



35^o
Bonito - MS

ANAIS do 35^o Congresso Brasileiro de Espeleologia
19 - 22 de julho de 2019 - ISSN 2178-2113 (online)



O artigo a seguir é parte integrando dos Anais do 35^o Congresso Brasileiro de Espeleologia disponível gratuitamente em www.cavernas.org.br.

Sugerimos a seguinte citação para este artigo:

ALVARENGA, D.A. et al. Como a fauna de invertebrados responde a heterogeneidade de habitat em cavernas de regiões semiáridas da Namíbia e do Brasil?. In: ZAMPAULO, R. A. (org.) CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 35, 2019. Bonito. *Anais...* Campinas: SBE, 2019. p.581-589. Disponível em: <http://www.cavernas.org.br/anais35cbe/35cbe_581-589.pdf>. Acesso em: *data do acesso*.

Esta é uma publicação da Sociedade Brasileira de Espeleologia.
Consulte outras obras disponíveis em www.cavernas.org.br

COMO A FAUNA DE INVERTEBRADOS RESPONDE A HETEROGENEIDADE DE HABITAT EM CAVERNAS DE REGIÕES SEMIÁRIDAS DA NAMÍBIA E DO BRASIL?

*HOW DOES THE INVERTEBRATE FAUNA RESPOND THE HABITAT HETEROGENEITY IN CAVES OF
SEMIARID REGIONS OF NAMIBIA AND BRAZIL?*

Denizar de Almeida ALVARENGA (1,2); Vinícius da Fontoura SPERANDEI (1,3); Marconi SOUZA SILVA (1); Rodrigo Lopes FERREIRA (1)

- (1) Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Departamento de Biologia, Setor de Zoologia Geral, Universidade Federal de Lavras.
- (2) Programa de pós-graduação em Ecologia Aplicada, Universidade Federal de Lavras.
- (3) Programa de pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal de São João del-Rei.

Contatos: denizar.alvarenga@gmail.com; vinicius.sperandei@gmail.com; marconisilva@ufla.br; drops@ufla.br.

Resumo

Assim como em outros ambientes terrestres, as comunidades cavernícolas podem ser moldadas por variações em fatores ambientais e processos evolutivos. A África e a América do Sul, anteriormente conectadas, passaram por processos semelhantes que deram origem aos seus biomas semiáridos, inclusive direcionando a evolução de adaptações na sua fauna. Buscando compreender como a heterogeneidade de habitat atua sobre a fauna de invertebrados em cavernas de biomas mais áridos, coletamos em cavernas nestes ambientes no Brasil e na Namíbia. Avaliamos parâmetros como a diversidade de substrato, tipo de substrato, temperatura, umidade relativa, distância da entrada e distância entre cavernas. Testamos então a relação destas variáveis com a similaridade da fauna, coletada em setores de 30m² em cavernas dos dois países. Os testes revelaram relações significativas com alguns tipos de substrato, dentre os quais, recursos orgânicos. Das variáveis testadas, a umidade relativa foi um fator em comum com grande poder explicativo sobre variações na composição da fauna nas duas regiões. Quando classificados em duas classes distintas de acordo com sua umidade relativa (secos e úmidos), os setores secos tiveram os maiores valores de riqueza nas duas regiões amostradas. Araneae e Coleoptera foram as ordens mais ricas, representadas por organismos troglófilos amplamente encontrados em cavernas. Discutimos sobre como a aptidão de certos grupos e pré-adaptações da fauna nestes ambientes podem ter refletido na maior riqueza dos setores mais secos das cavernas avaliadas.

Palavras-Chave: Caatinga; savana; gradientes ambientais; similaridade de fauna.

Abstract

As in other terrestrial environments, cave communities can be shaped by variations in environmental factors and evolutionary processes. Africa and South America, previously connected, underwent similar processes that gave rise to their semiarid biomes, including directing the evolution of adaptations in their fauna. Seeking to understand how the heterogeneity of habitat acts on the invertebrate fauna in caves of more arid biomes, we collect in caves in these environments in Brazil and in Namibia. We evaluated parameters such as substrate diversity, substrate type, temperature, relative humidity, distance of entrance and distance between caves. We then tested the relation of these variables with the similarity of the fauna, collected in 30m² sectors in caves of the two countries. The tests revealed significant relationships with some types of substrate, among which organic resources. From the variables tested, relative humidity was a common factor with great explanatory power on variations in fauna composition in the two regions. When classified into two distinct classes according to their relative humidity (dry and wet), the dry sectors had the highest values of richness in the two regions sampled. Araneae and Coleoptera were the richest orders, represented by troglophiles widely found in caves. We discussed how the suitability of certain groups and pre-adaptations of the fauna in these environments may have reflected in the richness of the driest sectors of the caves evaluated.

Keywords: Caatinga; savanna; environmental gradients; similarity of fauna.

