxy* em estudos envolvendo modelagem<sup>32</sup>. No caso deste estudo, as variáveis ambientais mais relacionadas as variações nos padrões de similaridade da fauna entre as cavernas corresponderam majoritariamente a variáveis de precipitação (*bio12=Precipitação anual; bio15=Sazonalidade da precipitação; bio19=Precipitação da estação mais fria*; ver figura 4). Em geral, estas variáveis são utilizadas como *proxys* da entrada de energia no sistema subterrâneo bem como sua susceptibilidade a perturbações<sup>32-34</sup>. Isso reforça mais uma vez o fundamental papel da hidrologia na dinâmica subterrânea, pois além dos resultados mostrarem a importância das drenagens nos padrões de similaridade, os padrões entre as cavernas também se mostraram muito influenciados pela precipitação, inclusive no mesmo sentido em algumas regiões. Em geral, para este tipo de estudo estas variáveis ambientais são atribuídas as coordenadas das entradas das cavernas. Entretanto, as condições encontradas ao longo do desenvolvimento das cavidades onde os espécimes são coletados podem ser bem diferentes<sup>32</sup>. Por este motivo, é necessário que se considere a forma

que estes organismos estão distribuídos desde o meio epígeo até o subterrâneo, a qual se configura como um grande gradiente<sup>35</sup>.

Assim como em outros ambientes terrestres, a dispersão ocorre naturalmente nos ambientes subterrâneos, onde organismos “sequestrados” da superfície e com pré-adaptações, tendem a ocupar locais adequados e ecologicamente acessíveis<sup>12</sup>. Desta forma, há um gradiente de especialização e de diferentes ocupações nesta interface epígeo-hipógeo, fato que é cada vez mais corroborado com recentes estudos discutindo e evidenciando adaptações e comportamentos em espécies de certos grupos cuja distribuição ocorre ao longo desta interface<sup>35-37</sup>. Assim, sabendo que as comunidades subterrâneas são sub-amostras filogeneticamente relacionadas ao pool de espécies regional disponível na superfície<sup>13</sup>, suas distribuições podem refletir indiretamente a distribuição dos grupos epígeos conforme as condições ambientais prevalentes. Por exemplo, hoje existem evidências de que certos grupos de artrópodes que também são encontrados em cavernas estão restritos a porções mais áridas das regiões Afro e Neotropical, fator que está relacionado inclusive a evolução de algumas de suas adaptações<sup>31,38</sup>. Os resultados aqui mostrados satisfazem este contexto discutido, haja visto que as fronteiras das Trogloriões também dependeram das fronteiras das ecoregiões. Ou seja, tudo isso se traduz numa relação indireta com os potenciais colonizadores que as ecoregiões podem fornecer as suas cavernas. Apesar destas relações discutidas serem indiretas, elas corroboram a ideia de que determinadas características ambientais da superfície podem prever a distribuição da fauna subterrânea em diferentes regiões, muito embora isso tenha sido testado até o momento para o hemisfério norte<sup>39</sup>.

Tendo em vista as origens e distribuições mais antigas e extensas, as famílias possibilitam a inferência de cenários biogeográficos de comunidades locais de uma forma mais abrangente que outros padrões mais específicos, como por exemplo a distribuição de gêneros e espécies<sup>1,40</sup>. Considerando este aspecto, as abrangências das famílias encontradas nas cavernas avaliadas muito provavelmente são um reflexo de diversos eventos biogeográficos que afetaram suas distribuições e ocorrências atuais, conseqüentemente, de suas ramificações taxonômicas inferiores. A exemplo disso, existem vários grupos relacionados entre a região Neotropical e Afrotropical, incluindo famílias, tribos e até gêneros, cujas distribuições atualmente encontram-se desconexas devido a vicariância e as posteriores alterações paleoclimáticas e geológicas que estiveram sujeitas<sup>24,31,38,41</sup>. Apesar do enorme potencial que estas regiões apresentam para a execução de estudos abordando suas relações biogeográficas, há uma série de empecilhos que podem dificultar a aplicação de projetos mais abrangentes.

Para exemplificar, alguns destes problemas são: Bancos de dados descentralizados ou inexistentes; Carência de taxonomistas para uma infinidade de grupos; Espécimes *Tipo* que se encontram em coleções no Hemisfério Norte, levados por antigos naturalistas; Dados inacessíveis devido a contratos de confidencialidade vindos dos empreendimentos que solicitam licenças de exploração em áreas cársticas; A situação política extremamente volátil de muitos países, o que obscurece investimentos em ciência e tecnologia; Legislações ambientais pouco abrangentes.

Neste último caso, a legislação brasileira é de certa forma uma exceção (Lei n° 9985, de 2000<sup>42</sup>), preconizando que os licenciamentos para empreendimentos com significativo impacto ambiental devem apresentar medidas compensatórias para mitigar os mesmos. Para o caso das cavernas, a legislação ambiental (Decreto n° 6640, de 2008<sup>43</sup>) prescreve que caso cavidades de alta relevância sofram impactos irreversíveis, duas outras cavidades devem ser preservadas como “cavidades testemunho”. Estas devem apresentar a mesma relevância biológica, litologia e situar-se preferencialmente em área contínua do mesmo grupo geológico da cavidade que sofreu o impacto<sup>43</sup>. Caso estes atributos não possam ser atendidos, o órgão ambiental recomenda a aplicação de outras medidas compensatórias, não especificadas, em comum acordo com o empreendedor<sup>43</sup>. Neste sentido, como fica a preservação da fauna subterrânea caso na mesma unidade geológica explorada outras cavernas não apresentem atributos faunísticos similares? Cavernas de quais outras regiões e unidades geológicas próximas potencialmente podem apresentar fauna com composições similares à de áreas exploradas e podem ser alvo para ações de preservação? É justamente nesta perspectiva que as Troglorições podem representar um importante norteador para a aplicação de medidas mitigatórias, respeitando as diferentes composições faunísticas que cavernas de diferentes regiões possam apresentar.

Partindo do pressuposto de que as cavernas são grandes laboratórios para estudos ecológicos, evolutivos e biogeográficos<sup>10</sup>, é apresentada uma nova perspectiva com grande potencial de aplicações futuras em diversos outros estudos, estendidos a quaisquer outras regiões. Este trabalho traz evidências de que a composição de famílias de invertebrados cavernícolas é moldada conjuntamente pela distribuição das ecoregiões e bacias de drenagem em escala continental. Conforme discutido, estes fatores podem estar intimamente relacionados aos aspectos hidrológicos dos ambientes subterrâneos, a forma com que eles são abastecidos por potenciais colonizadores e a influência de variáveis ambientais da superfície sobre a distribuição dos organismos. É bastante provável que conforme as constantes redistribuições

ao longo do tempo, o pool de espécies da superfície somado as condições ambientais prevalentes podem ter direcionado a ocupação e resiliência de comunidades com composições distintas em cavernas de diferentes regiões. Junto a isso, conforme o fluxo hídrico no relevo e a conectividade dos ambientes subterrâneos, as drenagens podem ter interligado e possibilitado a colonização de cavernas ao longo de grandes extensões, resultando nos padrões espaciais observados com a delimitação das Troglorições. Seus limites, no entanto, certamente são apenas um retrato de padrões que estão em constante transformação.

## **Métodos**

### **Área de estudo**

Para o levantamento dos dados bióticos e abióticos foram consideradas 234 cavernas de cinco países: África do Sul, Brasil, Guatemala, Ghana e Namíbia. Estas cavernas concentram-se entre as latitudes 17° N e 26° S (Figura 5) e se sobrepõem a 2 regiões biogeográficas, 3 litologias, 5 biomas, 16 ecoregiões e 26 bacias de drenagem (Tabela 5).

### **Dados bióticos**

Para a execução deste trabalho, foram utilizados dados de ocorrência de famílias de invertebrados em cavernas das regiões Afro e Neotropical. Neste levantamento, foram considerados dados de trabalhos já publicados em periódicos (cuja ênfase é dada a comunidades de invertebrados subterrâneos)<sup>41,44-47</sup> e pertencentes ao banco de dados Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (CEBS). O uso de famílias deveu-se às suas origens mais primitivas e distribuições em geral maiores do que gêneros e espécies, viabilizando comparações entre áreas numa ampla escala geográfica<sup>1,40</sup>. Como foram utilizados apenas dados de ocorrência de famílias, assumiu-se que os vieses de amostragem e identificação dos grupos foram reduzidos e homogeneizados. Desta forma, refinamentos taxonômicos posteriores ao nível de famílias com maiores probabilidades de erros de identificação e grandes discrepâncias quanto a valores de riqueza foram evitados. A nomenclatura das famílias inclusas na construção do banco de dados foi conferida para verificar a atual situação taxonômica das mesmas, corrigindo possíveis sinonímias ou reclassificações. Neste caso, para a construção do gráfico da figura 1, 57 famílias foram atribuídas ao Táxon “Acari”, que é um termo genérico utilizado para designar 6 ordens de artrópodes cuja filogenia ainda não é bem resolvida<sup>48</sup>.

### **Dados abióticos**

Os dados abióticos foram obtidos a partir de algumas plataformas cujos arquivos Raster estão disponíveis para download online. Rasters com dados climáticos foram obtidos da plataforma *WorldClim* v2.0<sup>49</sup>; dados de evapotranspiração e aridez foram obtidos das plataformas *Global Potential Evapo-Transpiration* e *Global Aridity Index*<sup>50</sup>; dados de altitude foram obtidos da plataforma *Global Topographic Digital Elevation Model*<sup>51</sup> e dados das bacias de drenagem foram obtidos da plataforma *HydroSHEDS*<sup>28</sup>, todos eles com resolução de 30 arc-seg. Os rasters com as regiões biogeográficas, biomas e ecoregiões foram obtidos da plataforma *Ecoregions2017*<sup>23</sup>.

As localizações das 234 cavidades consideradas foram levantadas junto ao banco de dados CANIE<sup>52</sup> do Centro Nacional de Pesquisa e Preservação de Cavernas (CECAV), junto as coordenadas disponíveis nos trabalhos considerados e junto aos colaboradores do CEBS. Estas localizações foram então re-projetadas com o datum wgs84 para atender às especificações dos arquivos raster anteriormente citados. A partir destas localizações, os valores referentes a cada arquivo raster foram extraídos com o software Qgis 3.8.3 e sua ferramenta *Point Sampling Tool*, sendo depois utilizados nas demais etapas. As cavernas, segundo informações levantadas com o banco de dados, pertencem às litologias carbonática, siliciclástica e granítica.

## **Procedimentos estatísticos**

### ***Delimitação das Troglореgiões***

A priori, foi necessária a exploração de alguns fatores que pudessem ser usados para agrupar espacialmente as cavidades<sup>17</sup>. Caso contrário, a formação de grupos baseados apenas na similaridade da fauna poderia reunir cavidades separadas por grandes distâncias e sem obedecer a nenhum critério ou agregação espacial lógica.

Desta maneira, para a classificação inicial das 234 cavernas inclusas no banco de dados, exploramos cinco fatores categóricos distintos com seus diferentes números de níveis entre parênteses: região biogeográfica (2), litologia (3), bioma (5), ecoregião (16) e bacia de drenagem (26). A similaridade entre a fauna das cavernas foi obtida com o índice de Sørensen–Dice, o qual é menos sujeito a perda de sensibilidade em conjuntos de dados altamente heterogêneos<sup>53</sup>. Como os dados se mostraram altamente variados, diferenças significativas quanto a composição faunística das cavernas agrupadas por cada fator categórico foram testadas obtendo-se valores p com a análise Permanova em dois designs

distintos. A análise Permanova foi escolhida pois possibilita o teste do efeito de fatores a partir da obtenção de valores p em designs experimentais altamente desequilibrados e sem replicações, permitindo interpretações mais robustas para estes casos<sup>54,55</sup>.

No primeiro design construído, os valores p foram obtidos para cada fator separadamente após 9999 permutações com os critérios *Type III partial* e *Unrestricted permutation of raw data*<sup>54</sup>. O segundo design consistiu em aninhar os cinco fatores hierarquicamente, com o primeiro fator fixo (região biogeográfica) e os demais com seus níveis randomizados (litologia, bioma, ecoregião, bacia de drenagem), obtendo-se os valores p após 9999 permutações com os critérios *Type III partial* e *Permutation of residuals under a reduced model*<sup>54</sup>:

Re  
Li(Re)  
Bi(Li(Re))  
Ec(Bi(Li(Re)))  
**Dr(Ec(Bi(Li(Re))))**

A combinação hierárquica destes fatores, desde o que possuía o maior número de níveis até aquele com o menor número de níveis (Desde “Bacia de drenagem”, com 26 níveis, até “Região biogeográfica”, com 2 níveis) resultou na distribuição das 234 cavernas em 37 grupos. Por exemplo, as cavernas de cada grupo pertencem a uma combinação: bacia de drenagem (Dr) V, ecoregião (Ec) W, bioma (Bi) X, litologia (Li) Y e região biogeográfica (Re) Z (vide esquema acima).

Com a significância testada dos fatores, o R global do Anosim foi utilizado para verificar a qualidade dos grupos de cavernas formados<sup>17</sup>, testando os fatores separados e combinados de acordo com o passo anterior. Conforme os resultados do Anosim, foi selecionada a utilização dos fatores combinados. Os dados de presença/ausência de famílias foram então computados aos 37 grupos de cavernas indicados na combinação hierárquica. Estes grupos serviram como unidade espacial base para o teste da similaridade entre as diferentes regiões contempladas no trabalho, o qual foi realizado por meio da análise de Cluster juntamente a análise Simprof, ambas baseadas no índice de similaridade de Sørensen–Dice. A análise Simprof somada ao Cluster configura-se como uma alternativa robusta, baseada em permutações, para a condensação de grupos ou amostras que *a priori* não se conhece uma estrutura baseada em similaridade<sup>56</sup>. Com 999 permutações e testando um nível de significância de 1% e 5%, respectivamente, o Simprof indicou a formação de 17 grupos com composições distintas.

Baseado nestes 17 grupos foi feita a delimitação final das Troglorregiões. A partir destes grupos, um outro Anosim foi calculado para testar a efetividade final das Troglorregiões em evidenciar os padrões de similaridade da fauna cavernícola.

Dois destes 17 grupos indicados com o Cluster e o Simprof foram separados por terem reunido cavernas de ecoregiões e bacias distintas e cujas fronteiras são amplamente separadas. Desta forma, separamos o grupo que reuniu cavernas da ecoregião Cerrado com cavernas da ecoregião *Bahia coastal forests* (Antes grupo “i”, Agora Troglorregiões “*Lower Rio Pardo*” e “*Upper Paraná*”). O outro grupo separado havia reunido cavernas da ecoregião Caatinga, na região Neotropical, com cavernas da ecoregião *Angolan mopane woodlands*, na região Afrotropical (Antes grupo “n”, Agora Troglorregiões “*Kalahari*” e “*Lower São Francisco*”). Quatro grupos no Cluster/Simprof, A, C, F e K possuem apenas uma caverna e devem ser considerados como outliers<sup>57</sup>, com composições muito distintas e que não permitiram sua junção com as demais. Destes quatro, o grupo “k” foi reunida com o grupo “l” por se sobreporem em consequência do compartilhamento de atributos (Exceto a litologia calcária do Grupo k, sendo l de litologia siliciclástica), formando assim a Troglorregião “*Eastern Amazon*”. Após estas verificações, 18 Troglorregiões foram consideradas para a construção dos mapas.

### ***Influência das variáveis ambientais categóricas e contínuas***

Como complementação a exploração realizada com o Permanova, foi utilizado um modelo linear baseado em distância (DistLM) para testar a influência individual (testes marginais) e conjunta (testes sequenciais) dos cinco fatores utilizados para a delimitação das Troglorregiões (todos categóricos). Para esta análise, os fatores foram abordados como indicadores, nos quais seus diferentes níveis foram agrupados<sup>54</sup>.

Outro DistLM foi calculado para mostrar como as variáveis ambientais (todas contínuas) influenciam na similaridade da fauna de famílias atribuídas às cavernas. Variáveis altamente correlacionadas foram verificadas por meio de *Draftsman plots*, estabelecendo um corte de  $r > 0,95$  ou  $r < -0,95$ , de acordo com seus respectivos coeficientes de correlação ( $r$ ). Este recorte é alto para deixar que o próprio modelo lide com possíveis multicolinearidades entre os dados, otimizando a seleção das variáveis<sup>54</sup>. Dentre as variáveis correlacionadas indicadas com os *Draftsman plots*, apenas uma foi selecionada por meio do procedimento *Bioenv*, que mostra qual delas possui a maior relação explanatória com a matriz de dissimilaridade<sup>54,58</sup>.

