

Camile Sorbo Fernandes

Diversidade Funcional e Negra de Isópodes Subterrâneos em  
Áreas Cársticas do Centro-Leste do Brasil

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências

**Orientadora:** Profa. Dra. Maria Elina Bichuette

São Carlos, SP

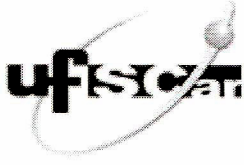
2015

Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da Biblioteca Comunitária UFSCar  
Processamento Técnico  
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

F363d      Fernandes, Camile Sorbo  
            Diversidade funcional e negra de isópodes  
            subterrâneos em áreas cársticas do centro-leste do  
            Brasil / Camile Sorbo Fernandes. -- São Carlos :  
            UFSCar, 2015.  
            96 p.

            Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São  
            Carlos, 2015.

            1. Cavernas. 2. Isopoda. 3. Regras de assembléia.  
            4. Serra do Ramalho. I. Título.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Tese de Doutorado da candidata Camile Sorbo Fernandes, realizada em 24/08/2015:

Profa. Dra. Maria Elina Bichuette  
UFSCar

Prof. Dr. Marco Antonio Portugal Luttembarck Batalha  
UFSCar

Profa. Dra. Eleonora Trajano  
USP

Profa. Dra. Maria Lucia Negrêirs Fransozo  
UNESP

Profa. Dra. Paula Beatriz de Araujo  
UFRGS



## **Laboratório de Estudos Subterrâneos**

Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva – DEBE

Universidade Federal de São Carlos – UFSCar

*Dedico este trabalho à minha família, especialmente  
ao meu pai, Paulo Roberto Fernandes*

## AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, profa. Dra. Maria Elina Bichuette. Obrigada pela oportunidade de estudar um ambiente tão fascinante como o subterrâneo; por ter me levado aos lugares mais lindos; pelas oportunidades de trabalho; por todo o aprendizado e exemplo de profissionalismo que tive; pela amizade e conversas; pelas críticas construtivas; por tentar me fazer ser menos antissocial; pela participação ativa em todas as etapas desse trabalho. Obrigada por compartilhar ideias e por sempre ler e corrigir prontamente nossos manuscritos. Por fim, pela confiança concedida a mim.

Ao prof. Dr. Marco A. Batalha pelo auxílio em todas as etapas desse trabalho. Pela participação na concepção do projeto e em todo o andamento da sua execução. Suas críticas sinceras e a disponibilidade em resolver dúvidas foram essenciais e contribuíram muito com a minha formação.

O profissionalismo desses dois professores é um exemplo a ser seguido.

Ao Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) e aos funcionários e professores do Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) nesta Instituição por todas as facilidades obtidas e pelo aprendizado durante o curso. Especialmente ao João Augusto da Silva Affonso, à Roseli Aparecida Gonçalves e à Maria Elizabeth Guimarães Moreira pelo pronto atendimento às nossas demandas.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) pelo financiamento das campanhas de coleta e à Capes (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa de doutorado concedida a mim.

Aos coletores M. E. Bichuette; R. Bessi; B. S. Brito; J. E. Gallão; A. Giupponi; N. Hattori; F. D. Passos; D. Pedroso; B. Rantin; P. P. Rizzato; A. Rocha; D. Sansone; T. Scatolini; L. Senna-Horta; D. M. Von Schimonsky; L. B. Simões; E. Trajano; T. Zepon. Aos guias de campo Raimundo Cruz dos Santos (Xiquinho), Ramiro Hilario dos Santos, Jussyklebson Silva Souza (Jussy).

À prof. Dra. Eleonora Trajano (IB/USP) pela doação de espécimes para o estudo.

À profa. Dra. Paula Beatriz Araújo e ao Dr. Ivanklin Soares Campos-Filho (Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS) pela identificação dos espécimes, pela pronta resolução de dúvidas e pelo envio de literatura especializada.

Ao Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitóides da Região Sudeste Brasileira (Hympar – Sudeste) pelo uso do microscópio eletrônico e à Dra. Luciana Bueno dos Reis Fernandes pelas fotografias de microscopia de varredura.

Aos membros de minha banca de qualificação Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka, Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes e Profa. Dra. Angélica M. P. M. Dias (UFSCar) pela leitura crítica e sugestões do capítulo 1.