1. INTRODUÇÃO

Existem inúmeros mecanismos responsáveis pela distribuição de organismos nos mais diversos ambientes terrestres (ODUM; BARRETT, 2006). Fatores ambientais e temporais geram respostas e estratégias de vida muito variadas tanto na fauna como na flora (ODUM; BARRETT, 2006; TOWSEND et al., 2009).

A heterogeneidade de habitat é um dos fatores com uma importante participação nos gradientes de diversidade dos seres vivos (TEWS et al., 2004). De forma simplificada, quanto maior a complexidade de um habitat, maior a capacidade do mesmo de permitir a coexistência de mais espécies, pois haverá provavelmente uma maior quantidade de microhabitats a serem ocupados. Além disso, ambientes mais heterogêneos têm maior probabilidade de fornecer refúgio às condições adversas do ambiente e serem palco de processos de evolução e especiação após o isolamento (TEWS et al., 2004; STEIN et al., 2014).

As cavernas são bons exemplos neste contexto, já que são conhecidas pela natureza relictiva e evolução diferenciada sobre a fauna que as habita (POULSON; WHITE, 1969; BARR; HOLSINGER, 1985). Em parte, isso é resultado do seu relativo isolamento do ambiente externo bem como de suas condições limitantes, como a ausência de luz e tendência à oligotrofia (POULSON; WHITE, 1969; BARR; HOLSINGER, 1985; TRAJANO, 2005; CULVER; PIPAN, 2009). Os ambientes hipógeos frequentemente abrigam organismos que tiveram antepassados epígeos que se refugiaram de eventos climáticos no passado, consequentemente, evoluindo nestes habitats e contribuindo para a diversidade atual observada em várias regiões do planeta (CULVER; SKET, 2000; DEHARVENG, 2005; TRAJANO et al., 2016).

Brasil e África passaram por processos bastante semelhantes que moldaram sua divisão paisagística ao longo das eras geológicas (AXELROD; RAVEN, 1978; LAVINA; FAUTH, 2011). Anteriormente conectados e marcados pelo clima árido em uma extensa faixa latitudinal, seus biomas sofreram retrações e expansões nas áreas mais secas e úmidas (LAVINA; FAUTH, 2011; ZANELLA, 2011). Assim, nas porções com menor precipitação, ambientes xéricos como a caatinga brasileira e regiões mais áridas da savana africana, como as da Namíbia, se estabeleceram (WERGER, 1978; ZANELLA, 2011). Ambas as regiões apresentam diversos organismos relictos, desde plantas a artrópodes adaptados à condição árida

(AXELROD; RAVEN, 1978; ZANELLA, 2011), compartilhando, inclusive, famílias e gêneros (AXELROD; RAVEN, 1978; SHARRATT et al., 2000).

A partir desse contexto, o objetivo principal deste trabalho foi verificar as respostas das comunidades de invertebrados subterrâneos à heterogeneidade de habitat em cavernas de duas regiões semiáridas na Namíbia e no Brasil. Adicionalmente, discutimos brevemente sobre as semelhanças nas comunidades cavernícolas de ambas as regiões.

2. METODOLOGIA

Área de estudo

As coletas na Namíbia ocorreram na primeira quinzena de novembro de 2018, em seis cavernas do *Karstveld* (Figura 1), região cárstica composta por dolomitos e calcários do *Otavi Group* (GOUDIE; VILES, 2015), nas cidades de *Otavi*, *Grootfontein* e *Tsumeb*. A região apresenta índices pluviométricos mais elevados em relação à outras regiões mais áridas do país (cerca de 600 mm anuais), dando suporte à manutenção de uma vegetação savânica mais densa, classificada como “*Three-and-shrub Savanna*” (MENDELSON, 2002). Assim, a partir dessa região semiárida (HOLDRIDGE et al., 1971; SCHULZE; MCGEE, 1978; HASSLER et al., 2010) há um gradiente de cobertura vegetal com as áreas mais ao sul e a oeste, marcadas por desertos e semidesertos (HASSLER et al., 2010). No Brasil, no início de dezembro de 2018, coletamos em quatro cavernas no extremo norte da Bahia, nos municípios de Campo Formoso e Ouro-lândia. As cavernas estão inseridas em dolomitos do Grupo Una, em uma região semiárida de Caatinga (Figura 2) ou Savana-estépica, segundo Manual Técnico da Vegetação Brasileira (IBGE, 2012). No local, a média anual de precipitação não ultrapassa os 700 mm (ALVAREZ et al., 2013). Ambas as regiões foram visitadas para a coleta no início do período chuvoso. As cavernas amostradas e o número de setores, juntamente com suas localizações, são indicadas nas tabelas 1 e 2.

Tabela 1: Cavernas amostradas na Namíbia.