Após estas seleções, as variáveis ambientais (*Altitude, Global Potential Evapo-Transpiration, Global Aridity Index, Mean Diurnal Range, Isothermality, Temperature Seasonality, Max Temperature of Warmest Month, Min Temperature of Coldest Month, Temperature Annual Range, Annual Precipitation, Precipitation Seasonality, Precipitation of Warmest Quarter, Precipitation of Coldest Quarter*) foram indicadas no modelo como *Distância ambiental*<sup>25</sup> e as coordenadas geográficas (X e Y) das cavidades como *Distância geográfica*.

Para ambos os modelos, a matriz de ocorrências de famílias foi obtida por meio do índice de Sørensen–Dice. Os critérios usados foram o AIC<sup>25,59,60</sup> e o procedimento de seleção *Forward*, que se inicia com um modelo nulo e a partir deste, adicionam-se as variáveis<sup>25,54</sup>. Por fim, A Análise de Redundância Baseada em Distância (dbRDA) foi feita no intuito de se verificar o efeito das variáveis contínuas do segundo modelo na dispersão da nuvem de dados (composição faunística das cavernas), categorizados em função do fator (Troglорегиão)<sup>54</sup>. As correlações mostradas no dbRDA indicam variáveis que tiveram um coeficiente de correlação de pelo menos  $r=0,3$ .

Todas as análises mencionadas foram realizadas no software Primer 6 com sua expansão Permanova<sup>54</sup>.

### **Construção dos mapas**

As etapas descritas para a construção dos mapas foram realizadas no software Qgis 3.8.3. Os recortes foram estabelecidos respeitando a sequência hierárquica dos cinco fatores utilizados nas demais análises. Desta forma, os recortes consistiram nas interseções resultantes das camadas vetoriais das ecoregiões com as Bacias de drenagem sobrepostas (As ecoregiões já são naturalmente aninhadas aos Biomas e Regiões Biogeográficas). Estes recortes foram obtidos com a ferramenta vetorial *Interseção*. A partir destes recortes, descontinuidades nas camadas vetoriais desprovidas de cavernas foram desconsideradas, selecionando apenas as feições com cavernas. Para isso, foi utilizada a ferramenta vetorial *Multipartes para partes simples*.

Finalmente, foi possível realizar a seleção e junção dos 37 grupos de cavernas indicados com os procedimentos da análise Permanova e Anosim nas 18 troglорегиões indicadas conforme a similaridade entre estes grupos de acordo com as análises de Cluster e Simprof. Os limites de algumas Troglорегиões mesclaram bacias de drenagem ou trechos de ecoregiões adjacentes conforme suas similaridades indicadas com as análises de Cluster e Simprof. O arquivo

*shapefile* resultante da construção e delimitação das Troglорегиões contém todas informações inerentes aos fatores combinados em sua tabela de atributos (Ver tabela 5), visando a sua aplicação em estudos futuros e compartilhamento com a comunidade científica.

## Referências

1. Barry Cox, C., Moore, P. D. & Ladle, R. J. Patterns of Distribution: Finding a Home. in *Biogeography, An Ecological and Evolutionary Approach* (eds. Barry Cox, C., Moore, P. D. & Ldle, R. J.) 33–88 (Wiley Blackwell, 2016).
2. Pianka, E. R. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *Am. Nat.* **100**, 33–46 (1966).
3. Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M. S. & Solferini, V. N. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. *Evol. Ecol.* **29**, 643–655 (2015).
4. Lavina, E. L. & Fauth, G. Evolução Geológica da América do Sul nos Últimos 250 Milhões de Anos. in *Biogeografia da America do Sul, Padrões & Processos* (eds. Carvalho, C. J. B. & Almeida, E. A. B.) 3–13 (Editora Roca, 2011).
5. Walter, H. & Box, E. Global classification of natural terrestrial ecosystems. *Vegetatio* **32**, 75–81 (1976).
6. Schultz, J. *The Ecozones of the World: The Ecological Divisions of the Geosphere*. (Springer, 2002).
7. Olson, D. M. *et al.* Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *Bioscience* **51**, 933 (2001).
8. Abell, R. *et al.* Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *Bioscience* **58**, 403–414 (2008).
9. Smith, J. R. *et al.* A global test of ecoregions. *Nat. Ecol. Evol.* **2**, 1889–1896 (2018).
10. Poulson, T. L. & White, W. B. The Cave Environment. *Science (80-. )*. **229**, 971–981 (1969).
11. Culver, D. C. & Pipan, T. *Shallow Subterranean Habitats: Ecology, Evolution, and Conservation*. (Oxford University Press, 2014).

12. Trajano, E. & Cobolli, M. Evolution of Lineages. in *Encyclopedia of Caves* (eds. White, W. B. & Culver, D. C.) 295–304 (Elsevier Inc., 2012).
13. Mammola, S. Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. *Ecography (Cop.)*. **41**, 1–21 (2018).
14. GIBERT, J. & DEHARVENG, L. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. *Bioscience* **52**, 473–481 (2002).
15. Ford, D. & Williams, P. Speleogenesis: The Development of Cave Systems. in *Karst Hydrogeology and Geomorphology* (eds. Ford, D. & Williams, P.) 209–270 (John Wiley & Sons, 2007).
16. Gibert, J. Ecologie d'un système karstique jurassien. Hydrogéologie, dérive animale, transits de matières, dynamique de la population de Niphargus (Crustacé Amphipode). *Mémoires de Biospéologie* **13**, 1–379 (1986).
17. Stein, H. *et al.* Stygoregions—a promising approach to a bioregional classification of groundwater systems. *Sci. Rep.* **2**, 1–9 (2012).
18. Konec, M., Delić, T. & Trontelj, P. DNA barcoding sheds light on hidden subterranean boundary between Adriatic and Danubian drainage basins. *Ecohydrology* **9**, 1304–1312 (2016).
19. Howarth, F. G. & Moldovan, O. T. The Ecological Classification of Cave Animals and Their Adaptations. in *Cave Ecology* (eds. Moldovan, O. T., Kováč, L. & Halse, S.) 41–68 (Springer Nature Switzerland AG, 2018).
20. Prous, X., Ferreira, R. L. & Jacobi, C. M. The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. *Int. J. Speleol.* **44**, 177–189 (2015).
21. Lutgens, K. F. & Tarbuck, E. J. Groundwater. in *Essentials of Geology* (eds. Lutgens, F. K. & Tarbuck, E. J.) 368–393 (Pearson, 2018).
22. Jaffé, R. *et al.* Reconciling mining with the conservation of cave biodiversity: A quantitative baseline to help establish conservation priorities. *PLoS One* **11**, 1–17 (2016).
23. Dinerstein, E. *et al.* An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial

- Realm. *Bioscience* **67**, 534–545 (2017).
24. Axelrod, D. I. & Raven, P. H. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. in *Biogeography and Ecology of Southern Africa* (ed. Werger, M. J. A.) 77–130 (Dr W. Junk bv Publishers The Hague, 1978).
  25. Rodil, I. F. *et al.* The role of dispersal mode and habitat specialization for metacommunity structure of shallow beach invertebrates. *PLoS One* **12**, 1–19 (2017).
  26. Ford, D. & Williams, P. Introduction to Karst. in *Karst hydrogeology and geomorphology* (eds. Ford, D. & Williams, P.) 1–8 (John Wiley & Sons, 2007).
  27. Lutgens, K. F. & Tarbuck, E. J. Running Water. in *Essentials of Geology* (eds. Lutgens, K. F. & Tarbuck, E. J.) 340–367 (Pearson, 2018).
  28. Lehner, B., Verdin, K. & Jarvis, A. New global hydrography derived from spaceborne elevation data. *Eos, Transactions, American Geophysical Union. EOS, Trans. Am. Geophys. Union* **89**, 93–104. (2008).
  29. Gers, C. Diversity of energy fluxes and interactions between arthropod communities: From soil to cave. *Acta Oecologica* **19**, 205–213 (1998).
  30. Fong, D. W. & Culver, D. C. Fine-scale biogeographic differences in the crustacean fauna of a cave system in West Virginia, USA. *Hydrobiologia* **287**, 29–37 (1994).
  31. Yoshizawa, K., Lienhard, C., Yao, I. & Ferreira, R. L. Cave insects with sex-reversed genitalia had their most recent common ancestor in West Gondwana (Psocodea: Prionoglarididae: Speleketorinae). *Entomol. Sci.* (2019) doi:10.1111/ens.12374.
  32. Mammola, S. & Leroy, B. Applying species distribution models to caves and other subterranean habitats. *Ecography (Cop.)*. **41**, 1194–1208 (2018).
  33. Bregović, P. & Zigmajster, M. Understanding hotspots within a global hotspot – identifying the drivers of regional species richness patterns in terrestrial subterranean habitats. *Insect Conserv. Divers.* **9**, 268–281 (2016).
  34. Ortuño, V. M. *et al.* The ‘Alluvial Mesovoid Shallow Substratum’, a New Subterranean Habitat. *PLoS One* **8**, 1–16 (2013).
  35. Culver, D. C. & Pipan, T. Superficial subterranean habitats-gateway to the

- subterranean realm? *Cave Karst Sci.* **35**, 5–12 (2008).
36. Mammola, S. *et al.* Environmental filtering and convergent evolution determine the ecological specialisation of subterranean spiders. *Funct. Ecol.* (2020) doi:10.1111/1365-2435.13527.
  37. Fišer, Ž., Prevorčnik, S., Lozej, N. & Trontelj, P. No need to hide in caves: shelter-seeking behavior of surface and cave ecomorphs of *Asellus aquaticus* (Isopoda: Crustacea). *Zoology* **134**, 58–65 (2019).
  38. Magalhaes, I. L. F. *et al.* Phylogeny of Neotropical Sicarius sand spiders suggests frequent transitions from deserts to dry forests despite antique, broad-scale niche conservatism. *Mol. Phylogenet. Evol.* **140**, 106569 (2019).
  39. Christman, M. C. *et al.* Predicting the occurrence of cave-inhabiting fauna based on features of the earth surface environment. *PLoS One* **11**, (2016).
  40. Ricklefs, R. E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science (80-. )*. **235**, 167–171 (1987).
  41. Sharratt, N. J., Picker, M. D. & Samways, M. J. The invertebrate fauna of the sandstone caves of the Cape Peninsula (South Africa): Patterns of endemism and conservation priorities. *Biodivers. Conserv.* **9**, 107–143 (2000).
  42. Brasil. *Decreto-Lei n°9885 de 18 de Julho de 2000.* (2000).
  43. Brasil. *Decreto n° 6640 de 7 de Novembro de 2008.* (2008).
  44. Trajano, E. Cave Faunas in the Atlantic Tropical Rain Forest : Composition , Ecology , and Conservation. *Biotropica* **32**, 882–893 (2000).
  45. Bichuette, M. E., Simões, L. B., Zepon, T., von Schimonsky, D. M. & Gallão, J. E. Richness and taxonomic distinctness of cave invertebrates from the northeastern state of Goiás, central Brazil: A vulnerable and singular area. *Subterr. Biol.* **29**, 1–33 (2019).
  46. Philips, T. K., DeWildt, C. S., Davis, H. & Anderson, R. S. Survey of the terrestrial arthropods found in the caves of Ghana. *J. Cave Karst Stud.* **78**, 128–137 (2016).
  47. Pinto-da-Rocha, R. Invertebrados cavernícolas da porção meridional da província espeleológica do Vale do Ribeira, sul do Brasil. *Rev. Bras. Zool.* **10**, 229–255 (1993).

48. Krantz, G. W. & Walter, D. E. *A manual of Acarology*. (Texas Tech University Press, 2009).
49. Fick, S. E. & Hijmans, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* **37**, 4302–4315 (2017).
50. Trabucco, A. & Zommer, R. Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration (ET0) Climate Database v2. doi:10.6084/m9.figshare.7504448.v3 (2019).
51. USGS. Global Topographic Digital Elevation Model. <https://earthexplorer.usgs.gov/> (1997).
52. CECAV. Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas. <http://www.icmbio.gov.br/cecav/canie.html> (2019).
53. McCune, B. & Grace, J. B. Distance Measures. in *Analysis of Ecological Communities* (eds. McCune, B. & Grace, J. B.) 45–57 (MjM, 2002).
54. Anderson, M. J., Gorley, R. N. & Clarke, K. R. *Permanova+ for Primer: Guide to Software and Statistical Methods*. (Primer-E Ltd, 2008).
55. Anderson, M. J. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef Stat. Ref. Online* 1–15 (2017) doi:10.1002/9781118445112.stat07841.
56. Clarke, K. R. & Gorley, R. N. *Primer v6: User Manual/Tutorial*. (Primer-E Ltd, 2006).
57. Shumchenia, E. J. & King, J. W. Comparison of methods for integrating biological and physical data for marine habitat mapping and classification. *Cont. Shelf Res.* **30**, 1717–1729 (2010).
58. Murfitt, S. L. *et al.* Applications of unmanned aerial vehicles in intertidal reef monitoring. *Sci. Rep.* **7**, 1–11 (2017).
59. Johnson, J. B. & Omland, K. S. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 101–108 (2004).
60. Burnham, K. P. & Anderson, D. R. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Methods Res.* **33**, 261–304 (2004).
61. Lehner, B., Verdin, K. & Jarvis, A. HydroSHEDS Technical Documentation. 1–27

(2006).

### **Agradecimentos**

Agradecemos a todos os integrantes e ex-integrantes do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea que contribuíram para a construção do banco de dados aqui utilizado. São eles: Rafael Cardoso, Vinícius Sperandei, Lucas Rabelo, Diego Bento, Deyvison Souza, Gabrielle Pacheco, Roberta Cerqueira, Marconi Silva e Matheus Simões. Também agradecemos os autores dos outros trabalhos já publicados em periódicos, cujos dados também se mostraram fundamentais para a execução deste projeto.

### **Contribuição dos autores**

DAA e RLF conceberam a ideia das Trogloregiões e formularam as hipóteses para testar a agregação das cavernas em escala continental, baseadas em sua similaridade faunística. DAA, MSS e RLF desenvolveram as discussões pertinentes a construção do trabalho. DAA elaborou o delineamento experimental e realizou as demais etapas para a construção do manuscrito.

### **Interesses concorrentes**

Os autores declaram não ter interesses concorrentes.

### **Figuras**

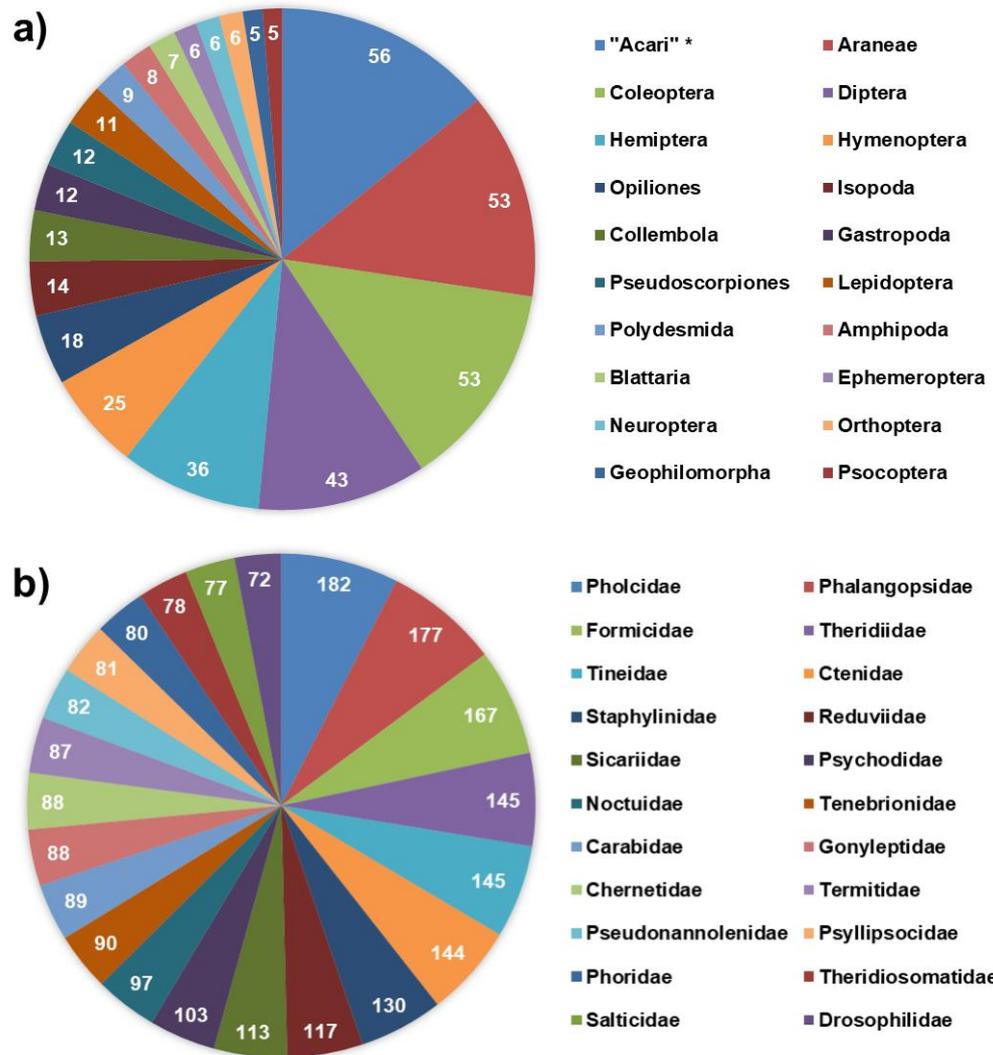


Figura 1: a) Táxons com os maiores números de famílias registradas ("Acari" é uma designação genérica para pelo menos 6 ordens de aracnídeos); b) famílias com maiores ocorrências nas cavernas avaliadas.

