



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Priscila de Araújo Dias

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E RIQUEZA DE ESPÉCIES TROGLÓBIAS NO
BRASIL**

GOIÂNIA
2021



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO (TECA) PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES

E DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a [Lei 9.610/98](#), o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou download, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

1. Identificação do material bibliográfico

Dissertação Tese

2. Nome completo do autor

Priscila de Araújo Dias

3. Título do trabalho

Padrões de distribuição e riqueza de espécies troglóbias no Brasil

4. Informações de acesso ao documento (este campo deve ser preenchido pelo orientador)

Concorda com a liberação total do documento SIM NÃO¹

[1] Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante:

a) consulta ao(a) autor(a) e ao(a) orientador(a);

b) novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação.

O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

Obs. Este termo deverá ser assinado no SEI pelo orientador e pelo autor.



Documento assinado eletronicamente por **Thiago Fernando Lopes Valle De Britto Rangel, Professor Titular-Livre Magistério Superior**, em 25/11/2020, às 14:46, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **PRISCILA DE ARAUJO DIAS, Discente**, em 06/01/2021, às 12:22, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site

[https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0)

[acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1575201** e o código CRC **C21988C7**.

Referência: Processo nº 23070.036771/2020-69

SEI nº 1575201

Priscila de Araújo Dias

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E RIQUEZA DE ESPÉCIES TROGLÓBIAS NO
BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, do Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Goiás (UFG), como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

Área de concentração: Ecologia e Evolução
Orientador: Professor Doutor Thiago Fernando Lopes Valle de Britto Rangel

GOIÂNIA

2021

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Dias, Priscila de Araújo
Padrões de distribuição e riqueza de espécies troglóbias no Brasil
[manuscrito] / Priscila de Araújo Dias. - 2020.
xxvii, 27 f.

Orientador: Prof. Dr. Thiago Fernando Lopes Valle de Britto
Rangel.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto
de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia
e Evolução, Goiânia, 2020.

Bibliografia.
Inclui mapas, gráfico.

1. espécies troglóbias. 2. ambiente subterrâneo. 3. mudança
climática. 4. desvio adaptativo. 5. padrões de distribuição. I. Rangel,
Thiago Fernando Lopes Valle de Britto, orient. II. Título.

CDU 574



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

Ata nº 179 da sessão de Defesa de Dissertação de **Priscila de Araújo Dias**, que confere o título de **Mestre em Ecologia e Evolução**, na área de concentração em **Ecologia e Evolução**.

Aos **trinta e um dias do mês de agosto de dois mil e vinte (31/08/2020)**, a partir das **09h00min**, por **webconferência**, seguindo portaria CAPES no. 36 de 16 de março de 2020 e recomendação da UFG, realizou-se a sessão pública de Defesa de Dissertação intitulada “**Padrões de distribuição e riqueza de espécies troglóbias no Brasil**”. Os trabalhos foram instalados pelo Orientador, **Professor Doutor Thiago Fernando Lopes Valle de Britto Rangel - Depto. de Ecologia/UFG**, com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: **Professor Doutor José Alexandre Felizola Diniz Filho - Depto de Ecologia/UFG**, membro titular interno; e **Doutor André Menegotto Domingos - PósDoc/UFG**, membro titular externo. Durante a argüição os membros da banca não fizeram sugestão de alteração do título do trabalho. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da Dissertação, tendo sido a candidata aprovada pelos seus membros. Proclamados os resultados pelo **Professor Doutor Thiago Fernando Lopes Valle de Britto Rangel**, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, ao(s) **trinta e um dias do mês de agosto de dois mil e vinte (31/08/2020)**.

TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA



Documento assinado eletronicamente por **Thiago Fernando Lopes Valle De Britto Rangel, Professor Titular-Livre Magistério Superior**, em 31/08/2020, às 10:51, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **José Alexandre Felizola Diniz Filho, Professor do Magistério Superior**, em 31/08/2020, às 10:51, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **ANDRÉ MENEGOTTO DOMINGOS, Usuário Externo**, em 31/08/2020, às 10:53, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1504829** e o código CRC **BBA3D7EF**.

“Não sou aquele que sabe, mas aquele que busca.”

- Hermann Hesse

Dedico ao meu pai...!

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, à Universidade Federal de Goiás, por valorizar os pilares da educação – ensino, pesquisa e extensão, pelo respeito à diversidade sociocultural, pela estrutura física, conteúdo educacional e suporte mental oferecidos de forma gratuita.

Ao PPG em Ecologia e Evolução, por nos instigar a questionar, pela excelência do corpo docente, pelas inúmeras disciplinas oferecidas, pela coordenação inteligível e ambiente colaborativo do LETS.

Ao Thiago Rangel, que aceitou o desafio de me orientar. Thiago, muito obrigada por acreditar em mim, entender minhas limitações e não me fazer desistir. A propósito, agradeço aos membros da banca examinadora, por aceitarem o convite, pelas contribuições e, sobretudo, por lerem a dissertação brevemente.

Aos/às colegas e professores(as) de pós-graduação, principalmente, quem integra o LETS: vocês são referências e fontes de inspiração para mim! Vale ressaltar os/as colegas que se tornaram amigos: Igor Bione, Gustavo Lisboa e Vinne Caetano. Obrigada pelos conselhos, pelas discussões, pelas risadas e pelos cafés.

Em especial, gostaria de agradecer a Kelly Sousa, amiga que fiz no laboratório que vai perdurar por toda vida. Obrigada Kelly por todo conselho, toda conversa intelectual (e não-intelectual também) que me ajudou a vencer mais essa etapa da minha vida. Você foi fundamental para essa concretização.

Aos amigos que fiz durante toda minha trajetória acadêmica: Avelina Castela, Dandara Moura, Isabella Rodrigues, Rhewter Nunes, Renê Gonçalves, Saturnina Costa, Matheus Silva, Stênio Godinho e Lucas Freitas.