Agradeço especialmente aos amigos Jonas E. Gallão e Pedro P. Rizzato pela leitura crítica e sugestões do capítulo 1, ao Pedro novamente pela figura da paisagem cárstica, ao Diego M. Von Schimonsky por me ensinar a confeccionar mapas no Qgis, e à Tamires Zepon e Jéssica S. Gallo por ouvirem meus desabafos e me apoiarem. Ao A. Gambarini, D. Pedroso e M. E. Bichuette pelas fotografias das cavernas e paisagem.

Aos membros e ex-membros do Laboratório de Estudos Subterrâneos, com quem pude contar no campo e no laboratório. Obrigada por compartilharem metodologias, conhecimento e artigos e por contribuírem para minha formação. Obrigada principalmente pela amizade e bons momentos.

Ao Fabio A. Carbonaro, que me fez descobrir que, em se tratando da natureza humana, as expectativas ainda podem ser altas.

Especialmente à minha família, com quem sempre pude contar.

## SUMÁRIO

RESUMO .....	1
ABSTRACT .....	3
I. INTRODUÇÃO GERAL .....	5
1.1. <i>Descritores da diversidade e funcionamento de comunidades</i> .....	6
1.1.1. Aplicações da diversidade funcional no estudo das regras de assembleia .....	7
1.1.2. Diversidade negra, completude e saturação de comunidades.....	9
1.2 <i>Origem e disposição dos habitats subterrâneos em rochas solúveis e não solúveis</i> .....	10
1.3. <i>Características das comunidades subterrâneas</i> .....	13
1.4. <i>Crustáceos subterrâneos como modelo</i> .....	16
1.5. <i>Organização da tese e objetivos</i> .....	19
1.6. <i>Área de Estudo</i> .....	20
1.7 <i>Referências</i> .....	25
II. CAPÍTULO UM.....	30
<i>Does the Cave Environment Reduce Functional Diversity?</i> .....	31
Abstract .....	31
Materials and Methods.....	33
Results .....	35
Discussion.....	36
Acknowledgements.....	38
References.....	38
III. CAPÍTULO DOIS.....	46
<i>Dark diversity of oniscidean isopods (Malacostraca: Isopoda: Oniscidea) in Brazilian caves</i> .....	47
Abstract .....	47
Introduction.....	48
Methods .....	50
Results .....	53
Discussion.....	54
Acknowledgements.....	57
References.....	57
IV. CAPÍTULO TRÊS.....	64



<i>Synopsis of Oniscidean Isopods (Crustacea: Malacostraca: Isopoda) in Brazilian Caves, with Emphasis on New Records from North, Midwest and Northeast Regions</i> .....	65
Abstract .....	65
Resumo.....	65
Introduction.....	66
Material and Methods.....	67
Results .....	68
Discussion.....	83
Acknowledgements.....	86
References.....	87
V. ANEXO .....	90
<i>Imagens das espécies troglomórficas ou possíveis novas espécies</i> .....	91
VI. CONCLUSÕES.....	94

## RESUMO

Abordamos os mecanismos responsáveis pela composição das comunidades subterrâneas e as possíveis consequências destes em relação à capacidade de manutenção de processos ecológicos. No primeiro capítulo, buscamos responder se os isópodes que se estabeleceram nas cavernas foram selecionados pelo ambiente restritivo propiciado pela escuridão permanente ou por mecanismos de limitação de similaridade relacionados à competição. Para isso, avaliamos vários descritores do nicho das espécies e comparamos suas amplitudes, utilizando uma medida multivariada de diversidade funcional. Nossos resultados mostraram que os isópodes encontraram nas cavernas condições favoráveis à ocupação e diversificação, com descritores ambientais mais amenos e menor pressão de predação. Há, portanto, dispersão fenotípica e maior diversidade funcional nas comunidades subterrâneas quando comparadas às epígeas. Essa maior diversidade funcional resulta em maior eficiência no uso de recursos, mas menor resiliência dos processos ecológicos. No segundo capítulo, tentamos entender os processos determinantes dos padrões de biodiversidade subterrânea, já que as espécies não ocorrem em todas as cavernas ou manchas de habitat em que sua ocorrência é esperada. Utilizamos essas ausências, conhecidas por diversidade negra, para uma estimativa de quanto do banco de espécies regional é realizado em cada comunidade. Testamos se as espécies estariam ausentes por seus atributos funcionais e, por fim, utilizamos modelos de regressão para tentar compreender a importância relativa dos determinantes locais e regionais da biodiversidade. Encontramos que a ocorrência de espécies está aquém do seu potencial, considerando-se a disponibilidade de habitats e requerimentos ecológicos. Não encontramos relação entre as ausências de espécies e os traços funcionais e não houve ajuste dos modelos de regressão na relação entre a riqueza local e regional. Entretanto, ambas as condições possivelmente são um artefato do reduzido número de espécies. Disparidades nos valores de completude entre cavernas e regiões possivelmente resultaram de diferenças na quantidade de microhabitats disponíveis, entrada de recursos e fatores históricos. Sob uma perspectiva conservacionista, as cavernas com maior completude merecem atenção, uma vez que podem atuar como fonte de indivíduos migrantes para cavernas próximas. No terceiro capítulo compilamos o atual estado do conhecimento da fauna de isópodes em cavernas brasileiras, listando as espécies já descritas e adicionando grande número de registros inéditos provenientes de amostragens próprias. Entre estes, certamente espécies novas