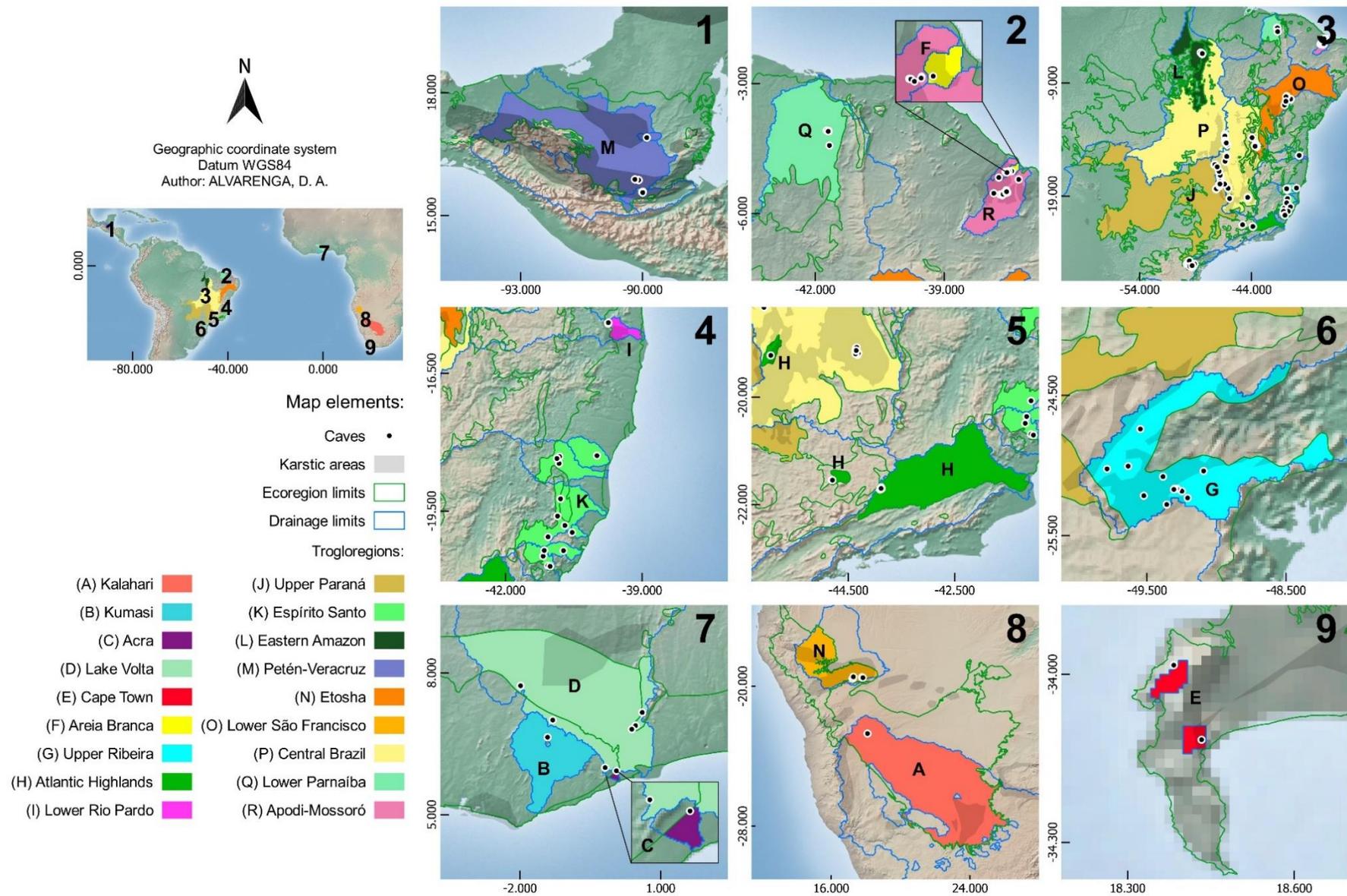


Figura 2: Delimitação das Trogleregões, mesclando os limites de ecoregiões e bacias de drenagem (Ver seção métodos). Os limites de ecoregiões e drenagens mostrados nos mapas correspondem apenas aqueles que foram usados para a delimitação das Trogleregões. Bacias de drenagem costeiras tem menor área devido ao fluxo hídrico ser direcionado diretamente ao oceano e a dificuldades impostas as varreduras de radar devido a extensas áreas cobertas por vegetação costeira densa<sup>28,60</sup>.

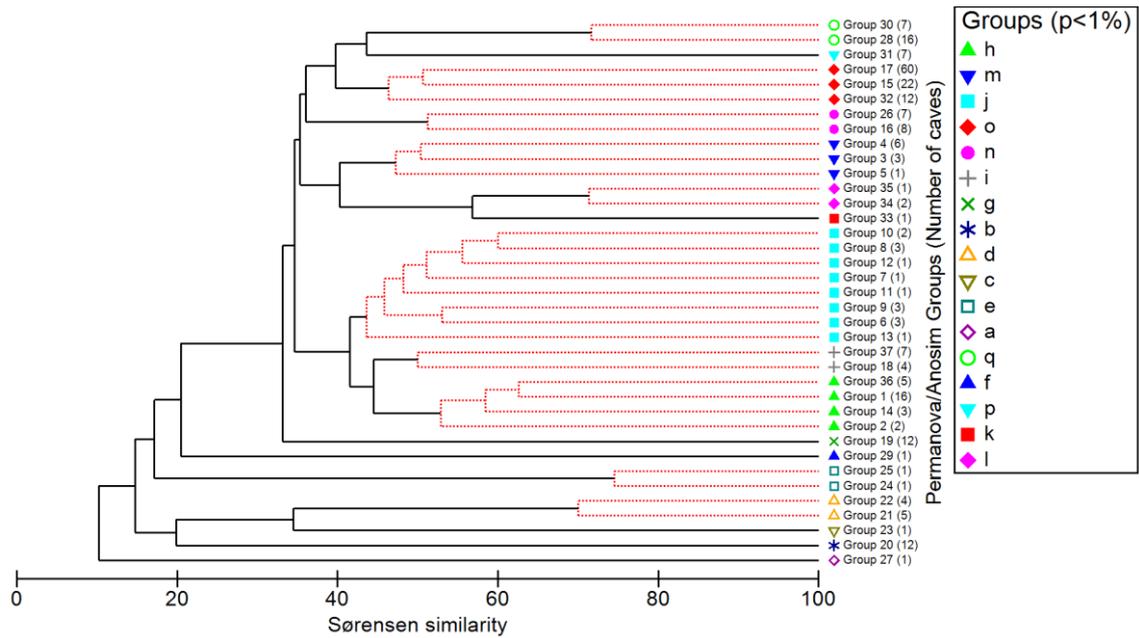


Figura 3: Análise de Cluster junto a Simprof testando a similaridade de fauna de 37 grupos de cavernas (n° de cavernas entre parêntesis) oriundos da combinação hierárquica de fatores: região biogeográfica, litologia, bioma, ecoregião e bacia de drenagem. A delimitação das Troglorregiões foi baseada nos grupos indicados com o nível de significância de 1% resultantes da análise Simprof, mostrados no quadro a direita. Baseando-se nesta análise, as linhas negras indicam aqueles conjuntos (dos 37 testados) cujas composições são estatisticamente distintas ( $p < 1\%$  após 999 permutações. Obs: resultados com corte de  $p < 5\%$  se mostraram idênticos).

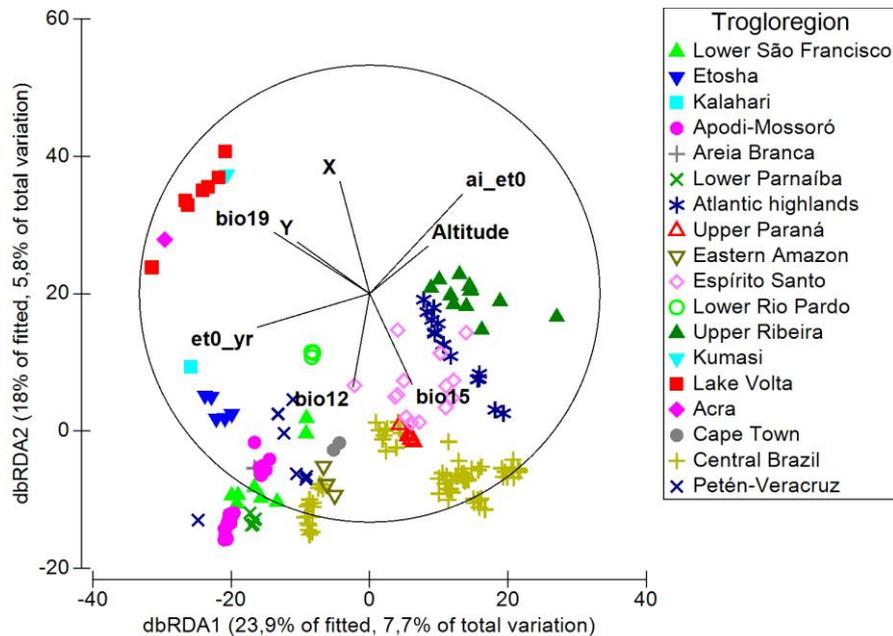


Figura 4: Análise de Redundância Baseada em Distância mostrando a relação das variáveis ambientais com a similaridade de fauna das cavernas (nuvem de pontos) utilizando as Troglorregiões como fator. Os vetores mostram a direção do efeito das variáveis ambientais sobre a similaridade de fauna entre as cavernas. O comprimento do vetor representa a força do efeito. Os vetores mostrados indicam correlações com pelo menos  $r = 0,3$ . Os eixos mostram as porcentagens capturadas do modelo ajustado

e da nuvem de dados, respectivamente. Variáveis: ai\_et0=Índice de aridez; et0\_yr=Evapotranspiração média anual; bio12=Precipitação anual; bio15=Sazonalidade da precipitação; bio19=Precipitação da estação mais fria.

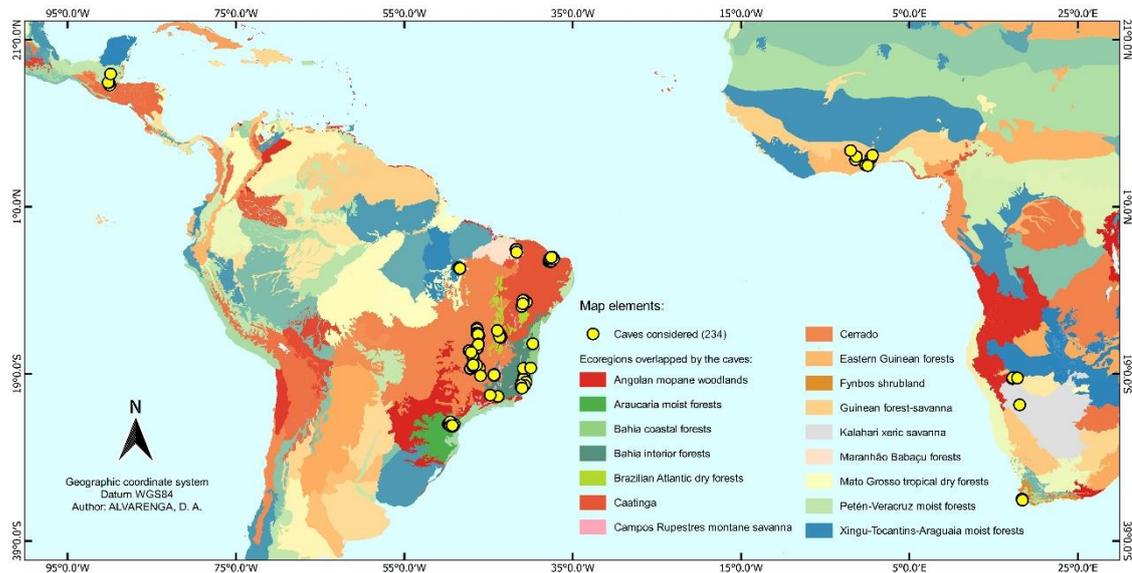


Figura 5: Mapa com as 234 cavernas consideradas no banco de dados de famílias de invertebrados e as 16 ecoregiões as quais suas localizações se sobrepõem.

## Tabelas

Tabela 1: Resultados da análise Permanova testando os fatores separadamente e combinados no design aninhado (Combinação hierárquica).

Fator	Níveis	Pseudo-f	p	Permutações únicas
<b>Região biogeográfica</b>	2	11,263	0,0001	9886
<b>Litologia</b>	3	3,1698	0,0001	9849
<b>Bioma</b>	5	6,6224	0,0001	9812
<b>Ecoregião</b>	16	7,2394	0,0001	9659
<b>Bacia de drenagem</b>	26	4,7197	0,0001	9588
<b>Design aninhado</b>	37	2,3169	0,0001	9677

Tabela 2: Resultados do Anosim testando os fatores separadamente, combinados e as Troglорегиões (\*17 grupos iniciais indicados com as análises de Cluster e Simprof a partir dos 37 grupos formados com a combinação hierárquica dos fatores).

Fator	Níveis	P	R global
<b>Região biogeográfica</b>	2	0,001	0,704
<b>Litologia</b>	3	0,115	0,063
<b>Bioma</b>	5	0,001	0,255
<b>Ecoregião</b>	16	0,001	0,638
<b>Bacia de drenagem</b>	26	0,001	0,502
<b>Combinação hierárquica</b>	37	0,001	0,732

<b>Troglорегиões</b>	17*	0,001	0,923
----------------------	-----	-------	-------

Tabela 3: Resultados do primeiro modelo baseado em distância (DistLm), testando os fatores utilizados na análise Permanova separadamente (testes marginais) e combinados (testes sequenciais).

<b>Testes marginais</b>						
<b>Fator</b>	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>p</b>	<b>Prop.</b>	-	-
<b>Região biogeográfica</b>	30414	11,263	0,001	0,046301	-	-
<b>Litologia</b>	17546	3,1698	0,001	0,026711	-	-
<b>Bioma</b>	68108	6,6224	0,001	0,10368	-	-
<b>Ecoregião</b>	218420	7,2394	0,001	0,33250	-	-
<b>Bacia de drenagem</b>	237760	4,7197	0,001	0,36195	-	-
<b>Testes sequenciais</b>						
<b>Fator</b>	<b>AIC</b>	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>p</b>	<b>Prop.</b>	<b>Cumul.</b>
<b>+Ecoregião</b>	1795,4	218420	7,2394	0,001	0,33250	0,33250
<b>+Bacia de drenagem</b>	1785,7	77694	2,3928	0,001	0,11827	0,45077

Tabela 4: Resultados do segundo modelo baseado em distância (DistLm), testando a contribuição individual (testes marginais) e combinada (testes sequenciais) da Distância ambiental e da Distância geográfica (geo.dist.: Distância geográfica; env.dist.: Distância ambiental).

<b>Testes marginais</b>						
<b>Fator</b>	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>p</b>	<b>Prop.</b>	-	-
<b>geo.dist.</b>	58177	11,223	0,001	0,088565	-	-
<b>env.dist.</b>	188530	7,4134	0,001	0,28701	-	-
<b>Testes sequenciais</b>						
<b>Fator</b>	<b>AIC</b>	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>	<b>Cumul.</b>
<b>+env.dist.</b>	1804,8	188530	7,4134	0,001	0,28701	0,28701
<b>+geo.dist.</b>	1797,4	22284	5,4702	0,001	0,033924	0,32093

Tabela 5: Atributos referentes a cada Troglorregião e disponibilizados junto ao arquivo *shapefile*, mostrando as combinações de fatores resultantes das análises realizadas para sua delimitação.