Caverna	Setores	Localização (UTM)
<i>Ghaub</i>	6	7843243,50596 N; 791673,126893 E
<i>Marchenhohle</i>	2	7836291,35891 N; 734540,644023 E
<i>Uhleinharst</i>	2	7836291,41957 N; 734477,434877 E
<i>Porkupine</i>	1	7836419,57294 N;

<i>Aigamas</i>	2	734557,258966 E 7846704,51462 N; 739679,553234 E
<i>Scorpions Maze</i>	1	7840728,88319 N; 796705,928541 E

Tabela 2: Cavernas amostradas no Brasil.

Caverna	Setores	Localização (UTM)
Toca dos Ossos	3	8790903,79409 N; 275118,222499 E
Toca da Barriguda	4	8878453,08911 N; 297050,259085 E
Toca do Morrinho	5	8870811,09462 N; 289841,277647 E
Toca da Boa Vista	2	8876258,14153 N; 296089,305479 E



Figura 1: Karstveld e a fitofisionomia *Tree-and-shrub Savanna*, presente nas regiões semiáridas da Namíbia. Fotografia tirada de local junto às cavernas coletadas.



Figura 2: Região junto ao distrito de Laje dos Negros no município de Campo Formoso/BA, próxima às cavernas coletadas, exibindo fitofisionomia característica da Savana-estépica ou Caatinga (IBGE, 2012).

Coleta dos dados

As unidades amostrais de coleta compreenderam setores demarcados no piso das cavernas ao longo de seu desenvolvimento linear. Os 28 setores (14 em cada região) mediam 30m² e cada um estava subdividido em 10 subseções (Figura 3), de modo que cada subunidade teve registrada o percentual de cobertura dos substratos presentes (guano, fezes, rocha, cascalho, sedimento fino, blocos, detritos animais, detritos vegetais, piso estalagmítico, fungos, raízes, gotejamento, termiteiros) permitindo assim o cálculo da diversidade de substratos dos setores. As coletas foram feitas dentro dessas áreas delimitadas de 30m² com o auxílio de pinças e pincéis, armazenando os espécimes testemunho em álcool 70% e contabilizando os demais para a obtenção dos dados de riqueza e abundância. Cada setor também teve registrada a temperatura e umidade relativa com o uso de termo higrômetro digital. Medimos também suas distâncias em relação às entradas das cavernas com trenas a laser.

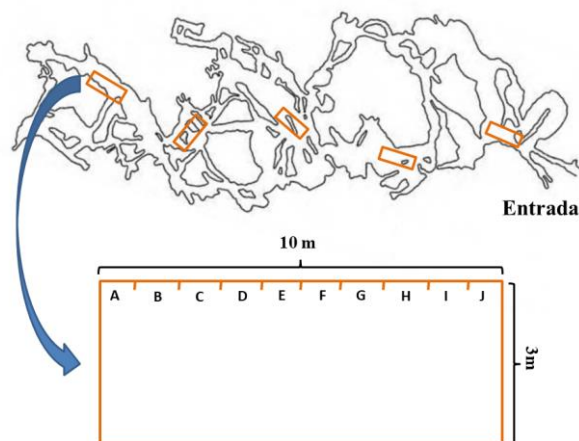


Figura 3: Esquema da distribuição dos setores para coleta de dados numa caverna hipotética. Os elementos na figura não estão em escala.

Análise dos dados

Em laboratório o material foi triado e separado em morfótipos, com auxílio de lupas estereoscópicas.

A heterogeneidade de substrato foi medida calculando-se sua diversidade em cada setor, assumindo que setores mais diversos são mais heterogêneos. Para este cálculo foi utilizado o índice de *Shannon-Weaver*.

A similaridade de fauna entre os setores de cada região foi calculada por meio de um ANOSIM, utilizando o índice de *Bray-Curtis* e as cavernas

amostradas como fatores (CLARKE, 1993; CLARKE et al., 2014).

Testes de regressão linear foram feitos para verificar possíveis correlações entre a riqueza, abundância e umidade relativa com a distância da entrada das cavidades.

As possíveis relações entre as variáveis preditoras (diversidade e tipos de substrato, temperatura, umidade relativa, distância de entradas, distância entre cavidades) e a composição da fauna foram testadas com o DistLM. Nesta análise utilizamos o método *Forward* e o critério de seleção AICc (ANDERSON et al., 2006; CLARKE et al., 2014).

A variável significativa indicada no DistLM com maior força de explanação para as duas regiões foi classificada em duas categorias. Como se tratou de uma variável contínua aferida para cada setor, extraímos a diferença entre os valores máximo e mínimo encontrados em cada região. Esses valores foram divididos em dois, formando dois agrupamentos para o estabelecimento dos intervalos das classes. Desta maneira, cada setor de acordo com o valor da variável, foi inserido na sua respectiva categoria. Em seguida, testamos a separação dos grupos a partir da análise de similaridade com um ANOSIM, utilizando as categorias obtidas como fator.