Cada elemento indicado foi imprescindível para a construção desse trabalho e essencial para meu amadurecimento pessoal e profissional. O conhecimento é luz e sou extremamante grata à cada integrante que abrilhanta minha mente.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

SUMÁRIO

RESUMO.....	6
ABSTRACT	7
1 INTRODUÇÃO	8
2 MATERIAIS E MÉTODOS	10
2.1 COLETA, TRATAMENTO E ORGANIZAÇÃO DOS DADOS	10
2.2 ANÁLISES DOS DADOS.....	11
3 RESULTADOS	14
4 DISCUSSÃO	21
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24

RESUMO

As cavernas possuem ambientes diferentes da superfície, sujeitando a fauna subterrânea a pressões seletivas distintas. As espécies altamente adaptadas ao meio subterrâneo são chamadas de troglóbias, e compartilham uma história evolutiva de adaptação em ambientes afóticos e de poucos nutrientes. Uma das explicações para o surgimento dessas espécies é sustentado pela hipótese das Mudanças Climáticas, sob a qual as populações cavernícolas mantinham um fluxo gênico com a superfície, mas eventos glaciais e fatores ecológicos acabaram isolando-as geográfica e geneticamente. Uma outra explicação possível é proposta pela hipótese do Desvio Adaptativo, sob a qual as populações que invadiam as cavernas em busca de recursos sofriam pressões seletivas novas, e quando a colonização era bem sucedida a população expandia no habitat subterrâneo, reduzindo o fluxo gênico com as populações epígeas. Os objetivos deste trabalho são: analisar qual processo determina os padrões de distribuição e riqueza de espécies troglóbias no Brasil, identificar a influência dos eventos paleoclimáticos na região e analisar se a distância entre cavernas influencia na estruturação de comunidade das espécies. Além da estimativa de riqueza de tetrápodes também foram utilizados dados paleoclimáticos dos últimos cinco milhões de anos que incluem estimativas de temperatura, precipitação e produtividade primária. Os resultados mostraram que as regiões com maior riqueza estão altamente correlacionadas com a maior variação de temperatura, e menor variação na precipitação. Os dados de produtividade primária e de riqueza de tetrápodes não apresentaram correlação significativa.

Palavras Chave: espécies troglóbias; ambiente subterrâneo; mudança climática; desvio adaptativo; padrões de distribuição.

ABSTRACT

Caves have environmental conditions different from the surface, subjecting the subterranean fauna to different selective pressures. Species highly adapted to the subterranean environment are called troglodias, and share an evolutionary history of adaptation in aphotic environments with few nutrients. One of the explanations for the emergence of these species is provided by the hypothesis of Climate Change, in which cave populations maintained a gene flow with the surface, but glacial events and ecological factors ended up isolating them geographically and genetically. An alternative explanation is provided by the Adaptive Deviation hypothesis, in which the populations that invaded the caves in search of resources suffered new selective pressures, and when the colonization was successful the population expanded in the underground habitat, reducing the gene flow with the epigeal populations. The goal of this study is to analyze which process determines the distribution and richness patterns of troglodic species in Brazil, to identify the influence of paleoclimatic events in the region and to analyze whether the distance between caves affects the structuring of the community. In addition to estimates of tetrapod richness we also used paleoclimatic data from the last five million years, including temperature, precipitation and primary productivity. The results showed that the regions with the greatest wealth are highly correlated with the greatest variation in temperature, and the least variation in precipitation. Data on primary productivity and tetrapod richness did not show significant correlation.

Key words: troglodic species; underground environment; climate change; adaptive deviation; species distribution patterns.

1 INTRODUÇÃO

As cavernas apresentam características singulares entre os tipos de ecossistemas em sua estrutura física e função biológica (Simon 2012), podendo variar de grandes sistemas, como o *Mammoth Cave System* (651.8 km), em Kentucky, nos Estados Unidos, até pequenas grutas com alguns metros de comprimento (Gulden 2018). Cavernas criam ambientes bastante diferentes daqueles da superfície, sujeitando fauna subterrânea a pressões seletivas distintas. Por exemplo, seleção natural relacionada a intensidade de luz pode eventualmente promover diferenciação nos indivíduos hipógeos (Trajano 2012). As espécies cavernícolas são geralmente classificadas como *troglobios* (espécies estritamente adaptadas para a vida em cavernas), *troglofilos* (espécies facultativas que completam seus ciclos de vida na caverna, mas que também ocorrem em microambientes frios, úmidos e epígeos), e *trogloxenos* (espécies que utilizam as cavernas como abrigo por apresentar um microclima favorável, mas que retornam periodicamente à superfície para alimentação) e *fauna acidental* (Schiner 1854; Racovitza 1907).

As espécies obrigatórias de cavernas (troglobias), possuem uma morfologia própria e distinta das espécies não subterrâneas, tais como anexos modificados (corpo mais esguio com apêndices mais finos), despigmentação (parcial ou total), anofthalmia (redução ou perda total dos olhos) e outras (Vandel 1965). Essas espécies compartilham uma história evolutiva de adaptação em ambientes afóticos e com poucos nutrientes, abarcando vários grupos taxonômicos como Aracnídea, Crustacea, Insecta, entre outros (Culver 1982).

O surgimento das espécies troglóbias é amparada por duas hipóteses principais: (1) Mudanças climáticas: as populações ancestrais de troglóbios eram cavernícolas facultativos (troglofilos), com fluxo gênico contínuo entre o meio epígeo e o subterrâneo, mas eventos glaciais e fatores ecológicos decorrentes das severas flutuações climáticas

acabaram isolando geográfica e geneticamente essas populações. Assim, a dispersão das espécies troglóbias ocorreriam pela conectividade dos afloramentos de calcário onde se desenvolvem as cavernas; (2) Desvio adaptativo: durante a expansão de grandes populações epigeanas para regiões subterrâneas, rápida reorganização genética foi promovida por mudanças adaptativas para explorar o habitat e os recursos alimentares (Howarth & Hoch 2012).

A hipótese a respeito das mudanças climáticas foi proposta inicialmente por Vandel (1965) e Barr (1968), sugerindo que as cavernas nas regiões temperadas serviram de refúgio para as espécies ancestrais dos troglóbios durante eventos glaciais. A mudança climática provavelmente impediria o retorno das espécies à superfície e isolaria a população dentro da caverna, que poderia ser considerando um evento de vicariância, resultando na extinção local de populações epígeas relacionadas e levando os taxa isolados à especiação alopátrica (Holsinger 2000). Como o ambiente subterrâneo proporciona uma condição tamponada, a manutenção das variáveis ambientais permanece dentro da faixa de tolerância de várias espécies troglófilicas, o que permite a sobrevivência no ambiente hipógeo durante os períodos de estresse climático e a diferenciação na ausência de fluxo genético (Trajano & Cobolli 2012).

Na hipótese de desvio adaptativo, as populações epigeanas invadem o ambiente subterrâneo para explorar novos recursos (Howarth 1993). Um incentivo para uma mudança adaptativa em cavernas é a disponibilidade de habitats adequados e recursos exploráveis que, combinado com uma mudança drástica na superfície, impulsiona a divergência e a especiação genética (Howarth & Hoch 2012). Os ambientes subterrâneos apresentam condições ambientais diferentes da superfície suficientes para sujeitar as populações fundadoras a um conjunto de pressões seletivas novas, e quando essa colonização é bem sucedida a população se reproduz e se expande no habitat subterrâneo,

reduzindo assim o fluxo gênico com as populações epígeas (Desutter-Grandcolas & Grandcolas 1996). Esse evento de especiação pode ser considerado parapátrico, que ocorre através de um gradiente ambiental íngreme dentro de uma área vizinha, e não impulsionado pelo isolamento geográfico das populações de superfície (Rivera *et al.* 2002).