<b>Troglorregião</b>	<b>Região Biogeográfica</b>	<b>Litologia</b>	<b>Bioma</b>	<b>Ecoregião</b>	<b>Bacia de drenagem</b>
<i>Kalahari</i>	Afrotropic	carbonatic	Deserts & Xeric Shrublands	Kalahari xeric savanna	dr3
<i>Kumasi</i>	Afrotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Eastern Guinean forests	dr22
<i>Acra</i>	Afrotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Guinean forest-savanna	dr24
<i>Lake Volta</i>	Afrotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Eastern Guinean forests/Guinean forest-savanna	dr23
<i>Cape Town</i>	Afrotropic	siliciclastic	Mediterranean Forests, Woodlands & Scrub	Fynbos shrubland	dr25/dr26
<i>Areia Branca</i>	Neotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests	Caatinga	dr5
<i>Upper Ribeira</i>	Neotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Araucaria moist forests	dr21
<i>Atlantic Highlands</i>	Neotropic	carbonatic/siliciclastic	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Bahia interior forests/Campos Rupestres montane savanna	dr1/dr10/dr9
<i>Lower Rio Pardo</i>	Neotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Bahia coastal forests	dr20
<i>Upper Paraná</i>	Neotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Cerrado	dr9
<i>Espirito Santo</i>	Neotropic	carbonatic/granitic	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Bahia interior forests/Bahia coastal forests	dr14/dr15/dr16/dr17/dr18/dr19
<i>Eastern Amazon</i>	Neotropic	carbonatic/siliciclastic	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Mato Grosso tropical dry forests/Xingu-Tocantins-Araguaia moist forests	dr8
<i>Petén-Veracruz</i>	Neotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Moist Broadleaf Forests	Peten-Veracruz moist forests	dr11/dr12/dr13
<i>Lower São Francisco</i>	Neotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests	Caatinga	dr1
<i>Etosha</i>	Afrotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Angolan mopane woodlands	dr2

<b><i>Central Brazil</i></b>	Neotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Grasslands, Savannas & Shrublands	Cerrado/Brazilian Atlantic dry forests	dr1/dr8
<b><i>Lower Parnaíba</i></b>	Neotropic	siliciclastic	Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests	Maranhao Babacu forests	dr/7
<b><i>Apodi- Mossoró</i></b>	Neotropic	carbonatic	Tropical & Subtropical Dry Broadleaf Forests	Caatinga	dr4/dr6

# ARTIGO 2



## ARTIGO 2

Manuscrito em versão preliminar redigido de acordo com as normas da revista *Ecology and Evolution*, ISSN: 2045-7758, disponíveis em:

<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/20457758/homepage/forauthors.html>

**O PAPEL DA HISTÓRIA BIOGEOGRÁFICA POR TRÁS DA ALTA SEMELHANÇA ENTRE COMUNIDADES CAVERNÍCOLAS DE REGIÕES SEMIÁRIDAS DO BRASIL E DA NAMÍBIA**

Denizar de Almeida Alvarenga<sup>1,\*</sup>, Marconi Souza Silva<sup>1</sup>, Grzegorz Kopij<sup>2</sup>, Rodrigo Lopes Ferreira<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil;

<sup>2</sup>University of Namibia, Ogongo Campus, Omusati Region, Namibia.

\*denizar.alvarenga@gmail.com

**RESUMO**

A história biogeográfica por trás das transformações constantes dos ambientes terrestres criou uma diversidade gigantesca de diferentes habitats. Entre muitos deles, é possível observar certas semelhanças em suas condições físicas e também um passado biogeográfico intimamente relacionado. Consequentemente, isso fez com que muitos ecólogos teorizassem que a fauna residente destes locais poderia exibir certa equivalência conforme as suas adaptações às condições do ambiente e na estrutura de suas comunidades. Porém, esta é uma tarefa bastante complexa, pois mesmo que diferentes regiões exibam certa similaridade na composição de seus táxons, nas escalas locais as interações podem produzir resultados completamente ambíguos. Entretanto, a aplicação destas hipóteses em estudos envolvendo comunidades cavernícolas pode ser beneficiada em virtude de sua simplicidade trófica e natureza relictiva. Por estes motivos, para este trabalho foram realizadas amostragens em cavernas situadas em regiões semiáridas do Brasil e da Namíbia, onde haviam indícios da distribuição relictiva de alguns grupos filogeneticamente relacionados. Foram verificadas as possíveis influências do habitat físico das cavernas, desde os tipos de substrato ao microclima, sobre a composição da fauna de invertebrados e a possível similaridade exibida pela composição de grupos das duas regiões. Os resultados mostraram padrões bastante similares a

respeito da influência das variáveis aferidas sobre a estruturação das comunidades, sobretudo o microclima cavernícola. Além disso, a composição dos grupos compartilhados mostrou-se bastante similar. Foi então discutido sobre como o passado comum de grupos ancestrais compartilhados junto às constantes pressões ambientais de elevada aridez, podem ter selecionado grupos com demandas ecológicas similares e resultado em comunidades tão parecidas.

**Palavras chave:** Regiões semiáridas; Cavernas; Biogeografia; Similaridade de fauna; Invertebrados.

## INTRODUÇÃO

“Duas áreas com transformações históricas distintas, porém com condições físicas semelhantes, terão adaptações de indivíduos e comunidades com estruturas e funções em conformidade com os limites impostos pelas condições locais”. As ideias contidas nesta afirmação de Ricklefs (1987), estão por trás dos pressupostos de hipóteses como a da equivalência ecológica/funcional (Hubbell, 2005), convergência evolutiva (Stern, 2013) e conservadorismo de nicho (Peterson, Soberón and Sánchez-Cordero, 1999; Wiens and Graham, 2005; Magalhaes *et al.*, 2019) entre espécies de diferentes regiões. De uma forma geral, o estudo e interpretação destas hipóteses ecológicas é dependente das escalas temporais e espaciais. As comunidades locais, por exemplo, foram determinadas em boa parte por cenários biogeográficos históricos que moldaram a distribuição dos organismos que as compõem bem como a evolução de certos traços funcionais observados em diversas espécies (Ricklefs, 1987, 2004). Entretanto, a extrapolação destas premissas a nível de comunidades passa a ser mais complexa, pois a diversidade local é dependente da diversidade regional, da heterogeneidade do ambiente, das condições, das interações e dos próprios cenários biogeográficos que diferentes regiões podem ter atravessado (Ricklefs, 1987; Barry Cox, Moore and Ladle, 2016).

Levando-se em conta a distribuição espacial dos organismos, os gradientes resultantes da heterogeneidade de habitat são um dos fatores com uma importante participação nos padrões de diversidade dos seres vivos (Tews *et al.*, 2004). De uma forma simplificada, quanto maior a complexidade de um habitat, maior a capacidade de suporte a coexistência de um maior número de espécies, pois haverá provavelmente uma maior quantidade de micro-habitats a serem ocupados (Tews *et al.*, 2004). Além disso, ambientes mais heterogêneos têm maior probabilidade de fornecer refúgios às condições adversas do ambiente e serem palco de

processos de evolução e especiação após o isolamento (Stein, Gerstner and Kreft, 2014). Neste cenário evolutivo, é plausível assumir que as espécies atuais podem ter retido características ecológicas de seus ancestrais. Este processo é conhecido como conservadorismo de nicho, onde a longo prazo as espécies e clados podem ter suas distribuições espaciais delimitadas, por exemplo, pelas condições climáticas (Wiens and Graham, 2005). Conforme as paisagens terrestres modificaram-se de acordo com as constantes alterações climáticas e tectônicas, muitas vezes a distribuição atual de muitas espécies filogeneticamente relacionadas hoje encontra-se disjunta ou relictas, algo já mostrado para regiões xéricas nos continentes americano e africano (e. g. Magalhaes *et al.*, 2019; Yoshizawa *et al.*, 2019).

Considerando a natureza relictas de determinados ambientes, as cavernas podem ser bons locais para o teste destas e de outras hipóteses evolutivas (Poulson and White, 1969). Elas têm sido tratadas como ambientes “semi-isolados”, bastante similares a modelos que se baseiam em ilhas ou montanhas, por exemplo (Mammola, 2018). Isso é atribuído à simplicidade com que suas comunidades são estruturadas (Gibert and Deharveng, 2002), às suas condições ambientais relativamente estáveis (Badino, 2010) e também ao seu contexto biogeográfico (Barr, Thomas, 1968). Neste último caso, teoriza-se, com o modelo paleoclimático, que as cavernas podem ter preservado populações de antigos grupos que tiveram suas populações do meio epígeo extintas em decorrência de eventos estocásticos. Além disso, hoje se sabe que as comunidades cavernícolas são muito influenciadas pelo pool regional de espécies da superfície, representando sub-amostras filtradas sob suas condições ambientais severas, como sua natureza afótica e oligotrófica (Mammola, 2018).

Para que se consiga observar e trabalhar com estes padrões ecológicos resultantes de longos períodos evolutivos, a escolha de regiões com alguma relação biogeográfica pretérita pode ser crucial. Por este motivo, este trabalho foi desenvolvido em cavernas de duas regiões semiáridas na América do Sul e África. Ambientes com condições xéricas são reconhecidamente abrigos de biotas altamente diversificadas e especializadas ao stress hídrico (Somme, 1995; Landrum, 2002) e, mesmo antes dos eventos de vicariância, extensas áreas do continente Gondwana mantinham estas condições (Rees *et al.*, 2002). Hoje, as extensões semiáridas nos dois continentes resumem-se à áreas relictas que foram muito influenciadas pelas constantes expansões das suas florestas tropicais e savanas (Axelrod and Raven, 1978; Sobral-Souza, Lima-Ribeiro and Solferini, 2015). Além disso, a história biogeográfica relacionada resultou em grupos filogeneticamente relacionados remanescentes de ancestrais

amplamente distribuídos na Gondwana, inclusive relatados em cavernas dessas regiões (Magalhaes *et al.*, 2019; Yoshizawa *et al.*, 2019). Desta maneira, o presente trabalho busca responder as seguintes questões: *i*) Como as comunidades cavernícolas destas regiões são estruturadas conforme os gradientes do habitat físico (desde variáveis de substrato a variáveis climáticas) no ambiente subterrâneo são considerados? *ii*) A que ponto o passado biogeográfico e o histórico evolutivo sob condições xéricas pode ter contribuído para possíveis semelhanças entre as comunidades destas duas regiões? Considerando o pressuposto inicial das teorias de equivalência ecológica e conservadorismo de nicho, é provável que o passado evolutivo sob condições ambientais similares (desde o clima semiárido da superfície as restrições do ambiente subterrâneo), podem ter estruturado estas comunidades de maneira bastante semelhante.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Locais de estudo**

Dois conjuntos de cavernas, sendo um no Brasil e outro na Namíbia, foram amostradas no início de suas respectivas temporadas chuvosas (Tabela 1, figura 1). Na Namíbia, as coletas de invertebrados foram realizadas na primeira quinzena de novembro de 2018 em cavernas do *Karstveld*, região cárstica composta por calcários e dolomitos pertencentes ao *Otavi Group* (Goudie and Viles, 2015). No Brasil, as coletas ocorreram em dezembro do mesmo ano em cavernas carbonáticas do Grupo Una, formação Salitre (Auler and Smart, 2002), presentes no norte do estado da Bahia. Estas duas áreas cársticas amostradas encontram-se nos remanescentes disjuntos do antigo Cráton Congo-São Francisco, o qual encontrava-se na região central da antiga Gondwana e tem origem datada a era Neoproterozóica (Alkmim and Martins-Neto, 2012; Alessio *et al.*, 2019). O clima em ambas as regiões é considerado como semiárido quente (BSh), conforme a classificação atualizada de Koppen-Geiger (Beck *et al.*, 2018). Segundo dados históricos do período de 1982 a 2012, a precipitação média anual das duas regiões variou em torno de 500~600mm, com os períodos chuvosos se iniciando em novembro e indo até março (Merkel, 2019). As ecoregiões onde as cavernas estão inseridas correspondem a Caatinga no Brasil e a *Angolan Mopane Woodlands*, na Namíbia (Dinerstein *et al.*, 2017).

A disposição dos condutos nas cavernas amostradas era majoritariamente labiríntica e com porções extremamente secas. As fontes de recursos orgânicos se restringiram principalmente a guano de morcegos (Brasil e Namíbia) e depósitos de fezes de babuínos

(Namíbia). Recursos de origem vegetal foram encontrados em quantidades muito baixas e restritas a áreas mais próximas das entradas das cavidades. As porções mais úmidas destas cavernas se limitaram a áreas próximas a gotejamentos (Brasil) ou junto a escorrimentos e lagos subterrâneos (Namíbia).

### **Coleta dos dados bióticos**

As unidades amostrais para a coleta de invertebrados compreenderam quadrantes de 1m<sup>2</sup> (Microescala) e setores de 10x3m (Mesoescala) dispostos de forma hierárquica, onde três quadrantes foram colocados dentro de cada setor (dois nas extremidades e um na porção central do setor, figura 2). Desta forma, os indivíduos amostrados e atribuídos aos setores incluíam também os coletados nos seus três quadrantes. Tanto na Namíbia como no Brasil, foram coletados 14 setores e 42 quadrantes, resultando num total de 28 amostras em mesoescala e 84 em microescala. As unidades amostrais foram distribuídas aleatoriamente ao longo do desenvolvimento linear das cavernas.

Para minimizar possíveis impactos nas populações de invertebrados observados, apenas alguns espécimes foram coletados com todos os demais tendo sido contabilizados nos limites das unidades de amostragem. O método de coleta nestas escalas correspondeu ao *Direct Intuitive Search* (Wynne *et al.*, 2019), com os espécimes tendo sido coletados com o auxílio de pinças e pincéis e em seguida armazenados em álcool (70%). Os organismos coletados foram triados, separados em morfótipos (Oliver and Beattie, 1996) e então identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio de chaves de identificação e verificação de especialistas.

### **Coleta dos dados abióticos**

Nos setores e quadrantes, foram aferidas as temperaturas e as umidades relativas imediatamente acima do nível do solo. Para isso, durante cerca de uma hora um termo higrômetro digital permanecia nos limites de cada setor e distante dos coletores para evitar possíveis interferências nas aferições. Os quadrantes, por estarem dentro dos setores, tiveram os mesmos valores de temperatura e umidade relativa atribuídos ao setor do qual faziam parte. Cada quadrante e setor tiveram aferidas suas distâncias em relação às entradas das cavernas com trena a laser. As distâncias entre cavernas foram obtidas a partir das localizações de suas entradas principais, por meio de dispositivo GPS Garmin 64s, com datum WGS84.

A partir de fotografias dos quadrantes (tiradas na altura do peito e perpendicularmente ao solo), foram extraídas as porcentagens de cobertura dos substratos orgânicos (Guano, Detritos animais, Detritos vegetais) e inorgânicos (Substrato fino, 0,06-64mm; Cascalhos, 64-1000mm; Blocos, 1000-4000mm; Substrato rochoso, >4000mm; Espeleotemas) utilizando-se o software *ImageJ*, de licença livre. Neste software, os limites de área de cada tipo de substrato foram delimitados e em seguida tiveram suas proporções de cobertura calculadas em relação a área total do quadrante (1.000.000mm<sup>2</sup>). Para os setores, as proporções da cobertura dos substratos foram obtidas em aferições visuais, adaptando um protocolo originalmente destinado a ambientes aquáticos (Hughes and Peck, 2008). O protocolo utilizado consistiu em dividir cada setor em 10 seções de 1x3 (Figura 2), estimando-se em seguida as porcentagens de cobertura dos substratos (os mesmos tipos de substratos classificados para os quadrantes), cujos valores eram anotados em fichas de campo. Os valores finais da cobertura dos substratos nos setores corresponderam a somatória de cada tipo de substrato em suas 10 seções. Para minimizar e homogeneizar o erro nestas aferições, a tarefa foi atribuída a um mesmo observador nas coletas em ambos os países.

### **Procedimentos estatísticos**

#### ***Variações na composição de espécies em função das escalas de amostragem e variáveis ambientais***

Em todas as análises descritas a seguir, as riquezas e abundâncias dos quadrantes e setores foram exploradas separadamente, possibilitando a observação dos possíveis efeitos da diferença de escala amostral. Entretanto, é importante observar que, devido à disposição hierárquica das unidades amostrais, em todas as análises os valores referentes aos setores incluem também os valores encontrados nos seus três quadrantes. Deste modo, para verificar possíveis diferenças na composição de espécies entre as duas escalas de amostragem, foi efetuado um Anosim *two-way crossed*, separando o efeitos dos fatores “escala” e “caverna” (Clarke and Gorley, 2006).