Box-plots foram feitos para indicar a separação dos grupos de setores conforme sua riqueza média, usando as categorias do passo anterior como variável de agrupamento. Possíveis diferenças entre a riqueza média obtida com os conjuntos de setores de cada país e a riqueza média de táxons por região também foram testadas. Como os dados de riqueza dos setores foram normalizados pela função log, usamos o teste T para avaliar a significância da separação dos grupos. Esta análise foi feita no software *Statistica*.

Todas as análises utilizadas, com exceção desta última, foram feitas no software *Primer*.

3. RESULTADOS

Um total de 870 indivíduos de 66 espécies foram capturados e contabilizados em 14 setores na Namíbia. No Brasil, 1363 indivíduos de 39 espécies, foram contabilizados e coletados em 14 setores. Os táxons com seus respectivos valores de riqueza nas regiões amostradas são mostrados no gráfico 1. Araneae e Coleoptera foram as ordens com maior riqueza em ambos os países.

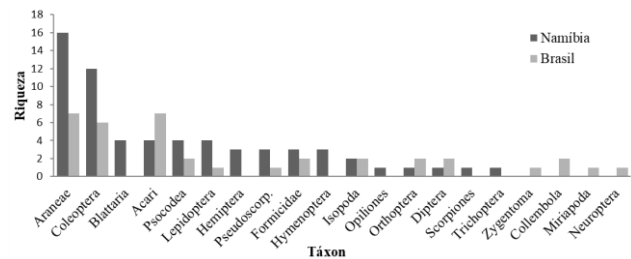


Gráfico 1: Dados de riqueza dos táxons inventariados nos setores das cavernas do Brasil e da Namíbia.

Para os setores coletados no Brasil, o ANOSIM com fator “caverna” mostrou uma diferença significativa quanto à similaridade entre as seguintes cavernas: Toca dos Ossos com Toca da Barriguda ($p=0,029$; $R=92\%$) e com Toca do Morrinho ($p=0,018$; $R=64\%$); Toca da Barriguda com Toca do Morrinho ($p=0,032$; $R=60\%$); Toca do Morrinho com Toca da Boa Vista ($p=0,048$; $R=83\%$). Já em relação à similaridade entre os setores coletados da Namíbia, não houve diferenças significativas entre as cavernas.

Os testes marginais do DistLM mostraram que a composição dos setores no Brasil respondeu significativamente às variações na temperatura ($p=0,001$; $R=21\%$), umidade relativa ($p=0,004$; $R=21\%$), detritos vegetais ($p=0,01$; $R=19\%$), sedimento fino ($p=0,05$; $R=13\%$) e distância entre cavidades ($p=0,001$, $R=39\%$). Na Namíbia a composição dos setores respondeu de forma significativa a umidade relativa ($p=0,003$; $R=19\%$), distância da entrada ($p=0,009$; $R=17\%$), guano ($p=0,02$; $R=14\%$), rocha ($p=0,009$; $R=17\%$), blocos ($p=0,04$; $R=13\%$), detritos animais ($p=0,05$; $R=10\%$), fungos ($p=0,02$; $R=14\%$) e distância entre cavernas ($p=0,001$; $R=34\%$).

Já segundo os testes sequenciais o melhor modelo para a Brasil abrangeu distância entre cavidades e umidade relativa, respondendo 55% da variação. Para a Namíbia, o melhor modelo respondeu a 19% da variação correspondendo somente a variável “umidade relativa”.

A riqueza dos setores, abundância e umidade relativa se mostraram correlacionadas com a variável distância de entrada apenas na Namíbia.

Com exceção da distância entre as cavernas, proporcionalmente, a variável aferida para cada setor com maior poder explicativo e significativo para alterações na composição dos setores nas duas regiões amostradas foi umidade relativa.

Com base nisto, categorizamos os setores de cada país em “secos” e “úmidos” para verificar

como a fauna se comportou diante desta variável que se mostrou importante. Para isto, o valor da diferença entre a maior e a menor umidade relativa aferida para cada região (28 e 88% de umidade relativa na Namíbia e 65 e 93% no Brasil) foi dividido por dois estabelecendo os intervalos das duas classes. Assim, com base em seus valores de umidade relativa, cada setor foi agrupado em sua respectiva categoria.

A partir destas categorias, verificamos a partir de box-plots com o teste T (gráficos 2 e 3) que os setores mais secos tiveram maior riqueza média na Namíbia ($p=0,0085$). Nos setores amostrados em cavernas do Brasil, a riqueza média também se mostrou maior nos setores mais secos ($p=0,0328$). As diferenças entre riqueza média dos setores de cada país e de riqueza média por táxon em cada região não foram significativas.