Seria possível separar e testar as hipóteses dos efeitos paleoclimáticos (evolução episódica) e do desvio adaptativo (evolução contínua) através do padrão atual de distribuição e riqueza tropical de espécies troglóbias? Caso a distribuição das espécies seja reflexo das flutuações paleo-climáticas é esperado que locais onde o clima variou mais, ou foi mais severo, apresente uma maior riqueza de espécies, pois essas pressões ocasionariam a restrição das espécies troglófilas nas cavernas devido à forte pressão de seleção para ambientes hipógeos. Por outro lado, a hipótese do desvio adaptativo prevê que a distribuição das espécies será maior em locais onde a fauna epígea troglófila apresenta um maior grau de diversidade, já que o modelo do desvio adaptativo indica que as espécies pré-adaptadas se movem em nichos de cavernas quase continuamente.

O objetivo geral do presente trabalho é analisar quais processos determinaram os padrões de distribuição e riqueza de espécies troglóbias no Brasil. Com isso, proponho os seguintes objetivos específicos: a) investigar a influência dos eventos paleoclimáticos do Pleistoceno na região tropical sobre o surgimento e distribuição das espécies obrigatórias; b) identificar se a distância entre as cavernas influencia na estruturação de comunidades das espécies com base na diversidade da fauna epígea.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Coleta, tratamento e organização dos dados

Para o presente estudo foi utilizada a lista de 150 espécies obrigatórias subterrâneas registradas até o momento de acordo com Gallão e Bichuette (2018). Para identificação da caverna e/ou localidade onde a espécie foi encontrada realizamos uma busca em base de dados (Web of Science, Wiley Online Library, Scielo, Plos One, Google Acadêmico) utilizando o próprio nome da espécie como palavra-chave e as informações de ocorrência dessas espécies foram retiradas da literatura em uma busca nos mesmos bancos de dados citados acima, utilizando as palavras-chaves: troglobite, (nome da espécie), stygobiont, troglobiont, troglobitic, stygobitic. As principais informações selecionadas para as espécies do estudo foram: classificação taxonômica, nome da caverna onde foi encontrada, coordenada geográfica da coleta, município, litologia e bioma.

Todos os registros de cavernas foram coletados, independente do grau de estudo realizado, do Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas (CANIE). O banco de dados CANIE pertence ao Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas – CECAV, que disponibiliza para download gratuito os registros das cavernas em todo território brasileiro (“ICMBio - Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV - Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas - CANIE” 2018). As principais informações selecionadas das cavernas foram: nome da caverna, coordenada geográfica, estado, município, litologia e bioma. Os dados de litologia foram filtrados e renomeados por representarem a mesma litologia, porém com nome diferente (e.g. Rocha Calcária e Calcário).

2.2 Análises dos dados

O local do estudo utilizado foi todo o território brasileiro, onde foi coberto por uma grid de 20 x 20 km para dividir a região; a escolha do tamanho da célula é baseado

nos resultados de Zagamajster *et al.* (2008), que realizou um estudo para identificar o melhor tamanho de célula para representação da biodiversidade de caverna. A elaboração dos mapas e da grid foi realizada utilizando o software Qgis 3.8.1.

Como a distribuição das espécies troglóbias é bastante dispersa e algumas dessas espécies ocorrem em apenas uma caverna, optou-se por realizar uma Análise de Cluster com base na riqueza das espécies em cada célula da grid, a fim de classificá-las em grupos semelhantes em função das características litológicas e a distância geográfica, para que tais grupos sejam tratados como equivalentes nas análises posteriores.

Selecionamos o método de análise de cluster *Ward*, um método de agrupamento hierárquico incluindo restrições espaciais, que utiliza duas matrizes de dissimilaridade D0 (diferenças no espaço característico, por exemplo, litologia) e D1 (diferenças no espaço de restrição, por exemplo, matriz de distâncias geográficas) e um parâmetro de mistura α (varia de 0 a 1) que define a importância da restrição no processo de agrupamento (Hartigan & A. 1979; Chavent *et al.* 2017). Todas as análises de agrupamento foram realizadas no software R (R Core Team 2019) com o pacote Clustgeo (Chavent *et al.* 2017) utilizando a função *hclustgeo* para o método Ward.

Para comparar a intensidade da amostragem em todos os grupos formados pela análise de cluster, calculamos as curvas de acumulação de espécies com valores de rarefação e extrapolação, baseado em cobertura da amostra. De acordo com Chao & Jost (2012), as diferenças de riqueza entre as comunidades (nesse caso, entre os grupos) podem ser classificadas com maior eficiência quando a rarefação e a extrapolação são medidas pela cobertura da amostra (a proporção do número total de indivíduos que pertence às espécies encontradas na amostra), em comparação com a rarefação e extrapolação tradicional, baseada no tamanho da amostra. Para calcular as curvas de amostragem utilizei os dados de frequência de incidência (número de células da grid

seguida pela frequência de incidência observada) para cada grupo. Todas as curvas de acumulação de espécies foram realizadas no software R (R Core Team 2019) com o pacote iNEXT (Chao *et al.* 2014; Hsieh *et al.* 2019).

2.2.1 dados paleo-climáticos

Utilizamos os dados paleo-climáticos de Rangel *et al.* (2018), que estão disponíveis em www.ecoevol.ufg.br/rangel/SASQuat/ onde, para cada célula da grid com riqueza ≥ 1 , calculamos a série temporal de temperatura e precipitação máxima e mínima e produtividade primária líquida a cada 500 anos, ao longo dos últimos cinco milhões anos. Para cada variável ambiental calculamos a diferença entre o máximo valor registrado e o mínimo valor registrado em cada coordenada, identificando assim a amplitude (variação) em cada ponto.

Como a hipótese a respeito do surgimento das espécies sugere que as flutuações climáticas ocorridas durante o Pleistoceno teriam maior influência na riqueza de espécies troglóbias, os dados ambientais foram divididos entre o Plioceno (5 Ma – 2.57 Ma) e o Pleistoceno (2.58 Ma – 0.117 Ma) para verificar se a riqueza estimada das espécies é melhor explicada por um desses períodos. Dividimos também o período Pleistoceno em antigo (2.58 Ma – 1.76 Ma), médio (1.75 Ma – 0.94 Ma) e recente (0.93 Ma – 0.117 Ma) para avaliar se houve uma maior variação dos dados ambientais dentro do período de maior interesse e verificar a correlação com a riqueza estimada de cada grupo. Com isso, as análises de correlação para cada período separadamente foram repetidas.