Para avaliar as influências das variáveis abióticas (distância entre cavernas, distância em relação às entradas, temperatura, umidade relativa, substratos orgânicos e inorgânicos) sobre a composição de espécies, foram utilizados modelos lineares baseados em distância (Anderson, Gorley and Clarke, 2008). O índice de Bray-Curtis foi utilizado para a construção das matrizes com base nos dados de abundância (McCune and Grace, 2002). Estes dados foram transformados com a função *square-root* para diminuir as discrepâncias entre os

valores (Anderson, Gorley and Clarke, 2008). Antes da execução dos modelos, a colinearidade entre as variáveis abióticas foi verificada por meio de *Draftsman plots*, indicando um corte para correlações de  $>0,95$  e  $-0,95$ , recomendado para esta análise (Anderson, Gorley and Clarke, 2008). Os modelos foram elaborados para os dados dos quadrantes e setores utilizando o procedimento de seleção *forward*, que se inicia com um modelo nulo e a partir deste adicionam-se as variáveis conforme seu poder de explicação (Anderson, Gorley and Clarke, 2008). O critério utilizado foi o AICc, recomendado para casos onde há muitas variáveis para poucas amostras (Burnham and Anderson, 2004; Johnson and Omland, 2004; Anderson, Gorley and Clarke, 2008).

### ***Variações na riqueza e abundância em função do microclima cavernícola***

A priori, foram avaliadas possíveis correlações da temperatura e umidade relativa com as demais variáveis abióticas aferidas nos quadrantes e setores (descritas na seção “coleta dos dados abióticos”). Para isso, foi estabelecido um corte inicial para correlações de  $>0,7$  e  $<-0,7$  (Mammola *et al.*, 2019). Deste modo, interpretações errôneas em virtude de efeitos indiretos de outras variáveis foram minimizadas.

A normalidade dos dados foi testada pelo teste *Shapiro-Wilk*. Após algumas tentativas de normalizar estes dados falharem (transformações com raiz quadrada e bases logarítmicas), a influência das variáveis de microclima sobre a riqueza e abundância total nos quadrantes e setores foi analisada por meio de correlações de *Spearman*, que é uma análise não paramétrica. *Scatterplots* foram construídos para representar graficamente as relações significativas encontradas. As diferenças entre os valores médios de temperatura e umidade relativa observados nos dois países foram calculadas pelo teste não paramétrico de *Mann-Whitney* (Cardinale, Palmer and Collins, 2002) e visualizadas por meio de *box-plots*.

### ***Similaridades na composição de invertebrados das regiões amostradas***

Para visualizar as abundâncias médias das famílias e suas respectivas contribuições para a dissimilaridade entre as escalas de amostragem foi realizada a análise *Simper* (Clarke and Gorley, 2006). Para verificar possíveis semelhanças na composição (considerando os setores e seus respectivos quadrantes) das comunidades de invertebrados, uma análise de *Cluster*, baseada no índice de *Bray-Curtis*, foi feita com os dados de abundância das famílias compartilhadas entre as duas regiões. Possíveis diferenças significativas na composição entre os setores foram verificadas com o teste *Simprof* com 999 permutações e significância  $<5\%$

(Clarke and Gorley, 2006; Shumchenia and King, 2010). Nas análises de *Cluster* e *Simprof*, apenas os dados referentes aos setores foram utilizados por terem sido mais representativos tanto em relação à riqueza quanto com relação à abundância de invertebrados. Nestas análises, o uso das famílias deveu-se as suas origens mais antigas e distribuições mais amplas, permitindo inferências de relações biogeográficas entre diferentes regiões onde elas ocorram, o que é inviável com o uso de espécies (Ricklefs, 1987; Barry Cox, Moore and Ladle, 2016). Isso possibilitou que a composição de táxons que as duas regiões tiveram em comum pudesse ser comparada, no caso a composição a nível de famílias. A classificação funcional, como por exemplo as guildas tróficas das espécies que compõem as comunidades seria o mais recomendado para uma comparação de equivalência entre as regiões. Entretanto, mesmo que as teias tróficas cavernícolas sejam simplificadas (Gibert and Deharveng, 2002), esta tarefa é dificultada pelas transições das espécies entre as guildas tróficas (Souza-silva and Ferreira, 2014), o que pode resultar em interpretações incorretas.

Todas as análises foram realizadas nos softwares Statistica 10.0 e Primer+Permanova 6.

## RESULTADOS

Considerando as coletas nas duas escalas somadas, no Brasil foram coletados 1363 invertebrados de 35 espécies, 25 delas amostradas nos quadrantes. Na Namíbia, foram coletados 968 invertebrados pertencentes a 78 espécies, das quais 39 foram amostradas nos quadrantes. A riqueza de espécies por táxon é mostrada na figura 3. Araneae e Coleoptera foram as ordens mais ricas em espécies, inclusive representando quase a metade das espécies encontradas nas cavernas das duas regiões.

### **Variações na composição de espécies em função das escalas de amostragem e variáveis ambientais**

A análise Anosim *Two-way crossed* mostrou a existência de diferenças significativas na composição de espécies relacionadas apenas ao fator “cavernas” (Brasil:  $R=0,345$ ;  $p=0,001$ ; Namíbia:  $R=0,47$ ;  $p=0,001$ ). Já com relação ao fator “escala”, a composição de espécies não apresentou diferenças significativas em nenhuma das regiões.

A respeito dos modelos, os de microescala (quadrantes) mostraram maior sensibilidade às variações ambientais e incluíram o maior número de variáveis (Tabela 2). Tanto no Brasil como na Namíbia, os modelos em microescala explicaram 37% da variação

total nos dados. No Brasil, o modelo incluiu as variáveis “distância entre cavernas”, “umidade relativa”, “temperatura” e “espeleotemas” (AICc=342,4; p=0,008). Na Namíbia, o modelo incluiu as variáveis “distância entre cavernas”, “temperatura”, “umidade relativa” e “distância da entrada” (AICc=347,08; p=0,001).

Com relação aos modelos de mesoescala (setores), sua sensibilidade a inclusão de variáveis foi menor. No Brasil foram inclusas as variáveis “distância entre cavernas” e “umidade relativa” (AICc=112,25, p=0,001). Já na Namíbia, o modelo correspondeu apenas a variável “umidade relativa” (AICc=116,86; p=0,001). Proporcionalmente, a variável “distância entre cavernas” foi a principal responsável pela variação total dos dados dos modelos, exceto o de mesoescala na Namíbia, que incluiu apenas a variável “umidade relativa”. Considerando todos os modelos, a variável “umidade relativa” foi compartilhada por todos, inclusive explicando grande parte da variação dos dados.

### **Influência do microclima cavernícola sobre a comunidade de invertebrados**

A exploração inicial dos dados de temperatura e umidade relativa mostrou que os mesmos não estiveram correlacionados com as demais variáveis aferidas. Em média, os valores de temperatura (*Mann-Whitney*  $U=1,00$ ; p=0,000009) e umidade relativa (*Mann-Whitney*  $U=31,50$ ; p=0,0024) foram significativamente maiores no Brasil. Entretanto, as maiores amplitudes destas variáveis foram observadas na Namíbia (Figura 4).

Apesar de alguns valores de  $r$  moderados e baixos, as correlações de *Spearman* mostraram que o aumento da temperatura influenciou negativamente a riqueza e a abundância total de invertebrados nos quadrantes e setores do Brasil. Na Namíbia, a temperatura não mostrou nenhuma relação significativa com estes parâmetros. Já o aumento da umidade relativa mostrou-se negativamente correlacionado com a riqueza e abundância total nos conjuntos de quadrantes dos dois países (Figura 5), muito embora, também com correlações moderadas ou baixas.

### **Composição de invertebrados nas regiões amostradas**

A análise *Simper* com os dados das famílias registradas, mostrou que em ambos os países as maiores abundâncias médias das mesmas foram encontradas nos setores (Tabelas 3 e 4). Neste sentido, em média a ordem que mais contribuiu para as diferenças encontradas entre as escalas de amostragem foi Orthoptera, representada pela família Phalangopsidae (no Brasil) e Mogoplistidae (na Namíbia).

Quinze famílias de um total de 54 estiveram compartilhadas nas amostragens nos dois países, algumas delas são mostradas na figura 6. Estas quinze famílias foram: Argasidae, Carabidae, Dermestidae, Formicidae, Macronyssidae, Mogoplistidae, Oecobidae, Pholcidae, Porcellionidae, Prionoglarididae, Ptinidae, Sicariidae, Tenebrionidae, Theridiidae e Tineidae. Outras seis famílias também se mostraram compartilhadas entre as duas regiões, porém foram encontradas fora das unidades amostrais. São elas: Blattidae\*, Corinnidae\*, Dubioniscidae\*\*, Phalangopsidae\*\*, Platyarthridae\* e Pseudonannonelidae\*\* (\*fora das unidades amostrais no Brasil; \*\*fora unidades amostrais na Namíbia).

Baseando-se nas abundâncias de indivíduos pertencentes a estas quinze famílias compartilhadas nas amostras nos dois países, as ramificações em vermelho ( $p > 5\%$ , ramificações com diferença não significativa) mostradas com a análise de *Cluster* junto a análise *Simpref* (Figura 7), indicam que a grande maioria dos setores das duas regiões possuíram composições similares. Estes resultados revelam que as famílias de invertebrados que ambas as regiões têm em comum ainda mantém proporções muito semelhantes dentro das comunidades cavernícolas avaliadas.

## DISCUSSÃO

Os resultados obtidos neste trabalho evidenciaram que: *a)* Em grande parte, as comunidades de invertebrados cavernícolas destas duas regiões semiáridas mostraram-se estruturadas pelas mesmas variáveis ambientais nas duas escalas de amostragem; *b)* Considerando as variáveis de microclima (umidade relativa e temperatura), apesar das cavernas das duas regiões terem apresentado medias e amplitudes completamente distintas, elas foram as principais responsáveis pela estruturação das comunidades, tendo a umidade relativa causado efeitos semelhantes. Desta forma, considerando que existiu um declínio na riqueza de espécies conforme o aumento de umidade nas cavernas das duas regiões (muito embora com correlações moderadas), há um indicativo da prevalência de grupos mais pré-adaptados às condições de seca; *c)* Conforme o longo período de isolamento desde a vicariância da Gondwana, os grupos de invertebrados compartilhados entre as regiões (neste caso as famílias), mantiveram composições indistinguíveis. Logo, há um forte indício de que as pressões ambientais similares em virtude da elevada aridez destas regiões “filtraram” e possibilitaram a manutenção de grupos com demandas ecológicas semelhantes. Desta forma, tem-se a atuação de componentes temporais fortemente emaranhados a componentes ecológicos, como a seleção de habitat sob suas mais diversas variáveis bióticas e abióticas.

Com relação as escalas, escalas de amostragem com diferentes tamanhos frequentemente resultam em variações de diferentes métricas de biodiversidade. Chase and Knight, 2013, atribuíram estas variações às mudanças nas abundâncias relativas, absolutas e na agregação de espécies, que são influenciadas pelo tamanho da amostra e extensão espacial da amostragem. Isso foi observado na comparação entre as escalas amostrais de ambos os países, pois a abundância dos grupos foi relativamente maior nos setores, conforme mostrado pelas análises. Adicionalmente, o esperado para escalas espaciais mais restritas é a existência de fatores mais localizados atuando sobre a estruturação de comunidades (Coulson, Hodkinson and Webb, 2003). Para escalas maiores, a tendência é que se observem padrões mais generalizados e menos refinados (Fleishman, Betrus and Blair, 2003). Estas duas tendências foram corroboradas pelos resultados deste trabalho, onde quatro variáveis foram incluídas no modelo em microescala e somente uma (na Namíbia) e duas (no Brasil) foram incluídas nos modelos em mesoescala. Estudos em escalas espaciais mais restritas podem apresentar resultados ambíguos quando comparados entre si, pois os padrões observados tornam-se mais heterogêneos e as interações entre as espécies ficam mais evidentes (Ricklefs, 1987; Kotliar and Wiens, 1990). No entanto, os resultados mostraram padrões muito similares quando os modelos de microescala foram comparados, onde houve a manutenção de três variáveis em ambas as regiões: “Distância entre cavernas”, “Temperatura” e “Umidade relativa”.

As condições ambientais das duas regiões amostradas neste estudo resultam de um longo histórico de eventos paleoclimáticos que moldaram suas atuais configurações de paisagem. Geologicamente, a Gondwana possuía uma grande bacia sedimentar (Cráton Congo-São Francisco), a qual se dividiu entre os dois continentes (Evans *et al.*, 2016). Os relevos cársticos onde se inserem as cavernas coletadas pertencem aos remanescentes dessa grande bacia, sendo datados a era Neoproterozóica (Alkmim and Martins-Neto, 2012; Goudie and Viles, 2015). Porém, a formação destas cavernas é associada ao terciário ou a períodos mais antigos (no caso as de origens hipogênicas) (Marais, Martini and Irish, 1995; Auler and Smart, 2002), permitindo desde então a colonização por diferentes grupos epígeos (Yoshizawa *et al.*, 2019). No contexto dos biomas, a distribuição atual das formações úmidas e secas nos dois continentes foi altamente influenciada por flutuações paleoclimáticas, as quais promoveram expansões alternadas das mesmas (Axelrod and Raven, 1978; Sobral-Souza, Lima-Ribeiro and Solferini, 2015). Nas formações secas, a distribuição de muitos grupos de organismos foi diretamente afetada por essas transformações (Zanella, 2011). Hoje,

os dois continentes compartilham diversas famílias e gêneros remanescentes de distribuições pretéritas e refletem as pressões seletivas que moldaram sua distribuição desde a vicariância (Axelrod and Raven, 1978; Sharratt, Picker and Samways, 2000; Zanella, 2011; Yoshizawa *et al.*, 2018, 2019; Magalhaes *et al.*, 2019). Particularmente na África austral, há grupos onde a riqueza de espécies aumenta consideravelmente em relação a outras formas de vida conforme as condições tornam-se cada vez mais adversas (Somme, 1995). Mais especificamente na Namíbia, suas regiões áridas e semiáridas mantêm as maiores taxas de endemismos do país (Simmons *et al.*, 1998). No caso dos invertebrados, isso só é possível devido as adaptações apresentadas pelos artrópodes de ambientes xéricos, onde eles apresentam elevadas tolerâncias à dessecação e baixo conteúdo corporal de água quando comparados a representantes de outras regiões (Somme, 1995). Por exemplo, grupos como a família de besouros Tenebrionidae são altamente diversificados e abundantes nas regiões mais secas da Namíbia quando comparada a outras regiões mais úmidas (Koch, 1962).

Dois exemplos de grupos atualmente bastante estudados e que foram coletados nas cavernas das duas regiões fortalecem o contexto das distribuições limitadas pelas condições ambientais. O primeiro é o caso dos psocopteros da tribo Sensitibillini, representada pelos gêneros *Afrotrogl*a e *Sensitibilla* (Sul da África) e *Neotrogl*a (Nordeste do Brasil). Evidências moleculares indicam que o grupo ancestral dessa tribo divergiu no cretáceo inferior (127.2 Ma), quando possuía uma distribuição na porção oeste da Gondwana, se separando em função da divergência tectônica dos continentes Africano e Sul Americano (Yoshizawa *et al.*, 2019). Dados geológicos indicam que o clima na antiga área ocupada pelos ancestrais de Sensitibillini variava do árido ao semiárido (Rees *et al.*, 2002). Acredita-se que este foi um fator determinante para a seleção de pré-adaptações a ambientes oligotróficos e que convergiram em estruturas semelhantes nas espécies atuais, relictas a regiões áridas e semiáridas nos dois continentes (Yoshizawa *et al.*, 2018, 2019). Hoje, as espécies da tribo são encontradas em cavernas calcárias secas e muito oligotróficas, cuja colonização decorreu muito provavelmente no Quaternário (Yoshizawa *et al.*, 2018, 2019). O segundo exemplo é o caso da subfamília Sicariinae, com os gêneros *Sicarius* (Nordeste do Brasil e Andes) e *Hexophthalma* (Sul da África). Dados moleculares mostram que a segregação dos dois gêneros ocorreu há cerca de 90 Ma, próxima à separação final da Gondwana (Magalhaes *et al.*, 2019). Desde então, o grupo manteve-se confinado às regiões mais xéricas dos dois continentes e hoje mantém distribuições desconexas que foram moldadas pelas transformações paisagísticas em grandes escalas espaciais (Magalhaes *et al.*, 2019). Muito

embora inexistentem estudos moleculares ou filogeográficos (como os anteriormente citados) para a maioria dos grupos “equivalentes” encontrados nas cavernas do Brasil e da Namíbia, é plausível assumir que grupos ancestrais de várias destas espécies (cujas famílias são compartilhadas) podem ter sido selecionadas por condições xéricas pretéritas. Tais condições, por sua vez, podem ter selecionado caracteres pré-adaptativos que favoreceram sua posterior colonização e estabelecimento em habitats subterrâneos secos e fortemente oligotróficos.