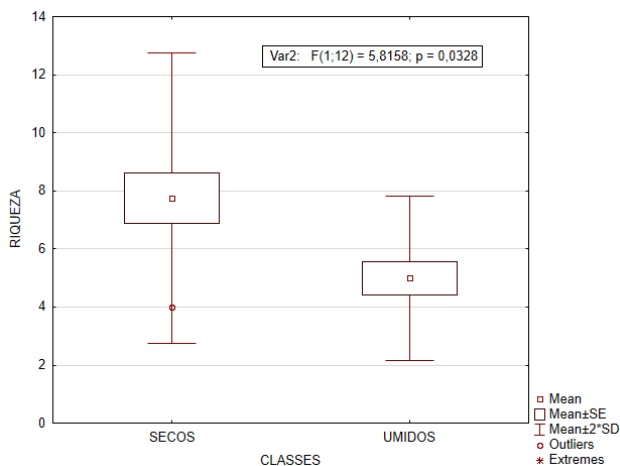


Gráfico 2: Variação da riqueza média entre setores secos e úmidos em cavernas no Brasil.

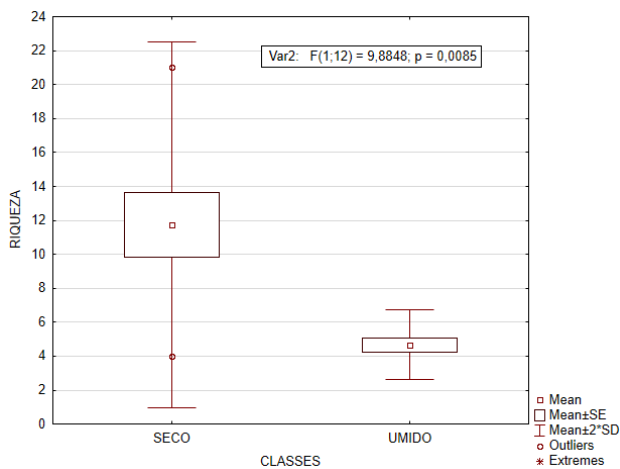


Gráfico 3: Variação da riqueza média entre setores secos e úmidos em cavernas na Namíbia.

4. DISCUSSÃO

Adicionalmente o ANOSIM (utilizando as classes de umidade como fator) revelou que, com relação à similaridade da fauna, os setores mais secos e os setores mais úmidos foram significativamente diferentes entre si em ambas as regiões estudadas ($p=0,006$, $R=33\%$; no Brasil; $p=0,002$, $R=56\%$ na Namíbia).

Estudos com cavernas em regiões de maior aridez próximas dos trópicos devem levar em consideração alguns aspectos. Cavernas nestas regiões tem um aporte limitado de recursos particulados pela água, em parte pela rápida lixiviação (SOUZA-SILVA et al., 2011). Assim outras fontes de recurso, como o guano e carcaças, tem um papel essencial no suporte à colonização dos organismos e inclusive são bons indicadores da comunidade residente (FERREIRA; MARTINS, 1999, 2009).

Além disso, temos o fato de que a escassez de recursos dá vantagem aos organismos generalistas e oportunistas (TRAJANO, 2005). Isso nos ajuda a compreender o porquê da diversidade de substratos, que incluía os recursos, não ter apresentado efeito significativo sobre as comunidades avaliadas, mas sim alguns componentes testados separadamente. De acordo com os resultados, guano, detritos vegetais, detritos animais e fungos tiveram relação com as variações na composição da fauna entre os setores nas regiões estudadas. Na Namíbia, guano, fungos e detritos animais não ocorreram em todos os setores avaliados. O mesmo se aplica ao Brasil, mas no caso com a ocorrência de detritos vegetais, que se restringiram a apenas alguns setores. De fato, a ocorrência efêmera de recursos é um fator determinante, direcionando e possibilitando a colonização pela fauna dependente dos mesmos (POULSON, 2005; HOWARTH; MOLDOVAN, 2018). Juntamente com os recursos orgânicos citados acima, sedimento fino e blocos também são caracterizados como microhabitats em cavernas (HOWARTH; MOLDOVAN, 2018). Estes podem servir de abrigo a pequenos distúrbios no ambiente e os organismos podem ainda tirar vantagem destes refúgios em suas interações bióticas (KEPPEL et al., 2012).

A noção de que o clima de uma caverna é invariável é geralmente adotada em grande parte da literatura (BADINO, 2010). Entretanto, pequenas variações de temperatura e umidade dentro de uma caverna ou entre cavernas diferentes podem explicar muitos dos seus processos (BADINO, 2010). Outro fator com reconhecida influência em cavernas de

regiões semiáridas é a sazonalidade acentuada, que pode alterar as dinâmicas populacionais das comunidades cavernícolas (BENTO et al., 2016). Por isso, é importante que o delineamento amostral possibilite a abrangência de um maior conjunto de dados, evidenciando assim variações que numa escala mais restrita poderiam não ser encontradas (BADINO, 2010). De fato, as variações na umidade relativa neste estudo revelaram ter sido um dos fatores determinantes para as variações na composição nos setores em ambas regiões. Como mostrado, os setores mais secos tiveram em média maior riqueza.