2.2.2 dados de riqueza

Para a hipótese a respeito do desvio adaptativo utilizamos dados de riqueza de tetrápodes, onde os dados de mamíferos e anfíbios foram coletados da IUCN (International Union for Conservation of Nature), os dados de aves foram coletados da BirdLife International e os dados de répteis estão disponíveis em Roll *et al.* (2017). Foram

sobrepostas as células da grid com os polígonos espaciais de distribuição das espécies, onde extraímos uma lista de quais espécies ocorrem em cada célula e contamos quantas espécies ocorrem em cada coordenada, calculando assim a riqueza de tetrápodes. Todo o processo foi realizado utilizando a projeção de Behrman e calculado no software R, utilizando os pacotes *sp* e *rgdal*. Também calculamos a correlação entre a riqueza estimada de troglóbios e a riqueza de tetrápodes separadamente (mamíferos, anfíbios, aves e répteis) para verificar se ocorreria uma correlação mais forte em determinado grupo.

Finalmente, foi utilizada uma versão modificada de teste t para avaliar a correlação entre processos espaciais, que leva em consideração a autocorrelação espacial dos dados, onde a amplitude encontrada no fator ambiental e a riqueza encontrada em cada célula da grid foi utilizada como variável explicativa e a riqueza estimada de espécies troglóbias foi utilizada como variável resposta. As análises foram realizadas no software R (R Core Team 2019) utilizando a função *modified.ttest* do pacote *SpatialPack* (Osorio & Vallejos 2019).

3 RESULTADOS

As análises de cluster realizadas evidenciaram seis grupos ($k = 6$) distintos, classificando as ocorrências das espécies entre a litologia e a distância geográfica (Figura 1).

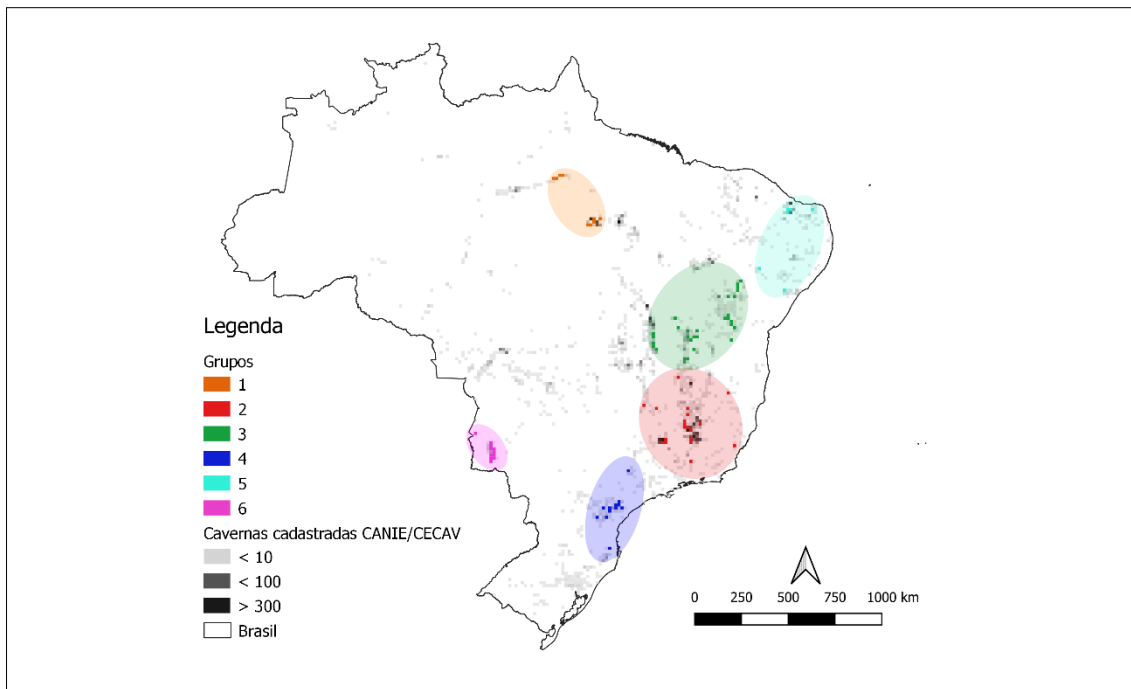


Figura 1. Mapa do Brasil com os seis grupos evidenciados pela análise de cluster utilizando o método *Ward*, agrupando as espécies em relação a litologia e a distância geográfica. Em cinza ficam evidenciadas as cavernas cadastradas no banco de dados do CECAV em todo território brasileiro.

A curva de acumulação de espécies apresenta uma assíntota apenas para o grupo 6, sendo que os outros grupos não apresentaram uma assíntota com os valores de riqueza de espécies extrapolados (Figura 2). Isso pode ser, em grande parte, resultado do alto número de endemismos de uma caverna, ou seja, a medida que se adiciona uma célula da grid, mais espécies continuam sendo adicionadas.

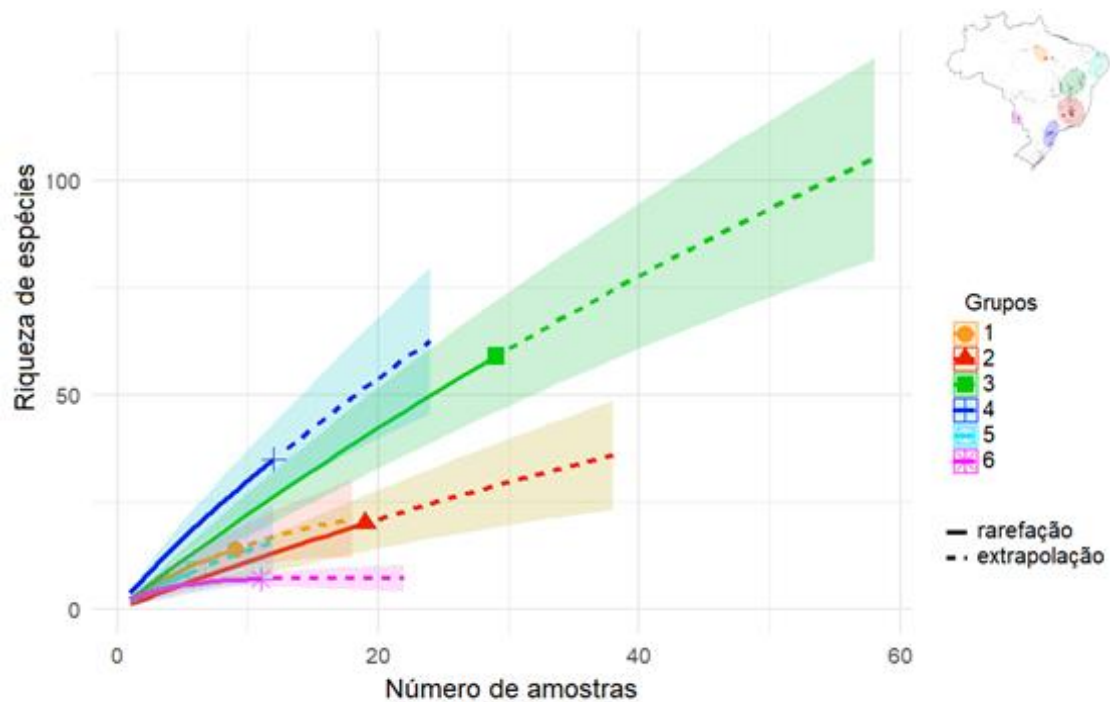


Figura 2. Curvas de acumulação de espécies e suas respectivas rarefação (linha sólida) e extrapolação (linha tracejada, até o dobro do tamanho da amostra) para cada grupo. Os intervalos de confiança de 95% (regiões sombreadas) foram obtidos por um método de auto inicialização baseado em 1000 repetições. Número de amostras se refere ao número de células da grid presente em cada grupo (1 a 6).