Especificamente para cavernas, mesmo que suas condições climáticas sejam mais estáveis em relação a superfície, elas ainda apresentam certa ciclicidade na variação destes parâmetros (Mammola and Isaia, 2018), o que por sua vez pode alterar a distribuição da sua fauna (Ferreira *et al.*, 2015). É evidente que certos grupos adequam suas ocupações num ambiente cavernícola conforme a variação das condições microclimáticas em longos períodos (Ferreira *et al.*, 2015). Apesar das observações aqui apresentadas serem resultado de um único evento amostral em cada região, é notável a repetição de padrões muito semelhantes com relação as variáveis climáticas. Em geral, além da estabilidade climática, ambientes cavernícolas tendem a ser afóticos, ter produtividade primária reduzida e conseqüentemente, tem uma tendência à oligotrofia (Culver and Pipan, 2009). Essas condições compreendem importantes filtros ambientais, determinando quais grupos epígeos serão capazes de colonizar e se estabelecer em habitats subterrâneos (Mammola *et al.*, 2020). Mesmo que as condições no ambiente cavernícola sejam favoráveis à ocorrência de certos grupos, a competição e a predação podem limitar o nicho realizado dos organismos (Novak *et al.*, 2010). Como consequência desses fatores bióticos e abióticos, em geral as cavernas apresentam comunidades muito simplificadas, basicamente compostas por organismos detritívoros generalistas e predadores (Gibert and Deharveng, 2002). Junto a essa simplicidade trófica, grande parte dos organismos que as habitam são troglófilos e troglóxenos mesclando populações oriundas do meio epígeo e subterrâneo (Prous, Lopes Ferreira and Parentoni Martins, 2004; Prous, Ferreira and Jacobi, 2015). Assim, as comunidades cavernícolas são muito dependentes do pool regional de espécies, pois, apresentam subamostras filtradas dos grupos relacionados da superfície (Mammola, 2018). Conseqüentemente, pode-se assumir que cavernas de diferentes regiões poderão mostrar relações importantes com as características ambientais que moldaram a distribuição de espécies das regiões onde se inserem (Bregović and Zigmajster, 2016; Christman *et al.*, 2016).

Neste contexto, a condição semiárida das duas regiões somada à elevada oligotrofia das cavernas avaliadas e suas extensões predominantemente secas, parecem ter sido os fatores

chave para a composição e estruturação das comunidades encontradas. Desta forma, as próprias composições das comunidades destas cavernas apresentaram um elevado grau de semelhança quando as famílias compartilhadas foram consideradas. Por outro lado, observando a composição geral, o grupo mais abundante (em média nos setores) foi Orthoptera, com grandes populações de grilos observados nas cavernas do Brasil (Ensifera: Phalangopsidae) e da Namíbia (Ensifera: Mogoplistidae). Estes grupos foram encontrados associados a grandes manchas de detritos orgânicos, como guano de morcegos (no Brasil e na Namíbia) e fezes de babuíno (na Namíbia). Estas observações corroboram com a literatura, que trata estas famílias como sendo de detritívoros generalistas (Castro-Souza, Zefa and Ferreira, 2017; Dusoulier, 2017). Colêmbolos, que são decompositores muito comuns em cavernas raramente foram encontrados nas amostragens realizadas. Os predadores foram majoritariamente representados por aranhas das famílias Pholcidae, Sicariidae, Theridiidae e Oecobidae. Sicariidae, em especial, esteve representada nestas regiões por grandes populações de espécies dos gêneros *Loxosceles* (Brasil e Namíbia), *Sicarius* (Brasil) e *Hexophthalma* (Namíbia). Segundo a literatura, as espécies destes gêneros são filogeneticamente relacionadas, tendo a distribuição de seus ancestrais sido separada pelos eventos de vicariância da Gondwana (Binford *et al.*, 2008; Magalhaes, Brescovit and Santos, 2017; Magalhaes *et al.*, 2019). No sedimento arenoso e seco das cavernas, foram encontradas larvas predadoras de Neuroptera (Myrmeleontidae no Brasil e Nempteridae na Namíbia) construindo o mesmo tipo de armadilhas em forma de sifão para a captura das presas, hábitos comuns a ambos os grupos (Mansell, 1980; Miller and Stange, 2012). Assim, ainda que representadas por espécies diferentes devido ao longo período de isolamento, os grupos compartilhados mantiveram proporções similares nas comunidades avaliadas, inclusive mantendo certos hábitos tróficos.

O fato de muitos dos grupos encontrados neste estudo terem aparentemente evoluído sob condições de stress hídrico acentuado, pode indicar que muitas das espécies atuais encontradas nestas cavernas ainda exibam preferências por condições similares às que seus ancestrais estavam sujeitos no ambiente externo. Neste sentido, há indícios de que houve uma convergência da história evolutiva destas comunidades, onde aparentemente ocorreu a manutenção do nicho de diversos grupos (Peterson, Soberón and Sánchez-Cordero, 1999; Wiens and Graham, 2005). Desta maneira, apesar da grande distância geográfica, estas comunidades mostraram ter sido estruturadas por condições ambientais similares. Isto corrobora também com a hipótese de que áreas com condições físicas semelhantes podem

resultar em comunidades com atributos equivalentes, em conformidade com os limites impostos pelas condições locais (Ricklefs, 1987; Barry Cox, Moore and Ladle, 2016). Portanto, as cavernas podem apresentar comunidades que não só estão evoluindo sob condições intrínsecas às regiões onde se encontram. Suas comunidades também podem mostrar-se similares às de outras regiões no planeta com condições ambientais semelhantes e com passado biogeográfico relacionado.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradecimentos ao professor Grzegorz Kopij e sua imprescindível ajuda para a execução do projeto na Namíbia. A Rafaela Bastos Pereira pelo apoio nas coletas na Namibia e a Vitor Gabriel Pereira Junta no Brasil. Aos amigos e família pela disponibilização de recursos financeiros, os quais foram fundamentais para a viabilização da viagem à África.

## **INTERESSES CONCORRENTES**

Os autores declaram não ter interesses concorrentes.

## **CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES**

DAA, RLF e MSS formularam as hipóteses e o delineamento experimental. DAA e RLF participaram da elaboração do manuscrito e contribuíram para os elementos abordados na discussão. GK possibilitou a visita, apoio as coletas, licenças e a logística na Namibia.

## **REFERÊNCIAS**

- Alessio, B. L. *et al.* (2019) ‘Neoproterozoic tectonic geography of the south-east Congo Craton in Zambia as deduced from the age and composition of detrital zircons’, *Geoscience Frontiers*. Elsevier Ltd, 10(6), pp. 2045–2061. doi: 10.1016/j.gsf.2018.07.005.
- Alkmim, F. F. and Martins-Neto, M. A. (2012) ‘Proterozoic first-order sedimentary sequences of the São Francisco craton, eastern Brazil’, *Marine and Petroleum Geology*. Elsevier Ltd, 33(1), pp. 127–139. doi: 10.1016/j.marpetgeo.2011.08.011.
- Anderson, M. J., Gorley, R. N. and Clarke, K. R. (2008) *Permanova+ for Primer: Guide to Software and Statistical Methods*. 1st edn. Plymouth: Primer-E Ltd.
- Auler, A. S. and Smart, P. L. (2002) ‘Toca da Boa Vista ( Campo Formoso ), BA A maior caverna do hemisfério sul’, *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*, pp. 443–452.

- Axelrod, D. I. and Raven, P. H. (1978) ‘Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa’, in Werger, M. J. A. (ed.) *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. 1st edn. Dr W. Junk by Publishers The Hague, pp. 77–130.
- Badino, G. (2010) ‘Underground Meteorology - “ What ’ S the Weather Underground ?”’, *Acta Carsologica*, 39(3), pp. 427–448.
- Barr, Thomas, C. (1968) ‘Cave ecology and the evolution of troglobites’, in Dobzhansky, T., Hecht, M. K., and Steere, W. C. (eds) *Evolutionary Biology*. 1st edn. Boston: Springer, pp. 35–102.
- Barry Cox, C., Moore, P. D. and Ladle, R. J. (2016) ‘Patterns of Distribution: Finding a Home’, in Barry Cox, C., Moore, P. D., and Ldle, R. J. (eds) *Biogeography, An Ecological and Evolutionary Approach*. 9th edn. Chichester: Wiley Blackwell, pp. 33–88.
- Beck, H. E. *et al.* (2018) ‘Present and future köppen-geiger climate classification maps at 1-km resolution’, *Scientific Data*. The Author(s), 5, pp. 1–12. doi: 10.1038/sdata.2018.214.
- Binford, G. J. *et al.* (2008) ‘Phylogenetic relationships of *Loxosceles* and *Sicarius* spiders are consistent with Western Gondwanan vicariance’, *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Elsevier Inc., 49(2), pp. 538–553. doi: 10.1016/j.ympev.2008.08.003.
- Bregović, P. and Zagamajster, M. (2016) ‘Understanding hotspots within a global hotspot – identifying the drivers of regional species richness patterns in terrestrial subterranean habitats’, *Insect Conservation and Diversity*, 9(4), pp. 268–281. doi: 10.1111/icad.12164.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (2004) ‘Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection’, *Sociological Methods and Research*, 33(2), pp. 261–304. doi: 10.1177/0049124104268644.
- Cardinale, B. J., Palmer, M. A. and Collins, S. L. (2002) ‘Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation’, *Nature*, 415(6870), pp. 426–429. doi: 10.1038/415426a.
- Castro-Souza, R. A., Zefa, E. and Ferreira, R. L. (2017) ‘Two new species of cave crickets Endecous (Notoendecous) Gorochov, 2014(Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) from northeastern Brazil’, *Zootaxa*, 4318(3), pp. 474–498. doi: 10.11646/zootaxa.4318.3.3.
- Chase, J. M. and Knight, T. M. (2013) ‘Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on

biodiversity: Why standardised sampling is not enough’, *Ecology Letters*, 16(SUPPL.1), pp. 17–26. doi: 10.1111/ele.12112.

Christman, M. C. *et al.* (2016) ‘Predicting the occurrence of cave-inhabiting fauna based on features of the earth surface environment’, *PLoS ONE*, 11(8). doi: 10.1371/journal.pone.0160408.

Clarke, K. R. and Gorley, R. N. (2006) *Primer v6: User Manual/Tutorial*. 1st edn. Primer-E Ltd.

Coulson, S. J., Hodkinson, I. D. and Webb, N. R. (2003) ‘Microscale distribution patterns in high Arctic soil microarthropod communities: The influence of plant species within the vegetation mosaic’, *Ecography*, 26(6), pp. 801–809. doi: 10.1111/j.0906-7590.2003.03646.x.

Culver, D. C. and Pipan, T. (2009) *The Biology of caves and Other Subterranean habitats*. New York: Oxford University Press.

Dinerstein, E. *et al.* (2017) ‘An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm’, *BioScience*, 67(6), pp. 534–545. doi: 10.1093/biosci/bix014.

Dusoulier, F. (2017) ‘Redécouverte du Grillon maritime *Pseudomogoplistes squamiger* (Orthoptera : Mogoplistidae) sur le territoire du Parc national de Port-Cros (département du Var, France) et premiers éléments de recherches sur son écologie’, *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 31, pp. 81–103.

Evans, D. A. D. *et al.* (2016) ‘Return to Rodinia? Moderate to high palaeolatitude of the São Francisco/Congo craton at 920 Ma’, *Geological Society Special Publication*, 424(1), pp. 167–190. doi: 10.1144/SP424.1.

Ferreira, R. L. *et al.* (2015) ‘Spatial and temporal fluctuations of the abundance of neotropical cave-dwelling moth *Hypena* sp. (Noctuidae, Lepidoptera) influenced by temperature and humidity’, *Subterranean Biology*, 16(1), pp. 47–60. doi: 10.3897/subtbiol.16.5137.

Fleishman, E., Betrus, C. J. and Blair, R. B. (2003) ‘Effects of spatial scale and taxonomic group on partitioning of butterfly and bird diversity in the Great Basin, USA’, *Landscape Ecology*, 18(7), pp. 675–685. doi: 10.1023/B:LAND.0000004183.82140.48.

GIBERT, J. and DEHARVENG, L. (2002) ‘Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity’, *BioScience*, 52(6), pp. 473–481. doi: 10.1641/0006-

3568(2002)052[0473:seatfb]2.0.co;2.

Goudie, A. and Viles, H. (2015) 'Etosha Pan and the Karstveld', in Migon, P. (ed.) *Landscapes and Landforms of Namibia*. 1st edn. Wroclaw: Springer, pp. 61–66.

Hubbell, S. P. (2005) 'Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence', *Functional Ecology*, 19(1), pp. 166–172. doi: 10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x.

Hughes, R. M. and Peck, D. V. (2008) 'Acquiring data for large aquatic resource surveys: the art of compromise among science, logistics, and reality', *Journal of the North American Benthological Society*, 27(4), pp. 837–859. doi: 10.1899/08-028.1.

Johnson, J. B. and Omland, K. S. (2004) 'Model selection in ecology and evolution', *Trends in Ecology and Evolution*, 19(2), pp. 101–108. doi: 10.1016/j.tree.2003.10.013.

Koch, C. (1962) 'The Tenebrionidae of Southern Africa, XXXI. Comprehensive notes on the tenebrionid fauna of the Namib Desert', *Annals of the Transvaal Museum*, 24, pp. 61–106.

Kotliar, N. B. and Wiens, J. A. (1990) 'Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure : A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity', *Oikos*, 59(2), pp. 253–260.

Landrum, J. V. (2002) 'Four succulent families and 40 million years of evolution and adaptation to xeric environments: What can stem and leaf anatomical characters tell us about their phylogeny?', *Taxon*, 51(3), pp. 463–473. doi: 10.2307/1555064.

Magalhaes, I. L., Brescovit, A. and Santos, A. (2017) 'Phylogeny of Sicariidae spiders (Araneae: Haplogynae), with a monograph on Neotropical Sicarius', *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179(4), pp. 767–864. doi: 10.1111/zoj.12442.

Magalhaes, I. L. F. *et al.* (2019) 'Phylogeny of Neotropical Sicarius sand spiders suggests frequent transitions from deserts to dry forests despite antique, broad-scale niche conservatism', *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Elsevier, 140(December 2018), p. 106569. doi: 10.1016/j.ympev.2019.106569.

Mammola, S. (2018) 'Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White', *Ecography*, 41(7), pp. 1–21. doi: 10.1111/ecog.03905.

Mammola, S. *et al.* (2019) 'Local-versus broad-scale environmental drivers of continental  $\beta$ -

- diversity patterns in subterranean spider communities across Europe’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1914). doi: 10.1098/rspb.2019.1579.
- Mammola, S. *et al.* (2020) ‘Environmental filtering and convergent evolution determine the ecological specialisation of subterranean spiders’, *Functional Ecology*. doi: 10.1111/1365-2435.13527.
- Mammola, S. and Isaia, M. (2018) ‘Day-night and seasonal variations of a subterranean invertebrate community in the twilight zone’, *Subterranean Biology*, 27, pp. 31–51. doi: 10.3897/SUBTBIOL.27.28909.
- Mansell, M. W. (1980) ‘The Crocinae of southern Africa ( Neuroptera : Nemopteridae ). 1 . The genera Laurhervasia Navas and Thysanocroce Withycom’, *J. ent. Soc. sth. Afr.*, 43(2), pp. 341–365.
- Marais, E., Martini, J. and Irish, J. (1995) ‘Gaub As ( Namibie occidentale ) Une grotte dans de la dolomie megacristalline hydrothermale’, *KARSTOLOGIA*, 25, pp. 51–54.
- McCune, B. and Grace, J. B. (2002) ‘Distance Measures’, in McCune, B. and Grace, J. B. (eds) *Analysis of Ecological Communities*. 1st edn. Gleneden Beach: MjM, pp. 45–57.
- Merkel, A. (2019) *Climate-Data.org*. Available at: <https://pt.climate-data.org/>.
- Miller, R. B. and Stange, L. A. (2012) ‘The cave mouth antlions of Australia (Neuroptera: Myrmeleontidae)’, *Insecta Mundi*, 250, pp. 1–65.
- Novak, T. *et al.* (2010) ‘Niche partitioning in orbweaving spiders *Meta menardi* and *Metellina merianae* (Tetragnathidae)’, *Acta Oecologica*, 36(6), pp. 522–529. doi: 10.1016/j.actao.2010.07.005.
- Oliver, I. and Beattie, A. J. (1996) ‘Invertebrate Morphospecies as Surrogates for Species: A Case Study’, *Conservation Biology*, 10(1), pp. 99–109. doi: 10.1046/j.1523-1739.1996.10010099.x.
- Peterson, A. T., Soberón, J. and Sánchez-Cordero, V. (1999) ‘Conservatism of ecological niches in evolutionary time’, *Science*, 285(5431), pp. 1265–1267. doi: 10.1126/science.285.5431.1265.
- Poulson, T. L. and White, W. B. (1969) ‘The Cave Environment’, *Science*, 229(4719), pp.