serão identificadas. Discutimos, também, a importância da validação das espécies novas e da identificação das já descritas, já que demoras nesse sentido podem fomentar perdas da biodiversidade.

**Palavras-chave:** cavernas, Isopoda, regras de assembleia, Serra do Ramalho, São Desidério, São Domingos.

## ABSTRACT

We addressed the mechanisms responsible for the composition of subterranean communities and its consequences for the maintenance of ecological processes. In the first chapter, we tested whether cave communities were assembled by the restrictive regime propitiated by permanent darkness, or by limiting similarity caused by competitive exclusion when compared to surface communities. With this purpose, we measured several niche descriptors of species from inside and outside caves using a multivariate measure of functional diversity and compared their widths. Our results showed that isopods found inside caves favourable conditions to allow occupation and diversification, with milder environmental parameters coupled with the absence of specialised predators. There is, therefore, phenotypic overdispersion and higher functional diversity in cave species when compared to surface ones. This higher functional diversity results in better efficiency in resource use, but also in lower resilience of ecological processes. In the second chapter, we tried to understand the processes underlying patterns of subterranean biodiversity and its consequences, because species do not occur in all caves or habitat patches where their occurrences are expected. We looked for the species absences, known as the dark diversity, for estimation of how much of the habitat-specific regional species pool is realised within each local cave community. We tested whether the species were absent because of their functional attributes and tried to understand the relative importance of determinants of cave biodiversity using local-regional regression models. Our results indicated that the occurrence of the species is far from its potential, considering habitat availability and ecological requirements. We found no relationship between species absences and functional traits but this is possibly an artifact of the low species number and low co-occurrences of isopods. For the same reason the regression models did not fit in the local-regional relationship. Differences between caves and regions possibly results from the amount of microhabitats, resource inputs and historical factors and, from a conservation perspective, the caves with higher completeness deserve attention, because they may be a source of migratory individuals to other areas in the vicinity. In the third chapter we compiled the current state of knowledge of oniscidean fauna in Brazilian caves by listing the described species and adding several new records from our own surveys. Among these, certainly new species will be identified. We also addressed the need of validation of the new species and

identification of the unrecognized ones by proper taxonomic research, as any delay may yield loss of biodiversity.

**Key words:** caves, Isopoda, assembly rules, Serra do Ramalho, São Desidério, São Domingos.

# **I. INTRODUÇÃO GERAL**

## I. INTRODUÇÃO GERAL

### *1.1. Descritores da diversidade e funcionamento de comunidades*

Em tempos em que a humanidade está alterando significativamente o ambiente e a biodiversidade, é de fundamental importância compreender como as espécies impactam o funcionamento dos ecossistemas. Com isso, é possível a previsão das consequências de tais alterações e a elaboração de soluções visando à integridade dos processos ecológicos e ao provimento de bens e serviços em longo prazo (CHAPIN et al., 2000).

Os traços funcionais das espécies são componentes do seu fenótipo que influenciam processos ecológicos como, por exemplo, a produtividade e a ciclagem de nutrientes (PETCHEY; GASTON, 2006; SONG et al., 2014). Isso ocorre de duas formas principais: indiretamente, ao afetarem as condições abióticas como a disponibilidade de recursos limitantes, regime de distúrbios ou variáveis climáticas e diretamente, por meio dos controles bióticos, como competição e facilitação (CHAPIN et al., 2000). Por isso, estudos ecológicos que levem em consideração somente a riqueza e a abundância das espécies possuem fraco poder de previsão das consequências de alterações na biodiversidade e de sua capacidade de recuperação (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009).