A estimativa da riqueza total de espécies (extrapolação) para cada grupo mostra que os grupos 3, 4 e 2, respectivamente, apresentam maior número de espécies encontradas e, conseqüentemente, maior riqueza estimada (Figura 2).

As análises de teste t modificado mostraram que, para o fator ambiental temperatura, a riqueza estimada de espécies está significativamente correlacionada com a maior amplitude térmica para o Plioceno ($r = 0.48$, $p < 0.01$) e para o Pleistoceno ($r = 0.55$, $p < 0.01$) (Figura 3a). Para cada intervalo de tempo dentro do Pleistoceno, as análises indicaram valores próximos, sendo que para o Pleistoceno antigo a correlação foi de $r = 0.54$ ($p = 0.01$), para o Pleistoceno médio a correlação foi de $r = 0.58$ ($p < 0.01$) e para o Pleistoceno recente a correlação foi de $r = 0.60$ ($p < 0.01$) (Figura 3b).

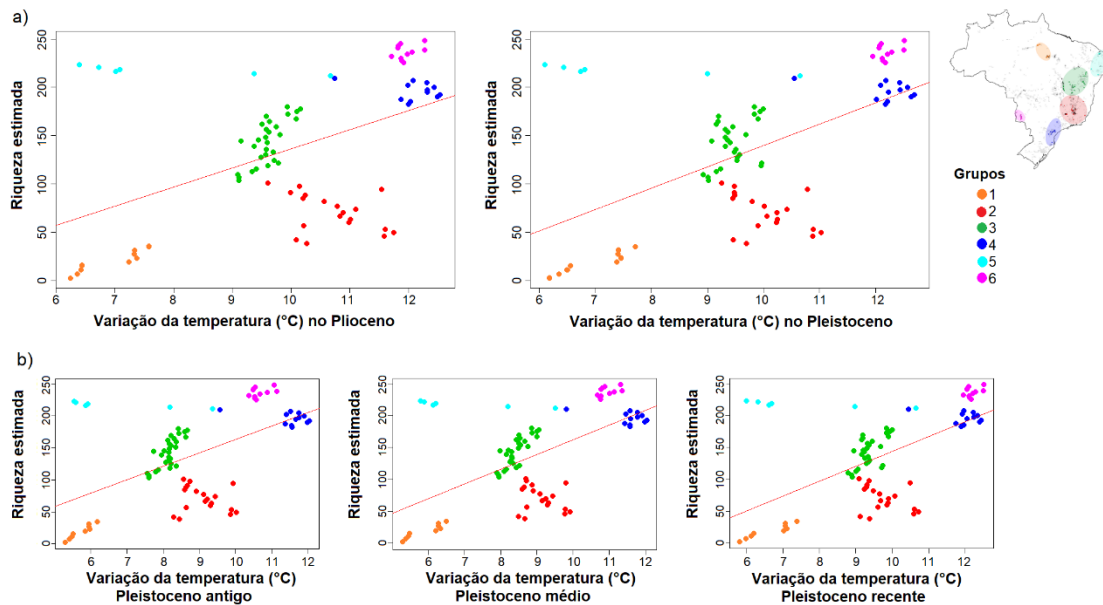


Figura 3. Gráfico de dispersão ilustrando a análise de correlação entre a riqueza estimada de espécies troglóbias e a temperatura. A análise realizada explica 22% da variação na riqueza no Plioceno e 55% da variação no Pleistoceno (a). Para o Pleistoceno antigo, médio e recente o poder de explicação é de 28%, 32% e 35% respectivamente (b).

Para os dados de precipitação, a maior riqueza é encontrada onde a variação na precipitação foi menor, tanto para o Plioceno ($r = -0.83$, $p = 0.01$) quanto para o Pleistoceno ($r = -0.81$, $p = 0.01$) (Figura 4a). O mesmo acontece no Pleistoceno antigo ($r = -0.81$, $p = 0.01$), no Pleistoceno médio ($r = -0.81$, $p = 0.01$) e no Pleistoceno recente ($r = -0.81$, $p = 0.01$) (Figura 4b).

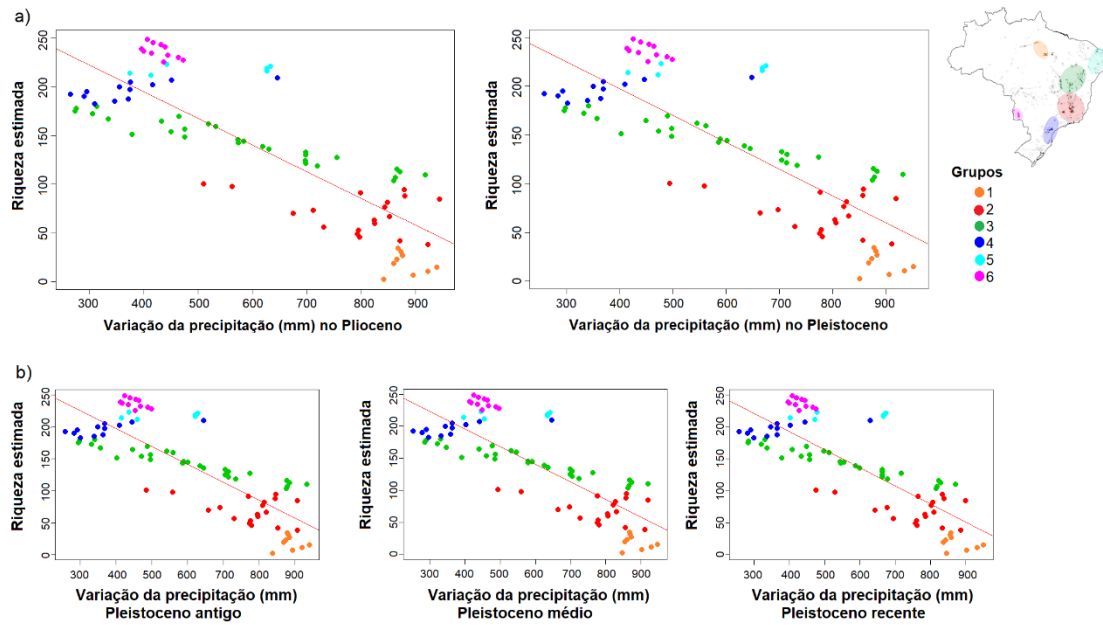


Figura 4. Gráfico de dispersão ilustrando a análise de correlação entre a riqueza estimada de espécies troglóbias e a precipitação. A análise realizada explica 68% da variação na riqueza no Plioceno e 64% da variação no Pleistoceno (a). Para o Pleistoceno antigo, médio e recente o poder de explicação é de 66% (b).