A ocorrência de certos grupos taxonômicos ajuda a compreender os resultados encontrados neste estudo. Araneae, Zygentoma e Psocodea, por exemplo, foram ordens recorrentes nos setores mais secos, inclusive apresentando grandes populações dentre as espécies encontradas.

Na sua grande maioria, Araneae esteve representada por espécies das famílias Sicariidae, Pholcidae, Corinnidae e Theridiidae, famílias com diversas espécies troglófilas relatadas em cavernas (REDELL, 2005). Sicariidae, representada em ambas as regiões pelos gêneros *Loxosceles* e *Sicarius*, é uma família recorrente em cavernas secas (FERREIRA et al., 2005). Espécies dessas famílias possuem grande motilidade e elevada aptidão a colonização de cavernas, conseguindo alcançar recursos em áreas mais profundas (FERREIRA & MARTINS, 1998).

Observada nas cavernas de ambos os países, Psocodea esteve representada nos setores coletados por dois gêneros da mesma tribo, Sensitibillini (Afrotroglá na Namíbia e Neotroglá no Brasil). Segundo a literatura, estes organismos são encontrados em áreas mais secas de cavernas, geralmente muito oligotróficas (LIENHARD, 2007; LIENHARD et al., 2010). Estes fatores podem estar relacionados com a coevolução e reversão sexual apresentada por espécies dos dois gêneros (YOSHIZAWA et al., 2018).

Grandes populações de traças do gênero *Ctenolepisma* (Zygentoma: Lepismatidae) foram observadas nos setores mais secos das cavernas no Brasil. Em cavernas secas, este grupo geralmente ocorre associado a manchas de guano, sendo relatada a predação por aranhas do gênero *Loxosceles* (FERREIRA et al., 2007; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2014).

Também podemos estabelecer uma possível relação com o contexto evolutivo de ambas as regiões. Como já foi introduzido, as regiões

estudadas tiveram em comum alguns processos no passado que resultaram na atual condição xérica. Isso conduziu inclusive processos evolutivos na fauna e flora além de ter determinado a sua distribuição (WERGER, 1978; AXELROD; RAVEN, 1978; LAVINA; FAUTH, 2011; ZANELLA, 2011; ALBUQUERQUE et al., 2012; HOETZEL et al., 2015).

Invertebrados de ambientes áridos apresentam adaptações à baixa disponibilidade de água, como tolerância fisiológica a dessecação e alterações na cutícula (SOMME, 1995). Essas adaptações dos organismos epígeos podem representar pré-adaptações aos ambientes subterrâneos, dando grande vantagem à colonização dos mesmos (CHRISTIANSEN, 2005). A relação entre as comunidades cavernícolas e seus ancestrais epígeos com traços pré-adaptativos é amplamente discutida na literatura, tendo em vista as relações filogenéticas observadas em muitos táxons (ADEN, 2005; TRAJANO; CARVALHO, 2017; MAMMOLA, 2018). Logo, é presumível assumir que os táxons troglófilos pré-adaptados às condições áridas representam uma boa parte das comunidades cavernícolas avaliadas, o que pode explicar sua maior ocorrência e aptidão aos setores mais secos nas cavernas de ambas as regiões.

5. CONCLUSÕES

Compreender os processos que orientam a distribuição dos organismos cavernícolas requer uma abordagem complexa. Uma avaliação espacial mais abrangente em uma ou mais cavernas num contexto regional pode revelar pequenas variações com um grande poder explicativo entre parâmetros bióticos e abióticos. A relação significativa entre a composição da fauna com microhabitats específicos e não com a diversidade geral dos substratos, reforça o quanto uma comunidade cavernícola é dependente de recursos externos. Como foi um parâmetro abiótico com grande poder explicativo em ambas as regiões, a umidade relativa foi determinante para as comunidades avaliadas. Acreditamos que a maior ocorrência de grupos taxonômicos aptos a colonizarem cavernas mais secas e o histórico evolutivo sob condições xéricas refletiram na maior riqueza nos setores mais secos. Finalmente, este estudo reforça o quanto variações em parâmetros ambientais podem ter influência semelhante sobre a fauna cavernícola de diferentes regiões semiáridas do planeta.

6. AGRADECIMENTOS

Agradecimento especial ao Professor Dr. Grzegorz Kopij da Universidade da Namíbia, que foi de fundamental importância na organização da viagem, nos recebendo e acompanhando nas coletas em seu país. Aos orientadores Rodrigo e Marconi

pela oportunidade de conduzir este estudo como parte da dissertação de mestrado. Aos colegas Vitor e Rafaela pela companhia nas viagens e ajuda imprescindível em campo. Aos amigos do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea pela ajuda nas análises estatísticas e orientações.