971–981.

Prous, X., Ferreira, R. L. and Jacobi, C. M. (2015) ‘The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave’, *International Journal of Speleology*, 44(2), pp. 177–189. doi: 10.5038/1827-806X.44.2.7.

Prous, X., Lopes Ferreira, R. and Parentoni Martins, R. (2004) ‘Ecotone delimitation: Epigeal-hypogean transition in cave ecosystems’, *Austral Ecology*, 29(4), pp. 374–382. doi: 10.1111/j.1442-9993.2004.01373.x.

Rees, P. M. *et al.* (2002) ‘Permian Phytogeographic Patterns and Climate Data / Model Comparisons’, *The Journal of Geology*, 110(1), pp. 1–31.

Ricklefs, R. E. (1987) ‘Community diversity: relative roles of local and regional processes.’, *Science*, 235(4785), pp. 167–171. doi: 10.1126/science.235.4785.167.

Ricklefs, R. E. (2004) ‘A comprehensive framework for global patterns in biodiversity’, *Ecology Letters*, 7(1), pp. 1–15. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x.

Sharratt, N. J., Picker, M. D. and Samways, M. J. (2000) ‘The invertebrate fauna of the sandstone caves of the Cape Peninsula (South Africa): Patterns of endemism and conservation priorities’, *Biodiversity and Conservation*, 9(1), pp. 107–143. doi: 10.1023/A:1008968518058.

Shumchenia, E. J. and King, J. W. (2010) ‘Comparison of methods for integrating biological and physical data for marine habitat mapping and classification’, *Continental Shelf Research*. Elsevier, 30(16), pp. 1717–1729. doi: 10.1016/j.csr.2010.07.007.

Simmons, R. E. *et al.* (1998) ‘Endemism in Namibia: Patterns, processes and predictions’, *Biodiversity and Conservation*, 7(4), pp. 513–530. doi: 10.1023/A:1008879712736.

Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M. S. and Solferini, V. N. (2015) ‘Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling’, *Evolutionary Ecology*. Springer International Publishing, 29(5), pp. 643–655. doi: 10.1007/s10682-015-9780-9.

Somme, L. (1995) *Invertebrates in Hot and Cold Arid Environments*. 1st edn. Edited by L. Somme. Berlin: Springer.

- Souza-silva, M. and Ferreira, R. L. (2014) ‘Loxosceles spiders ( Araneae : Sicariidae ) preying on invertebrates in Brazilian caves’, *Speleobiology Notes*, 6, pp. 27–32.
- Stein, A., Gerstner, K. and Kreft, H. (2014) ‘Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales’, *Ecology Letters*, 17(7), pp. 866–880. doi: 10.1111/ele.12277.
- Stern, D. L. (2013) ‘The genetic causes of convergent evolution’, *Nature Reviews Genetics*. Nature Publishing Group, 14(11), pp. 751–764. doi: 10.1038/nrg3483.
- Tews, A. J. *et al.* (2004) ‘Animal Species Diversity Driven by Habitat Heterogeneity/ Diversity: The Importance of Keystone Structures’, 31(1), pp. 79–92.
- Wiens, J. J. and Graham, C. H. (2005) ‘Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology’, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, pp. 519–539. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431.
- Wynne, J. J. *et al.* (2019) ‘Fifty years of cave arthropod sampling: Techniques and best practices’, *International Journal of Speleology*, 48(1), pp. 33–48. doi: 10.5038/1827-806X.48.1.2231.
- Yoshizawa, K. *et al.* (2018) ‘Independent origins of female penis and its coevolution with male vagina in cave insects (Psocodea: Prionoglarididae)’, *Biology Letters*, 14(11). doi: 10.1098/rsbl.2018.0533.
- Yoshizawa, K. *et al.* (2019) ‘Cave insects with sex-reversed genitalia had their most recent common ancestor in West Gondwana (Psocodea: Prionoglarididae: Speleketorinae)’, *Entomological Science*, pp. 334–338. doi: 10.1111/ens.12374.
- Zanella, F. C. V. (2011) ‘Evolução da Biota da Diagonal de Formações Abertas Secas da América do Sul’, in Carvalho, C. J. B. and Almeida, E. A. B. (eds) *Biogeografia da América do Sul : padrões e processos*. 1st edn. São Paulo: Roca, pp. 198–221.

## FIGURAS

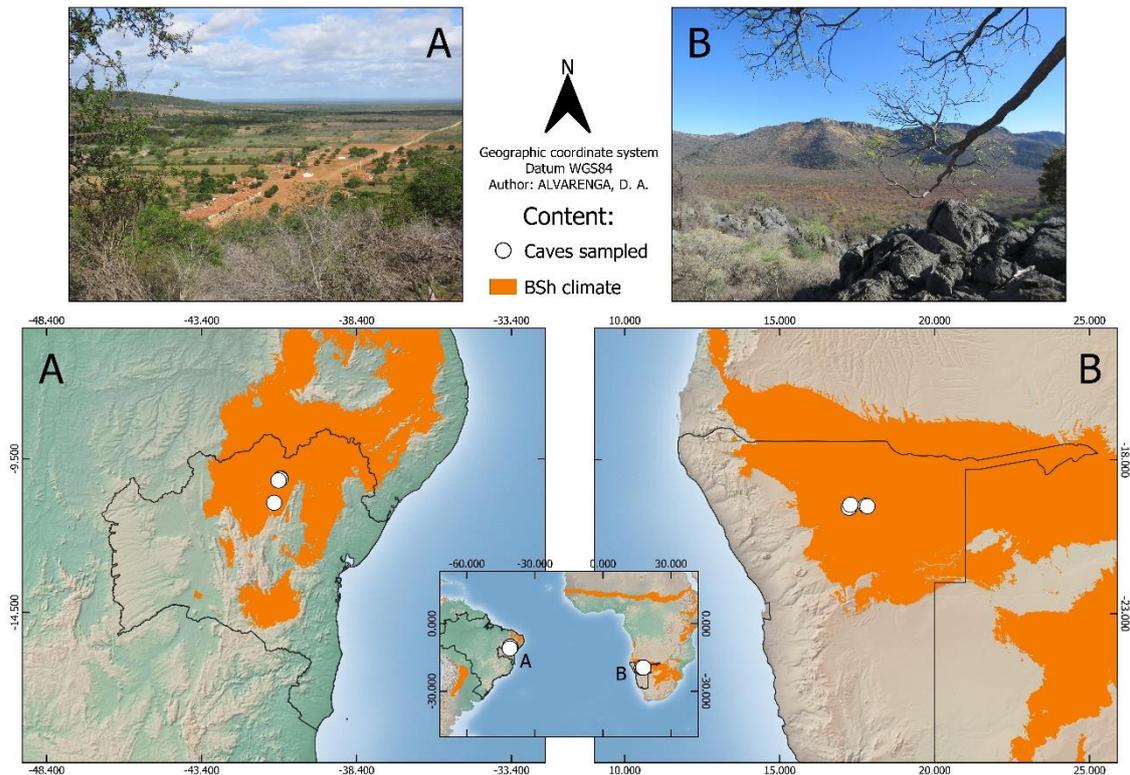


Figura 1: Mapa com a localização das cavidades amostradas no estado da Bahia, Brasil (A) e no norte da Namíbia (B), mostrando seu posicionamento em regiões semi-áridas dos dois países. As fotos acima foram retiradas próximas as cavernas amostradas nas duas regiões, mostrando a condição xérica prevalente.

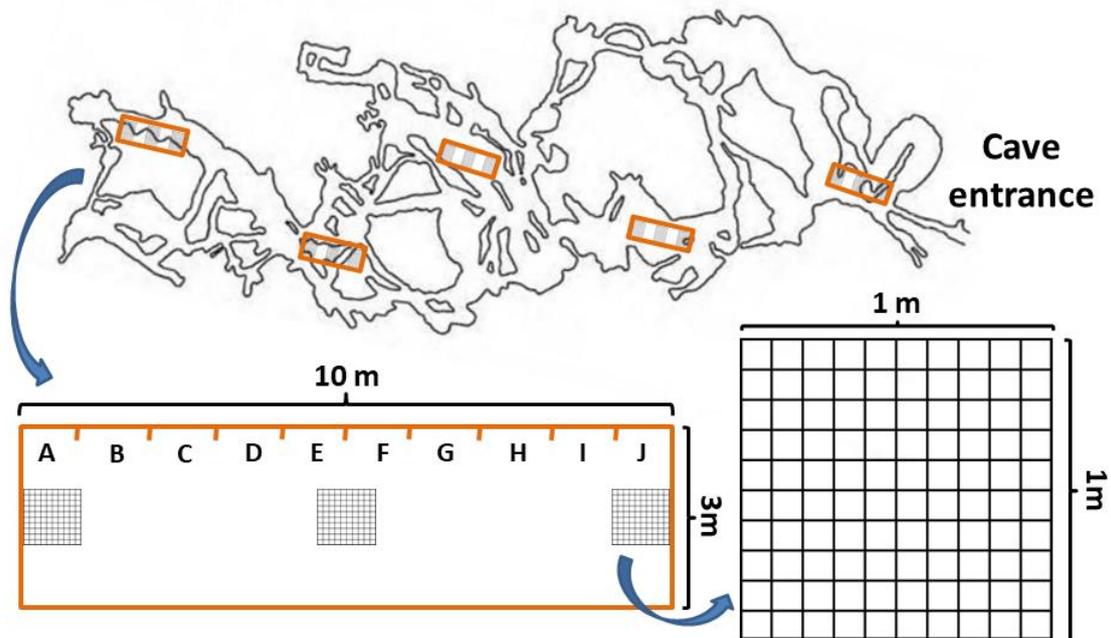


Figura 2: Esquema mostrando a distribuição das unidades amostrais numa caverna hipotética. Conforme mostrado, os quadrantes estão localizados dentro dos setores, configurando assim um desenho amostral hierárquico.

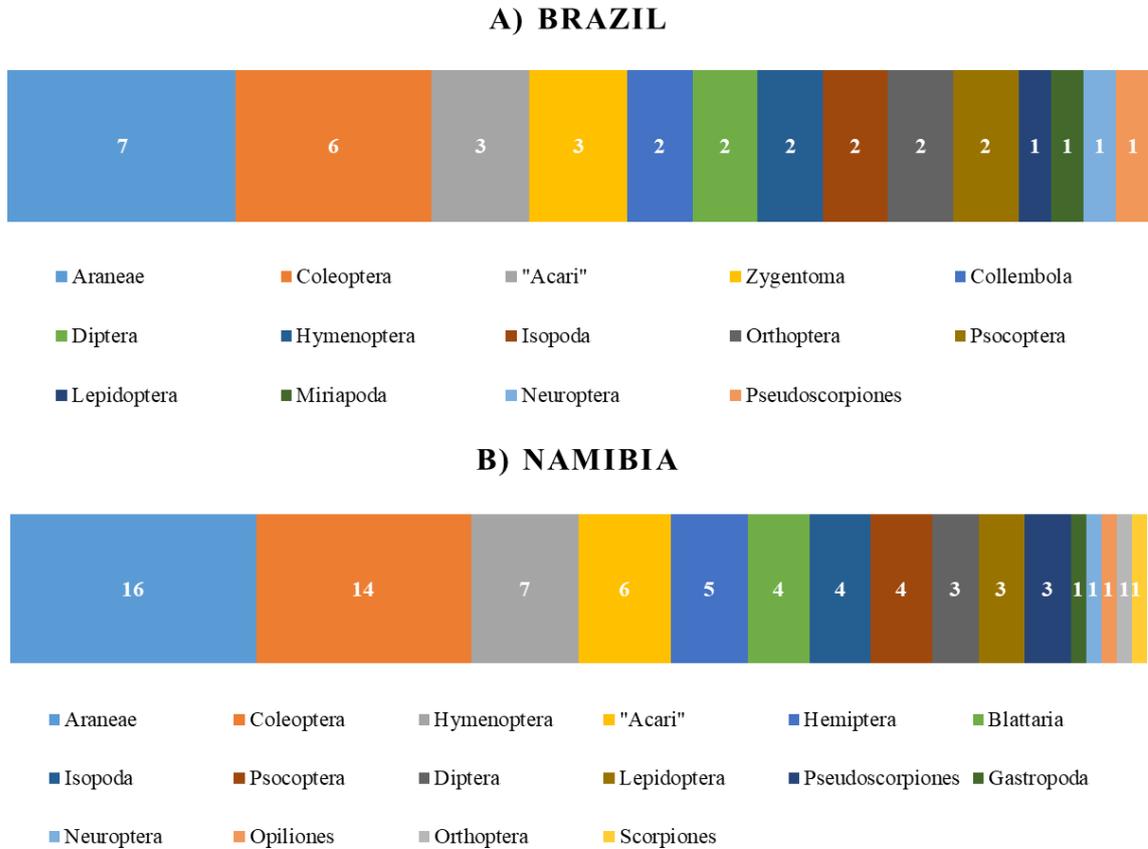


Figura 3: Proporção de espécies das ordens encontradas nas coletas nas cavernas do Brasil (a) e da Namíbia (b) (“Acari” é um termo generico que designa aproximadamente 6 ordens).

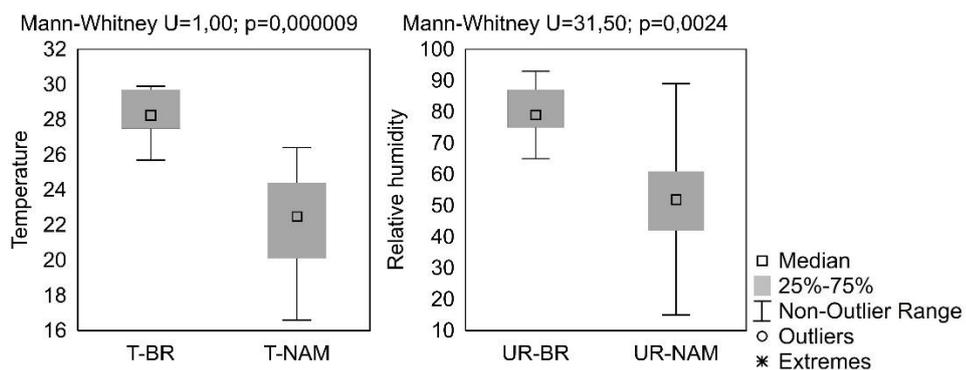


Figura 4: Box-plots mostrando as diferenças entre as médias de temperatura e umidade relativa encontradas a partir das suas aferições nas unidades amostrais. O teste de Mann-Whitney evidenciou diferenças significativas entre as médias dessas variáveis nos dois países.

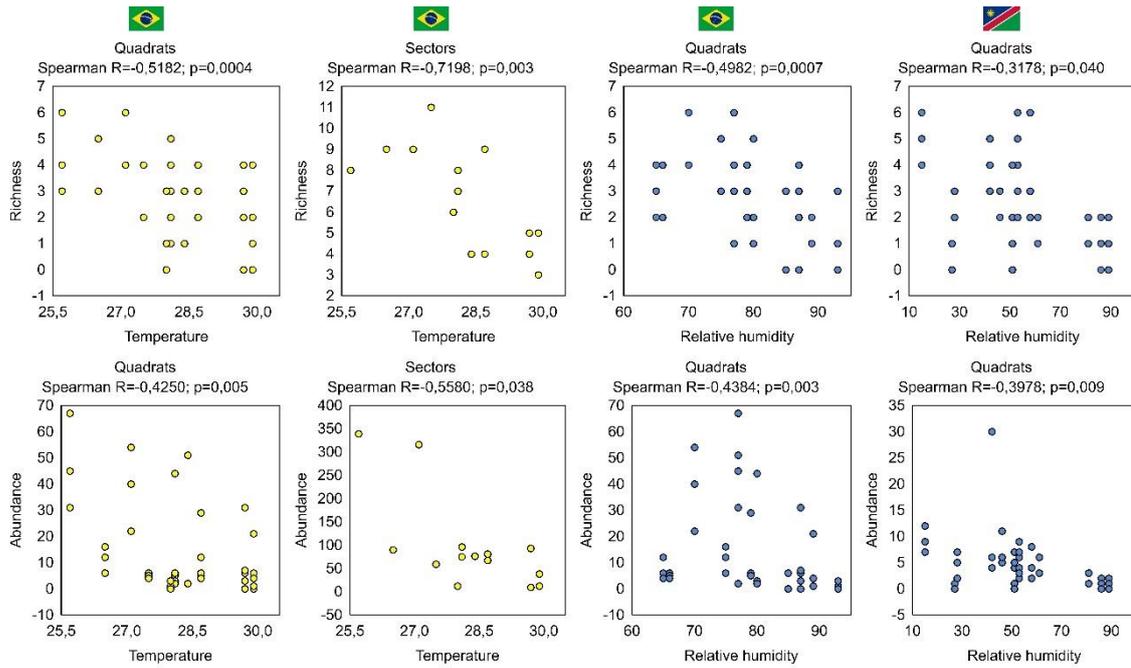


Figura 5: Scatterplots com as correlações de Spearman mostrando as relações significativas entre as variações da temperatura (pontos amarelos) e umidade relativa (pontos azuis) com a riqueza e abundância total nos quadrantes e setores das cavernas dos dois países.