Os dados de produtividade primária apresentaram correlações fracas em todos os períodos analisados, tanto para o Plioceno ($r = -0.10$, $p = 0.81$) e o Pleistoceno ($r = -0.009$, $p = 0.98$) (Figura 5a), quanto para o Pleistoceno antigo ($r = -0.06$, $p = 0.89$), Pleistoceno médio ($r = -0.04$, $p = 0.92$) e Pleistoceno recente ($r = -0.03$, $p = 0.93$) (Figura 5b).

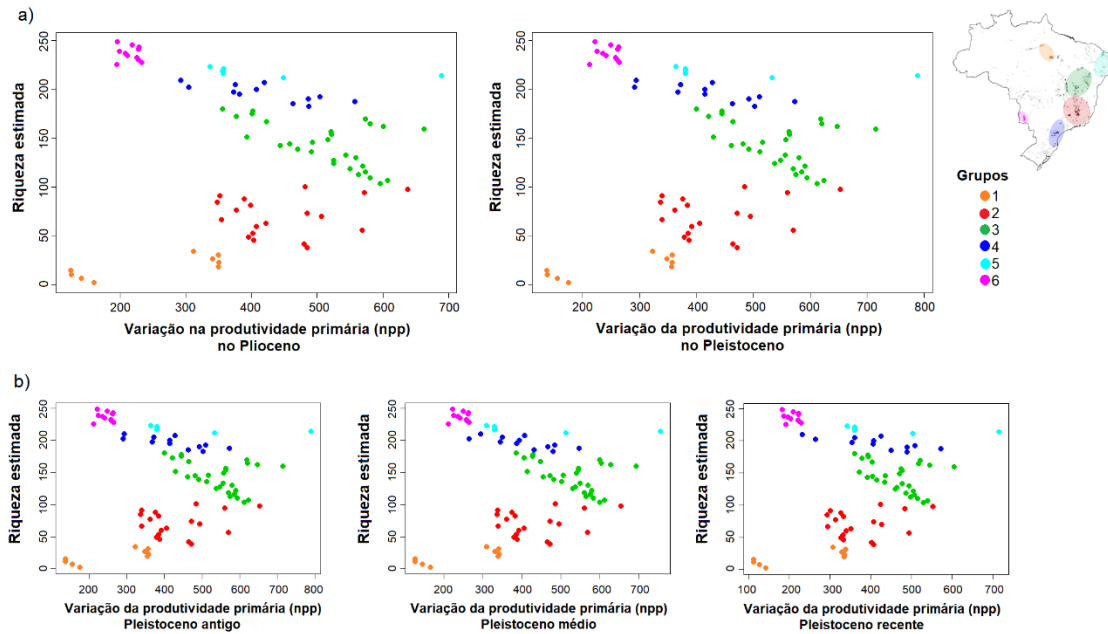


Figura 5. Gráfico de dispersão ilustrando a análise de correlação entre a riqueza estimada de espécies troglóbias e a produtividade primária. A análise realizada explica menos de 1% da variação na riqueza em todos os períodos.

As análises de correlação para os dados de riqueza mostraram que a riqueza total de tetrápodes está negativamente correlacionada com a maior riqueza estimada de espécies troglóbias ($r = -0.49$, $p = 0.22$) (Figura 6a). Para as análises separadamente, os dados de mamíferos apresentaram uma correlação de $r = -0.68$ ($p = 0.08$), os dados de répteis a correlação foi de $r = -0.69$ ($p = 0.02$), para anfíbios a correlação encontrada foi de $r = -0.43$ ($p = 0.27$) e para aves a correlação foi de $r = -0.33$ ($p = 0.41$) (Figura 6b).