REFERÊNCIAS

- ADEN, E. Adaptation to Darkness. In: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Ed.). **Encyclopedia of caves**. Amsterdam: Elsevier, 2005. p. 1-4.
- ALBUQUERQUE, U. P.; ARAÚJO, E. L.; EL-DEIR, A. C. A.; LIMA, A. L. A.; SOUTO.; BEZERRA, B. M.; FERAZ, E. M. N.; FREIRE, E. M. X.; SAMPAIO, E. V. S. B.; LAS-CASAS, F. M. G.; MOURA, G. J. B.; PEREIRA, G. A.; MELO, J. B.; RAMOS, M. A.; RODAL, M. J. N.; SCHIEL, N.; LYRA-NEVES, R. M.; ALVEZ, R. R. N.; AZEVEDO-JUNIOR, S. M.; JUNIOR, W. R. T.; SEVERI, W. Caatinga revisited: ecology and conservation of an important seasonal dry forest. **The Scientific World Journal**, v. 2012, p. 1-18, 2012.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ANDERSON, M. J. Distance- based tests for homogeneity of multivariate dispersions. **Biometrics**, v. 62, n. 1, p. 245-253, 2006.
- AXELROD, D. I.; RAVEN, P. H. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. In: WERGER, M. J.; VAN BRUGGEN, A. C. (Ed.). **Biogeography and ecology of southern Africa**. Springer Science & Business Media, 1978. p.77-131.
- BADINO, G. Underground meteorology-“What’s the weather underground?”. **Acta Carsologica**, v. 39, n. 3, 2010.
- BARR JR, T. C.; HOLSINGER, John R. Speciation in cave faunas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1, p. 313-337, 1985.
- BENTO, D. M.; FERREIRA, R. L.; PROUS, X.; SOUZA-SILVA, M.; BELLINI, B. C.; VASCONCELLOS, A. Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 78, n. 2, p. 61, 2016.
- CHRISTIANSEN, K. Morphological Adaptations. In: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Ed.). **Encyclopedia of caves**. Amsterdam: Elsevier, 2005. p. 386-397.
- CLARKE, K. R. Non- parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian journal of ecology**, v. 18, n. 1, p. 117-143, 1993.
- CLARKE, K. R.; SOMERFIELD, P. J.; WARWICK, R. M. **Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation**, 3rd edition. PRIMER-E, Plymouth, 2014.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The biology of caves and other subterranean habitats**. OUP Oxford, 2009. 273 p.
- CULVER, D. C.; SKET, B. Hotspots of subterranean biodiversity in caves and wells. **Journal of cave and Karst studies**, v. 62, n. 1, p. 11-17, 2000.
- DEHARVENG, L. Diversity Patterns in the Tropics. In: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Ed.). **Encyclopedia of caves**. Amsterdam: Elsevier, 2005. p.166-170.

- FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Mapping subterranean resources: The cave invertebrates distribution as indicator of food availability. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 11, n. 2, 2009.
- FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. **Tropical zoology**, v. 12, n. 2, p. 231-252, 1999.
- FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Diversity and distribution of spiders associated with bat guano piles in Morrinho Cave (Bahia State, Brazil). **Diversity and distributions**, p. 235-241, 1998.
- FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P.; PROUS, X. Structure of bat guano communities in a dry Brazilian cave. **Tropical Zoology**, v. 20, n. 1, p. 55-74, 2007.
- FERREIRA, R. L.; PROUS, X.; MACHADO, S. F.; MARTINS, R. P. Population dynamics of *Loxosceles similis* (Moenkhaus, 1898) in a Brazilian dry cave: a new method for evaluation of population size. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 7, n. 1, 2005.
- GOUDIE, A.; VILES, H. **Landscapes and landforms of Namibia**. Springer, 2014. 164 p.
- HASSLER, S. K.; BEIERKUHLEIN, J. E.; SAMIMI, C.; WAGENSEIL, H.; JENTSH, A. Vegetation pattern divergence between dry and wet season in a semiarid savanna—Spatio-temporal dynamics of plant diversity in northwest Namibia. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 11, p. 1516-1524, 2010.
- HOETZEL, S.; DUPONT, L. M.; WEFER, G. Miocene–Pliocene vegetation change in south-western Africa (ODP Site 1081, offshore Namibia). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 423, p. 102-108, 2015.
- HOLDRIDGE, L. R.; GRENKE, W. C.; HATHEWAY, W. H., LIANG; T.; ZOSI, J. A. 1971. **Forest Environments in Tropical Life Zones**. Pergamon Press. 1971. 747 p.
- HOWARTH, F. G.; MOLDOVAN, O. T. Where Cave Animals Live. In: MOLDOVAN, O. T. et al. **Cave Ecology**. Cham: Springer, 2018. p. 23-40.
- IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira. **Manuais técnicos em geociências**, v. 1, 2012. 271p.
- KEPPEL, G.; VAN NIEL, K. P.; WARDELL-JOHNSON, G. W.; YATES, C. J.; BYRNE, M.; MUCINA, L.; SCHUT, A. G. T.; HOPPER, S. D.; FRANKLIN, S. E. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 4, p. 393-404, 2012.
- LAVINA, E. L.; FAUTH, G. Evolução Geológica da América do Sul nos Últimos 250 Milhões de Anos. In: ALMEIDA, E. A. B. et al. **Biogeografia da América do Sul: padrões & processos**. 2011. p.3-14.
- LIENHARD, C. Description of a new African genus and a new tribe of Speleketorinae (Psocodea:Psocoptera: Prionoglarididae). **Revue suisse de Zoologie**, v. 114, n. 3, p. 441-470, 2007.
- LIENHARD, C.; OLIVEIRA DO CARMO, T.; FERREIRA, R. L. A new genus of Sensitibillini from Brazilian caves (Psocodea:Psocoptera: Prionoglarididae). **Revue suisse de Zoologie**, v. 117, n. 4, p. 611, 2010.
- MAMMOLA, S. Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. **Ecography**, v. 41, p.1-21. 2018.
- MENDELSON, J. **Atlas of Namibia: a portrait of the land and its people**. New Africa Books (Pty) Ltd, 2002. 201 p.
- ODUM, E. P.; BARRETT, G. W. **Fundamentos de ecologia**. 2006. 632 p.

- PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Ultrastructural analysis and polymorphisms in *Coarazuphium caatinga* (Coleoptera: Carabidae, Zuphiini), a new Brazilian troglobitic beetle. **Zootaxa**, v. 3765, n. 6, p. 526-540, 2014.
- POULSON, T. L. Food Sources. In: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Ed.). **Encyclopedia of caves**. Amsterdam: Elsevier, 2005. p.255-264.
- POULSON, T. L.; WHITE, W. B. The cave environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971-981, 1969.
- REDDELL, J. R. Spiders and Related Groups. In: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Ed.). **Encyclopedia of caves**. Amsterdam: Elsevier, 2005. p.554-565.
- SCHULZE, R. E.; MCGEE, O. S. Climatic indices and classifications in relation to the biogeography of southern Africa. In: WERGER, M. J.; VAN BRUGGEN, A. C. (Ed.). **Biogeography and ecology of southern Africa**. Springer Science & Business Media, 1978. p.19-55.
- 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. **Biodiversity & Conservation**, v. 9, n. 1, p. 107-143, 2000.
- SOMME, L. **Invertebrates in hot and cold arid environments**. Springer Science & Business Media, 2012. 277 p.
- SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. *Loxosceles* spiders (Araneae Sicariidae) preying on invertebrates in Brazilian caves. **Speleobiology Notes**, v. 6, p. 27-32, 2014.
- SOUZA-SILVA, M.; MARTINS, R.P.; FERREIRA, R.L. Trophic Dynamics in a Neotropical Limestone Cave. **Subterranean Biology**, v. 9, p. 127-138. 2011.
- STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology letters**, v. 17, n. 7, p. 866-880, 2014.
- TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBORGER, K.; WICHMANN, M. C.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of biogeography**, v. 31, n. 1, p. 79-92, 2004.
- TOWNSEND, C.R.; BEGON, M.; HARPER, J.L. **Fundamentos em ecologia**. Artmed Editora, 2009. 464 p.
- TRAJANO, E. Evolution of Lineages. In: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Ed.). **Encyclopedia of caves**. Amsterdam: Elsevier, 2005. p.230-234.
- TRAJANO, E.; DE CARVALHO, M. R. Towards a biologically meaningful classification of subterranean organisms: a critical analysis of the Schiner-Racovitza system from a historical perspective, difficulties of its application and implications for conservation. **Subterranean biology**, v. 22, p. 1, 2017.
- TRAJANO, E.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 10, p. 1805-1828, 2016.
- WERGER, M. J. A. Biogeographical division of southern Africa. In: WERGER, M. J.; VAN BRUGGEN, A. C. (Ed.). **Biogeography and ecology of southern Africa**. Springer Science & Business Media, 1978. p.145-171.
- YOSHIZAWA, K.; FERREIRA, R. L.; YAO, I.; LIENHARD, C.; KAMIMURA, Y. Independent origins of female penis and its coevolution with male vagina in cave insects (Psocodea: Prionoglarididae). **Biology letters**, v. 14, n. 11, p. 1, 2018.
- ZANELLA, F. C. V. Evolução da Biota da Diagonal de Formações Abertas Secas da América do Sul. In: ALMEIDA, E. A. B. et al. **Biogeografia da América do Sul: padrões & processos**. 2011. p.198-221.