Consequentemente, como os traços se organizam em uma comunidade leva a implicações antagônicas. Se as espécies são ecologicamente diferentes, então se pode dizer que elas são complementares. Estas são importantes, pois levam a uma utilização mais eficiente dos recursos e, nesse caso, as comunidades com maior complementaridade operam com maior eficiência. Em contrapartida, a perda de espécies complementares pode resultar na perda da função ecossistêmica mantida por aquela espécie (TILMAN et al., 1997). Já espécies funcionalmente redundantes possuem nichos sobrepostos ao menos parcialmente. Nesse caso, a redução na abundância ou a supressão de uma dessas espécies permitirá que a outra tenha sua abundância elevada, o que fará com que a comunidade consiga responder adequadamente a variações e impactos. No entanto, comunidades redundantes operam com menor eficiência. Por estar relacionada ao uso de recursos e a propriedades ecológicas como resistência e resiliência, a diversidade funcional é a melhor descritora do funcionamento de comunidades (TILMAN et al., 1997; TILMAN, 2000).

Uma forma de compreendermos essas propriedades dos ecossistemas é estudarmos os mecanismos por meio dos quais as espécies são selecionadas em uma comunidade a

partir de um banco de espécies presentes na região, isto é, as regras de assembleia (DIAMOND, 1975). Duas vertentes teóricas principais buscam explicá-las – a da teoria neutra e a das teorias baseadas em nichos (CARVALHO, 2013). Para a teoria Neutra (HUBBELL, 2005, 2006), eventos aleatórios de dispersão, especiação e extinção são mais importantes do que os traços funcionais das espécies. Essa teoria tem sido corroborada para algumas comunidades e escalas espaciais, principalmente em face de fortes limitações de recrutamento e dispersão, em que as melhores competidoras nem sempre alcançam e colonizam os ambientes favoráveis à colonização (HUBBELL, 2005). Já para as teorias baseadas nos nichos das espécies, fatores não aleatórios são os responsáveis pela composição das comunidades. Os modelos baseados em nichos permitem abordar uma variedade de questões centrais em ecologia, em particular no entendimento de como as espécies afetam os processos ecológicos e a sua capacidade de resistir ou se recuperar de impactos (CHASE, 2005).

Nesses modelos, o estabelecimento de populações em uma comunidade dependerá da seleção por filtros ambientais (KEDDY, 1992) ou por mecanismos de limitação de similaridade (WEIHER; KEDDY, 1995). No primeiro caso, os fatores abióticos (filtros ambientais) impedirão o estabelecimento daquelas espécies que possuem atributos funcionais inadequados à sobrevivência nas condições daquele ambiente. No segundo, as espécies com nichos muito similares tendem a competir por recursos até que haja a divergência dos nichos ou a exclusão das competidoras menos eficientes. Alguns avanços recentes nos modelos baseados em nichos incorporaram dispersão e alguns componentes estocásticos (por exemplo, mortalidade de propágulos) (CHASE, 2005; TILMAN, 2004).

#### 1.1.1. Aplicações da diversidade funcional no estudo das regras de assembleia

Podemos abordar as regras de assembleia olhando para os traços funcionais das espécies (WEIHER; KEDDY, 1995), por meio das medidas de diversidade funcional (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009; SONG et al., 2014). A diversidade funcional tem diversos componentes, incluindo o valor, variação e distribuição dos traços em uma assembleia e é considerada um elemento chave para entender o funcionamento dos ecossistemas (MASON et al., 2005; SONG et al., 2014). Por tal motivo esse modo de abordar a diversidade tem atraído cada vez mais a atenção dos ecólogos (SONG et al., 2014).



Com isso, diversos índices surgiram (revisão em CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009; SONG et al., 2014), e um dos mais aplicados atualmente é conhecido por FD ou diversidade funcional (PETCHEY; GASTON, 2002, 2006; MASON et al., 2005). Para o cálculo da FD, primeiramente as espécies são descritas com base nos seus traços funcionais, escolhidos de acordo com o táxon e foco do estudo. O número e o tipo de traços (quantitativos, qualitativos ou mistos) dependerão do processo estudado (PETCHEY; GASTON, 2006; MAIRE et al., 2015). A seguir, é computada a matriz de dissimilaridade funcional, sendo que a distância de Gower (GOWER, 1966) é a medida de distância que pode ser amplamente utilizada por ser apropriada a vários tipos de traços. Por fim, há a construção de um espaço funcional baseado nessa matriz, que no caso da FD é baseada no comprimento dos ramos de um dendrograma funcional (MAIRE et al., 2015). Quanto mais diferentes as espécies que compõem uma comunidade em relação aos seus traços, maior o valor de FD.