Figura 6: Alguns dos grupos compartilhados ou equivalentes\* amostrados nas cavernas dos dois países, sendo a esquerda no Brasil e a direita na Namíbia: A=Araneae: Pholcidae; B=Araneae: Oecobiidae; C=Araneae: Theridiidae; D=Araneae: Sicariidae, *Loxosceles*; E=Araneae: Sicariidae, *Sicarius* (Brasil) e Araneae: Sicariidae, *Hexophthalma* (Namíbia); F= Psocoptera: Prionoglaridiidae, *Neotrogla* (Brasil) e Psocoptera: Prionoglaridiidae, *Afrotrogla* (Namíbia) G\*=Neuroptera: Myrmeleontidae (Brasil) e Neuroptera: Nempteridae (Namíbia); H=Coleoptera: Carabidae; I=Orhoptera: Phalangopsidae; J=Orthoptera: Mogoplistidae.

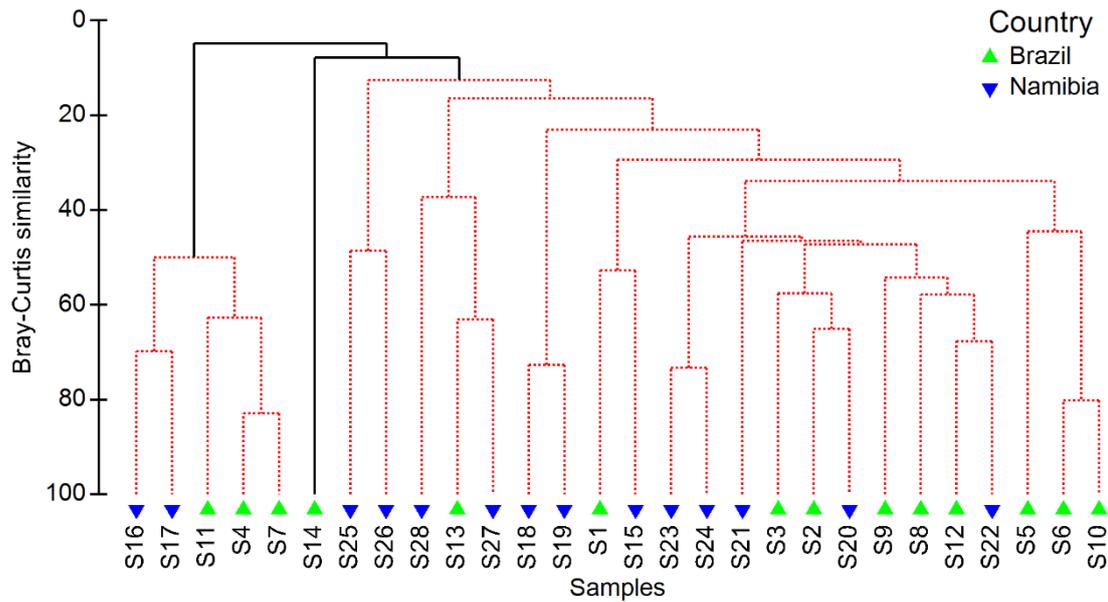


Figura 7: Similaridade entre os setores com base nas abundâncias de indivíduos pertencentes as famílias compartilhadas entre as duas regiões. As ramificações em vermelho indicam agrupamentos com separação não significativa, indicando que houve a manutenção das proporções destes grupos compartilhados em grande parte das amostras (Simprof:  $p > 5\%$  após 999 permutações).

## TABELAS

Tabela 1: Localização das cavernas coletadas e o número de amostras em microescala (Quadrantes) e mesoescala (Setores).

País	Caverna	Localização (GD: Long; Lat)	Quadrantes	Setores
Brasil	Toca dos Ossos	-41,057631; -10,930792	9	3
	Toca do Morrinho	-40,918481; -10,209378	12	4
	Toca da Barriguda	-40,852307; -10,140677	15	5
	Toca da Boa Vista	-40,861135; -10,160469	6	2
Namíbia	Ghaub cave	17,778527; -19,48413	9	3
	Buschman cave	17,247542; -19,555348	3	1
	Marchen cave	17,235511; -19,556907	6	2
	Uhleinhorst cave	17,234877; -19,554449	6	2
	Porkupine cave	17,235623; -19,553284	6	2
	Aigamas cave	17,28311; -19,4598	6	2
	Scorpions Maze cave	17,826814; -19,506089	6	2
<b>Total</b>	-	-	84	28

Tabela 2: Resultados do DistLM para os conjuntos de quadrantes e quadrantes+setores, mostrando as influências das variáveis ambientais sobre a composição de espécies (dist=Distância entre cavernas; RU=Umidade relativa; T=Temperatura; ET=Espeleotemas; ED=Distância da entrada da caverna).

Brasil							
Amostra	Group	AICc	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	Cumul.
Quadrantes	+dist	<b>344,08</b>	34833	5,2409	0,001	0,21183	0,21183
	+RU	<b>342,66</b>	11404	3,6663	0,001	6,94E-02	0,28118
	+T	<b>342,58</b>	7286,6	2,4308	0,01	4,43E-02	0,3255
	+ET	<b>342,4</b>	7419,8	2,5809	0,008	4,51E-02	0,37062

<b>Quadrantes+setores</b>	+dist	<b>112,61</b>	15175	3,4897	0,001	0,38819	0,38819
	+RU	<b>112,25</b>	6445,9	3,6897	0,001	0,1649	0,55309
<b>Namibia</b>							
<b>Amostra</b>	<b>Group</b>	<b>AICc</b>	<b>SS(trace)</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P</b>	<b>Prop.</b>	<b>Cumul.</b>
<b>Quadrantes</b>	+dist	<b>350,63</b>	33497	4,3129	0,001	0,18112	0,18112
	+T	<b>349,08</b>	13731	3,7888	0,001	7,42E-02	0,25536
	+RU	<b>348,06</b>	11331	3,3173	0,001	6,13E-02	0,31663
	+ED	<b>347,08</b>	10700	3,3295	0,001	5,79E-02	0,37448
<b>Quadrantes+setores</b>	+RU	<b>116,86</b>	9564	2,7963	0,001	0,18899	0,18899

Tabela 3: Famílias responsáveis por 90% da dissimilaridade média entre as amostragens em micro e mesoescala para as cavernas do Brasil.

Famílias	Quadrats Av.Abund	Sectors Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
<b>Phalangopsidae</b>	0,86	3,25	16,04	1,06	21,63	21,63
<b>Lepismatidae</b>	0,89	3	9,73	0,94	13,11	34,74
<b>Sicariidae</b>	0,55	2,35	9,55	1,37	12,88	47,62
<b>Theridiidae</b>	0,55	1,99	8,3	0,85	11,19	58,81
<b>Mogoplistidae</b>	0,53	2,04	5,28	0,7	7,12	65,92
<b>Entomobryidae</b>	0,07	0,34	4,05	0,52	5,46	71,39
<b>Argasidae</b>	0,21	0,72	3,9	0,91	5,25	76,64
<b>Carabidae</b>	0,08	0,24	2,79	0,55	3,76	80,4
<b>Oecobidae</b>	0,16	0,36	2,26	0,56	3,05	83,45
<b>Prodidomidae</b>	0,41	1,39	1,7	0,43	2,29	85,74
<b>Nicoletiidae</b>	0	0,14	1,65	0,39	2,23	87,96
<b>Pholcidae</b>	0,28	1,02	1,26	0,38	1,7	89,66
<b>Tenebrionidae</b>	0,06	0,24	1,02	0,44	1,38	91,04

Tabela 4: Famílias responsáveis por 90% da dissimilaridade média entre as amostragens em micro e mesoescala para as cavernas da Namíbia (\*não identificado).

Famílias	Quadrats Av.Abund	Sectors Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
<b>Mogoplistidae</b>	0,08	1,32	7,41	0,96	9,27	9,27
<b>Platyarthridae</b>	0,22	0,88	6,35	0,66	7,95	17,22
<b>Pholcidae</b>	0,27	1,64	6,04	0,92	7,55	24,77
<b>Formicidae</b>	0,35	2,06	5,05	0,51	6,32	31,09
<b>Corinnidae</b>	0,07	1,27	4,93	1,13	6,17	37,26
<b>Sicariidae</b>	0,24	1,42	4,64	0,79	5,81	43,06
<b>Prionoglaridiidae</b>	0,41	1,24	3,45	0,79	4,32	47,38
<b>Carabidae</b>	0,02	0,42	3,24	0,58	4,05	51,43
<b>Oecobidae</b>	0,11	0,87	2,9	0,64	3,63	55,06
<b>Ptinidae</b>	0,34	1,06	2,8	0,67	3,51	58,57
<b>Blattidae</b>	0,1	0,58	2,55	0,51	3,2	61,77
<b>Porcellionidae</b>	0	0,21	2,22	0,49	2,77	64,54
<b>Assamidae</b>	0,02	0,17	2,19	0,48	2,75	67,29
<b>Staphylinidae</b>	0,11	0,49	2,05	0,44	2,57	69,85

<b>Milichiidae</b>	0,02	0,14	1,85	0,46	2,32	72,17
<b>Withiidae</b>	0,07	0,19	1,85	0,43	2,31	74,49
<b>Psocoptera sp1*</b>	0,06	0,17	1,8	0,46	2,25	76,74
<b>Alydidae</b>	0,05	0,4	1,59	0,51	1,98	78,72
<b>Theridiidae</b>	0,06	0,35	1,55	0,47	1,94	80,66
<b>Reduviidae</b>	0	0,17	1,28	0,44	1,61	82,27
<b>Muscidae</b>	0	0,36	1,25	0,39	1,57	83,84
<b>Dermestidae</b>	0,05	0,37	1,03	0,53	1,28	85,12
<b>Linyphiidae</b>	0,05	0,27	0,98	0,37	1,23	86,35
<b>Tineidae</b>	0,02	0,28	0,89	0,27	1,12	87,46
<b>Acari sp4*</b>	0	0,07	0,82	0,33	1,03	88,49
<b>Pyralidae</b>	0	0,14	0,8	0,36	0,99	89,49
<b>Garypidae</b>	0,02	0,27	0,75	0,33	0,94	90,43



Continuação tabela 1.

			Quadrantes																					
Morfoespécie	Família	Gênero/espécie	Toca do Morrinho															Toca da Boa Vista						
			S8Q1	S8Q2	S8Q3	S9Q1	S9Q2	S9Q3	S10Q1	S10Q2	S10Q3	S11Q1	S11Q2	S11Q3	S12Q1	S12Q2	S12Q3	S13Q1	S13Q2	S13Q3	S14Q1	S14Q2	S14Q3	
Acari sp1	Argasidae	<i>Ornithodoros cavemiculous</i>					1	1	2															
Acari sp2	Argasidae	<i>Ornithodoros sp.</i>																				1		
Acari sp4	Macronyssidae	-																						
Araneae sp1	Pholcidae	-																						
Araneae sp2	Sicariidae	<i>Loxosceles sp.</i>	2	1		2				2														
Araneae sp4	Prodidomidae	-																						
Araneae sp5	Theridiidae	-																						
Araneae sp6	Theridiidae	-								15														
Araneae sp7	Sicariidae	<i>Sicarius sp.</i>		1	3	1	2									2					2	1		
Araneae sp8	Oecobidae	-	2	2												1	2	2						
Coleoptera sp3	Carabidae	<i>Coarazaphium caatinga</i>												1										
Coleoptera sp4	Tenebrionidae	-															2							
Coleoptera sp6	Tenebrionidae	-																				1		
Collembola sp1	Entomobryidae	-																						
Diptera sp1	Psychodidae	-																						
Diptera sp2	Streblidae	-						1																
Formicidae sp2	Formicidae	<i>Solenopsis sp.</i>	1																					
Isopoda sp2	Dubioniscidae	<i>Novamundoniscus sp.</i>																						
Lepidoptera sp3	Tineidae	-								2														
Orthoptera sp1	Phalangopsidae	<i>Endecous bahiensis</i>				2	1	5	2	1	2		1		1						37	2	2	
Orthoptera sp2	Mogoplistidae	-			1																			
Pseudoscorpiones sp1	Chthoniidae	-											1											
Psocoptera sp1	Prionoglaridiidae	<i>Neotrogla truncata</i>																		3	4	1		
Zygentoma sp1	Lepismatidae	-	1	1					23			1			25	1	3							
Zygentoma sp3	Lepismatidae	-																	3	5	2	13		

Tabela 2: Espécies amostradas nos quadrantes+setores em cavernas do Brasil.

			Quadrantes+setores													
Morfoespécie	Família	Gênero/espécie	Toca dos Ossos			Toca da Barriguda				Toca do Morrinho					Toca da Boa Vista	
			QS1	QS2	QS3	QS4	QS5	QS6	QS7	QS8	QS9	QS10	QS11	QS12	QS13	QS14
Acari sp1	Argasidae	<i>Ornithodoros cavemicolous</i>			1			5			3	2		2		
Acari sp2	Argasidae	<i>Ornithodoros sp.</i>					1				1					1
Acari sp4	Macronyssidae	-						1								
Araneae sp1	Pholcidae	-	13	9	59											
Araneae sp2	Sicariidae	<i>Loxosceles sp.</i>	5	11	26		3	9		13	11	8		3		
Araneae sp4	Prodidomidae	-	47	24	59											
Araneae sp5	Theridiidae	-	19	21	9											
Araneae sp6	Theridiidae	-					1	39		1		44	1			
Araneae sp7	Sicariidae	<i>Sicarius sp.</i>								11	9			8	4	
Araneae sp8	Oecobidae	-								5				8		
Coleoptera sp1	Dermestidae	-			1											
Coleoptera sp2	Ptinidae	-			1											
Coleoptera sp3	Carabidae	<i>Coarazaphium caatinga</i>				1			2				1			
Coleoptera sp4	Tenebrionidae	-												2		
Coleoptera sp5	Tenebrionidae	-														1
Coleoptera sp6	Tenebrionidae	-													1	
Collembola sp1	Entomobryidae	-				3	1									
Collembola sp2	Entomobryidae	-										4				
Diptera sp1	Psychodidae	-	2													
Diptera sp2	Streblidae	-									1					
Formicidae sp1	Formicidae	<i>Trachymyrmex sp.</i>		1						2						
Formicidae sp2	Formicidae	<i>Solenopsis sp.</i>								1						
Isopoda sp1	Porcellionidae	-	4													
Isopoda sp2	Dubioniscidae	<i>Novamundoniscus sp.</i>		4												
Lepidoptera sp3	Tineidae	-										2				
Miriapoda sp3	Newportiidae	<i>Newportia sp.</i>		1												
Neuroptera sp1	Myrmeleontidae	-								1						
Orthoptera sp1	Phalangopsidae	<i>Endecous bahiensis</i>	7	3		4	6	39	35	2	3	15	4	16		61
Orthoptera sp2	Mogoplistidae	-	242	16	1					1	13	2		4		
Pseudoscorpiones sp1	Chthoniidae	-											1			











<b>Lepidoptera sp2</b>	Pyralidae	-									1
<b>Lepidoptera sp3</b>	Tineidae	-								15	
<b>Neuroptera sp1</b>	Nemopteridae	-				7					
<b>Opliones sp1</b>	Assamidae	<i>Cryptopygoplus sp.</i>		1	2						
<b>Orthoptera sp1</b>	Mogoplistidae	-	24	1	1		15	7	4	1	1 1
<b>Pseudoscorpiones sp1</b>	Withiidae	<i>Sphaerowithius sp.</i>	7								
<b>Pseudoscorpiones sp2</b>	Garypidae	-				1				1	3
<b>Pseudoscorpiones sp3</b>	Cheiridiidae	-					8				
<b>Psocoptera sp1</b>	-	-	2	1							
<b>Psocoptera sp2</b>	Prionoglaridiidae	-					11	2	1	2	5
<b>Psocoptera sp3</b>	Prionoglaridiidae	-									5
<b>Psocoptera sp5</b>	Prionoglaridiidae	-									1 7
<b>Scorpiones sp1</b>	Bothriuridae	<i>Lispossoma josehermana</i>					1				