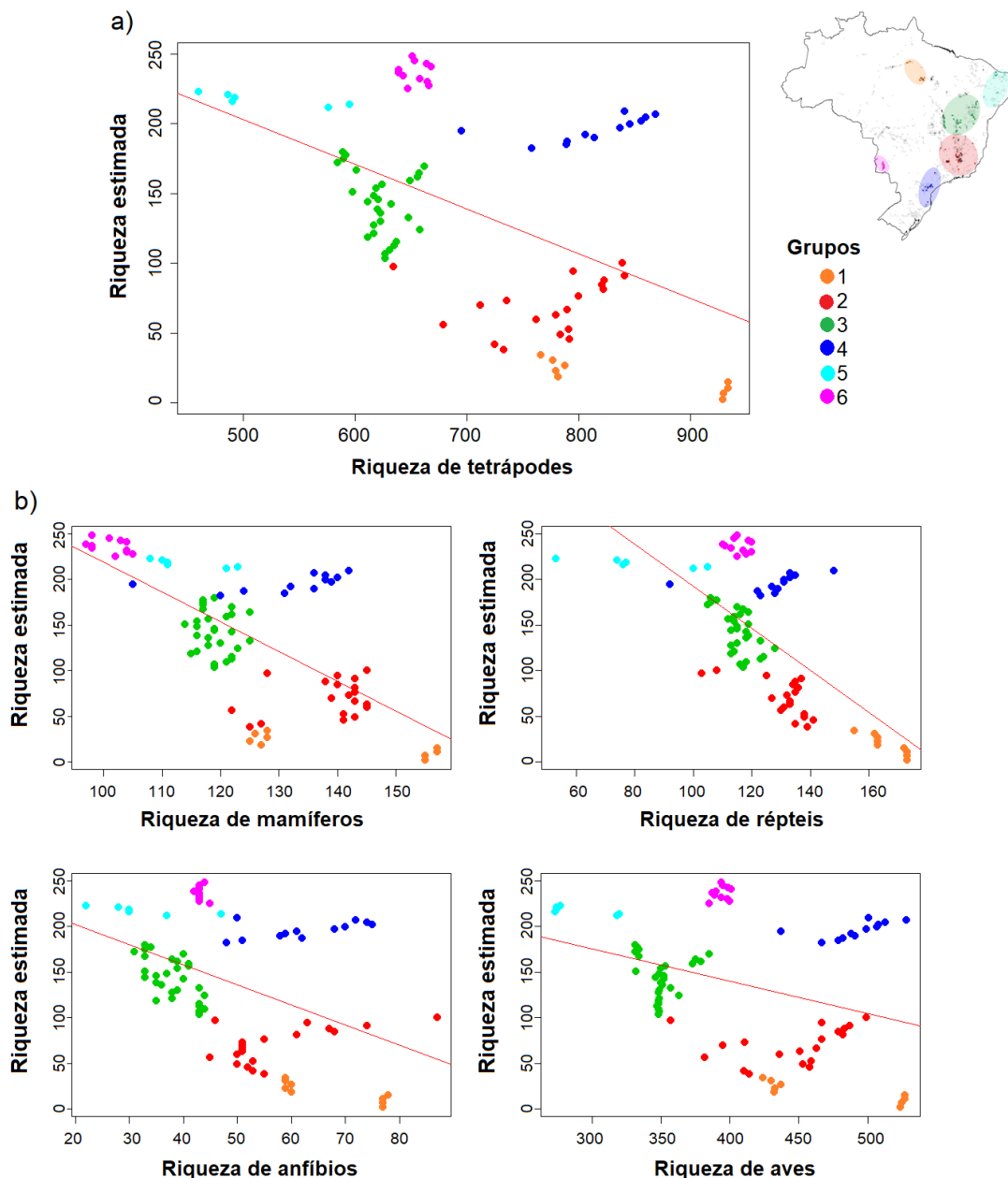


Figura 6. Gráfico de dispersão ilustrando a análise de correlação entre a riqueza estimada de espécies troglóbias e a riqueza de tetrápodes. A análise realizada explica que 23% da variação na riqueza de troglóbias é explicada pela variação na riqueza total de tetrápodes(a). Para os grupos separados, o poder de explicação foi de 46% para mamíferos, 46% para répteis, 17% para anfíbios e 10% para aves (b).

Os resultados dos dados paleoclimáticos indicaram que locais com mais variação (maior dinâmica na temperatura e menor dinâmica na precipitação) apresentaram maior riqueza de espécies troglóbias, sendo que a variação na precipitação se mostrou mais correlacionada com a riqueza do que os demais fatores analisados. Já os resultados da

riqueza de tetrápodes indicaram que a variação na riqueza de répteis foi maior, seguido de mamíferos, anfíbios e aves, com menor correlação.

4 DISCUSSÃO

O conhecimento a respeito dos padrões macroecológicos da fauna subterrânea em escala regional ou global é escasso. A dificuldade de obter dados de riqueza e distribuição de troglóbios ainda é um desafio. Com isso, a utilização de ferramentas estatísticas, como a análise de cluster, pode ser uma abordagem interessante quando o número de amostras é relativamente baixo (Mammola 2019). O método de agrupamento Ward, que adota pesos nas observações resultando em grupos no espaço euclidiano multivariado (Murtagh & Legendre 2014), nos permitiu identificar cavidades subterrâneas onde a litologia se difere entre as regiões e a distância geográfica indica uma não conectividade entre as cavernas.

Com os principais vieses taxonômicos e geográficos a respeito dos organismos subterrâneos, a curva de acumulação de espécies não apresentou uma assíntota, podendo ser consequência da baixa quantidade de informações existentes a respeito da riqueza e distribuição das espécies troglóbias em território brasileiro. Os esforços nas pesquisas espeleológicas sofrem um viés geográfico e o levantamento de dados gera uma incerteza sobre a distribuição das espécies troglóbias e padrões desiguais na descrição de novas espécies, podendo comprometer pesquisas que necessitam dessas informações básicas (Hortal *et al.* 2015).

Os dados paleoclimáticos indicaram que a riqueza estimada das espécies troglóbias está correlacionado com a variação na temperatura e na precipitação. Esse resultado indica que a estabilidade nas condições ambientais compartilhado pela maioria dos habitats subterrâneos (Badino 2004, 2010; Cigna 2016) permitiria a sobrevivência

dos indivíduos nesses ambientes. Christman *et al.* 2016 mostraram que a fauna cavernícola e as características da superfície apresentam uma forte dependência, ou seja, as condições ambientais das cavernas são próximas as condições médias da superfície, podendo assim prever a ocorrência de espécies em regiões cársticas. Estudos com este permitem que os esforços para descrição de novas espécies, assim como o levantamento da fauna cavernícola, possam ser destinados a regiões específicas pouco exploradas, visto algumas características ambientais (por exemplo, temperatura do ar e da água, umidade relativa) são compartilhadas pela grande maioria dos habitats subterrâneos (Culver & Pipan 2009; Romero 2009; Badino 2010; Cigna 2016).

As descobertas de um elevado número de novas espécies em cavernas brasileiras (Trajano & Bichuette 2010; Silva & Ferreira 2016; Trajano *et al.* 2016; Gallão & Bichuette 2018) indicam que, mesmo em menor intensidade como nas regiões temperadas, os eventos de mudanças climáticas nos Neotrópicos podem ter levado ao isolamento de linhagens subterrâneas (Silva & Ferreira 2016). Saupe *et al.* 2019 destacou em seu trabalho que a maior diversidade tropical não foi impulsionada pela temperatura, e sim pela variação espaço-temporal na precipitação indicando uma separação geográfico ao longo da história. Isso pode reforçar que a riqueza estimada de troglóbios estaria mais relacionada a variação da precipitação, indicando que locais onde a precipitação média foi mais constante permitiria um fluxo de energia constante para dentro do ambiente subterrâneo, contribuindo para a manutenção do número maior de espécies.

Com a descoberta de troglóbios na região tropical (Howarth 1983; Peck 1990) e a teoria do desvio adaptativo proposta posteriormente (Howarth 1993) esperava-se que a fauna subterrânea estaria sobreposta significativamente à distribuição dos organismos epígeos. Apesar de alguns organismos que vivem em cavernas serem limitados pela disponibilidade de fatores biológicos como, por exemplo, organismos que se alimentam

de guano ocorrendo em cavernas com a presença de colônia de morcegos (Mammola & Leroy 2018), a correlação entre a riqueza estimada de troglóbios e a riqueza de tetrápodes não confirma essa ideia. É possível que a distribuição desses organismos específicos sobreponha a distribuição dos organismos ao qual estão associados e, nesse caso, a realização de uma correlação entre esses organismos associados apresente um melhor resultado.

O conhecimento a respeito da distribuição geográfica da fauna subterrânea obrigatória no Brasil ainda é fragmentado, o que torna qualquer estudo em grande escala um desafio. O ambiente cavernícola pode se tornar um laboratório natural devido suas peculiaridades e condições de estabilidade, e a utilização de novas ferramentas moleculares e estatísticas para o desenvolvimento de um banco de dados compartilhado de ocorrência dos organismos subterrâneos nos permitiria entender melhor como esse ambiente funciona.

Baseado nos dados disponíveis e nas análises realizadas, a hipótese que melhor explica o padrão de distribuição e riqueza de espécies troglóbias no Brasil é a teoria do pleistoceno. A forte correlação entre a precipitação média e a riqueza estimada dessas espécies indica que os eventos climáticos do passado tiveram influência na região tropical. Apesar dos resultados não significativos em relação a riqueza de tetrápodes e a riqueza estimada de troglóbios, é possível que uma análise mais detalhada, ou seja, com grupos de espécies epígeas e subterrâneas correlacionadas, possa evidenciar uma correlação mais acentuada. No entanto, as duas hipóteses a respeito do surgimento de espécies troglóbias (mudanças climáticas e desvio adaptativo) podem ser consideradas complementares em estudos para entender a fauna subterrânea dos trópicos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Badino, G. (2004). Cave temperatures and global climatic change. *Int. J. Speleol.*, 33, 103–113.
- Badino, G. (2010). Underground Meteorology - “ What ’ S the Weather Underground ?” Podzemna Meteorologija : “ Kaksno Je Vreme V Podzemlju ?” *Acta Carsologica*, 39, 427–448.
- Barr, T.C. (1976). Cave Ecology and the Evolution of Troglodites. In: *Evolutionary Biology* (eds. Dobzhansky, T., Hecht, M.K. & Steere, William, C.). Plenum Press -, New York and London, pp. 36–102.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., *et al.* (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.*, 84, 45–67.
- Chao, A. & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93, 2533–2547.
- Chavent, M., Kuentz-Simonet, V., Labenne, A. & Saracco, J. (2017). ClustGeo : an R package for hierarchical clustering with spatial constraints.
- Christman, M.C., Doctor, D.H., Niemiller, M.L., Weary, D.J., Young, J.A., Zigler, K.S., *et al.* (2016). Predicting the occurrence of cave-inhabiting fauna based on features of the earth surface environment. *PLoS One*, 11.
- Cigna, A.A. (2016). Modern Trend in Cave Monitoring. *Acta Carsologica*, 31, 35–54.
- Culver, D.C. (1982). *Cave Life*. Harvard Univ. Press.
- Culver, D.C. & Pipan, T. (2009). *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press.
- Desutter-Grandcolas, L. & Grandcolas, P. (1996). The evolution toward trogloditic life : A phylogenetic reappraisal of climatic relict and local habitat shift hypotheses.

- Mémoires de Biospéologie*, 23, 57–63.
- Gallão, J.E. & Bichuette, M.E. (2018). Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. *Zookeys*, 746, 1–23.
- Gulden, B. (2018). *Worlds Longest Caves*. Available at: <http://www.caverbob.com/wlong.htm>. Last accessed 24 July 2018.
- Hartigan, J.A. & A., W.M. (1979). Algorithm AS 136 A K-Means Clustering Algorithm. *J. R. Stat. Soc.*, 28, 100–108.
- Holsinger, J.R. (2000). Ecological derivation, colonization, and speciation. In: *Subterranean Ecosystems*. pp. 399–415.
- Hortal, J., De Bello, F., Diniz-Filho, J.A.F., Lewinsohn, T.M., Lobo, J.M. & Ladle, R.J. (2015). Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 46, 523–549.
- Howarth, F.G. (1983). Ecology of cave arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, 28, 365–389.
- Howarth, F.G. (1993). High-Stress Subterranean Habitats and Evolutionary Change in Cave-Inhabiting Arthropods. *Am. Nat.*, 142, Suppl, S65–S77.
- Howarth, F.G. & Hoch, H. (2012). Adaptive Shifts. In: *Encyclopedia of Caves - Second Edition*. pp. 9–17.
- Hsieh, T., Ma, K. & Chao, A. (2019). iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity.
- ICMBio - Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV - Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas - CANIE. (2018). . Available at: <http://www.icmbio.gov.br/cecav/canie.html>. Last accessed 18 July 2018.
- Mammola, S. (2019). Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. *Ecography (Cop.)*, 42, 1331–1351.
- Mammola, S. & Leroy, B. (2018). Applying species distribution models to caves and

- other subterranean habitats. *Ecography (Cop.)*, 41, 1194–1208.
- Murtagh, F. & Legendre, P. (2014). Ward's Hierarchical Agglomerative Clustering Method: Which Algorithms Implement Ward's Criterion ? *J. Classif.*, 31, 274–295.
- Osorio, F. & Vallejos, R. (2019). Tools for assessment the association between two spatial processes.
- Peck, S.B. (1990). Eyeless Arthropods of the Galapagos Islands, Ecuador: Composition and Origin of the Cryptozoic Fauna of a Young, Tropical, Oceanic Archipelago. *Biotropica*, 22, 366.
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing.
- Racovitza, É.G. (1907). Essai sur les problèmes biospéologiques. In: *Biospéologica*. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, pp. 371–488.
- Rangel, T.F., Edwards, N.R., Holden, P.B., Diniz-Filho, J.A.F., Gosling, W.D., Coelho, M.T.P., *et al.* (2018). Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, 361, eaar5452.
- Rivera, M.A.J., Howarth, F.G., Taiti, S. & Roderick, G.K. (2002). Evolution in Hawaiian cave-adapted isopods (Oniscidea : Philosciidae): vicariant speciation or adaptive shifts ? *Mol. Phylogenet. Evol.*, 25, 1–9.
- Roll, U., Feldman, A., Novosolov, M., Allison, A., Bauer, A.M., Bernard, R., *et al.* (2017). The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nat. Ecol. Evol.*, 1, 1677–1682.
- Romero, A. (2009). *Cave Biology - Life in Darkness*. Cambridge University Press.
- Saupe, E.E., Myers, C.E., Townsend Peterson, A., Soberón, J., Singarayer, J., Valdes, P., *et al.* (2019). Spatio-temporal climate change contributes to latitudinal diversity gradients. *Nat. Ecol. Evol.*, 3, 1419–1429.
- Schiner, J. (1854). Fauna der Adelsberger-, Lueger- und Magdalen-Grotte. In: Barr TC

- (1968) Cave ecology and the evolution of troglobites. In: *Evol Biol* 2. pp. 35–102.
- Silva, M.S. & Ferreira, R.L. (2016). The first two hotspots of subterranean biodiversity in South America. *Subterr. Biol.*, 19, 1–21.
- Simon, K.S. (2012). Cave Ecosystems. In: *Encyclopedia of Caves - Second Edition*. pp. 99–102.
- Trajano, E. (2012). Ecological Classification of Subterranean Organisms. In: *Encyclopedia of Caves - Second Edition*. pp. 275–277.
- Trajano, E. & Bichuette, M.E. (2010). Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. *Subterr. Biol.*, 7, 1–16.
- Trajano, E. & Cobolli, M. (2012). Evolution of Lineages. In: *Encyclopedia of Caves*. pp. 295–304.
- Trajano, E., Gallão, J.E. & Bichuette, M.E. (2016). Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. *Biodivers. Conserv.*, 25, 1805–1828.
- Vandel, A. (1965). *Bioespeleology - The Biology of Cavernicolous Animals*. Pergamon Press.
- Zagmajster, M., Culver, D.C. & Sket, B. (2008). Species richness patterns of obligate subterranean beetles (Insecta: Coleoptera) in a global biodiversity hotspot - Effect of scale and sampling intensity. *Divers. Distrib.*, 14, 95–105.