Posteriormente, uma extensão do índice foi proposta considerando-se a variação intraespecífica (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009) e outro método foi proposto para avaliar a qualidade dos espaços funcionais, isto é, a extensão na qual ele é uma representação confiável dos valores iniciais de traços (MAIRE et al., 2015). Sua utilização é especialmente interessante para grupos para os quais não existem propostas de relacionamento filogenético ou que apresentam grande impedimento taxonômico – como é comum para espécies de regiões neotropicais vivendo em ambientes subterrâneos – pois investiga diretamente os traços funcionais relacionados ao processo ecossistêmico a ser estudado (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009).

Em comunidades funcionalmente mais diversificadas há utilização complementar dos recursos e, portanto, espera-se que sejam mais eficientes. Nesse caso, se os filtros ambientais são o processo predominante, esperamos agregação fenotípica e baixa diversidade funcional; caso mecanismos de limitação de similaridade predominem, então haverá maior dispersão dos traços funcionais que o esperado em relação ao acaso e elevado valor de FD (WEBB et al., 2002). Portanto, o manejo de ecossistemas deveria incluir estudos de diversidade funcional nos seus esquemas e não somente a riqueza em espécies (SONG et al., 2014).

### 1.1.2. Diversidade negra, completude e saturação de comunidades

Outra abordagem interessante na investigação das regras de assembleia é explorarmos as espécies ausentes em uma comunidade. O conceito de diversidade negra (*dark diversity*) (PÄRTEL; SZAVA-KOVATS; ZOBEL, 2011) envolve o estudo das espécies ausentes, mas que existem na região e que toleram as condições ambientais do habitat em estudo. É possível testar, por exemplo, se há relação entre a riqueza local e a regional ou se interações bióticas como a competição limitam a ocupação dos habitats disponíveis por algumas espécies (PÄRTEL; SZAVA-KOVATS; ZOBEL, 2011). As características funcionais das espécies podem ser utilizadas para compreensão dos fatores determinantes da diversidade negra. Pode-se testar, por exemplo, se a habilidade de dispersão das espécies ou a tolerância a estresse influenciam na sua ausência em uma comunidade (RIIBAK et al., 2014).

Para isso, é necessário delimitar corretamente o banco habitat-específico de espécies aplicando-se os conceitos de filtros geográficos e ecológicos: as espécies precisam estar presentes na região e aptas a habitar as condições ecológicas da área de estudo (PÄRTEL; SZAVA-KOVATS; ZOBEL, 2011). É possível calcular a probabilidade de uma espécie ocorrer em um local com base na sua coocorrência com outras espécies (RIIBAK et al., 2014), determinar requerimentos de habitat por meio da modelagem espacial da distribuição das espécies (MOKANY; PAINI, 2011) ou por métodos mais sofisticados, como campos de dispersão (CARSTENSEN et al., 2013). A aplicação desses métodos é condicionada à disponibilidade de dados, sendo que os mesmos podem ser substituídos por inventários exaustivos do mesmo tipo de habitat e pelo conhecimento especializado da biologia da espécie, particularmente com relação a requerimentos de habitat (PÄRTEL; SZAVA-KOVATS; ZOBEL, 2011).

Uma proposta para a estimativa do quanto desse banco de espécies é realizado em uma comunidade, é considerar a proporção de espécies que está ausente (diversidade negra) em relação à riqueza observada isto é, a completude da comunidade (*community completeness*) (PÄRTEL; SZAVA-KOVATS; ZOBEL, 2013). Esse índice é calculado como uma expressão logística entre a riqueza observada e a diversidade negra [ $\ln(\text{riqueza observada}/\text{diversidade negra})$ ] com vantagens estatísticas sobre proporções e porcentagens, considerando que preserva a descrição relativa de uma diferença, porém leva em consideração a variação no tamanho do banco de espécies. O valor da completude será

negativo se as espécies ausentes forem em maior número, um valor positivo indicará o oposto (PÄRTEL; SZAVA-KOVATS; ZOBEL, 2013).

A completude não mostra como a diversidade é regulada, porém permite compreendermos qual parte das diferenças entre comunidades são variações naturais no tamanho do banco de espécies e qual parte é diversidade negra (PÄRTEL; SZAVA-KOVATS; ZOBEL, 2013). Assim, diferentes regiões podem ser comparadas quanto à completude: esse índice não mostra relação com a latitude levando em conta que o banco de espécies e a diversidade negra covariam, isto é, em maiores latitudes o banco de espécies e a diversidade negra são menores e vice-versa. Portanto, pode ser aplicado a tomadas de decisão para conservação e na distinção dos direcionadores da diversidade observada (RONK; SZAVA-KOVATS; PÄRTEL, 2015).

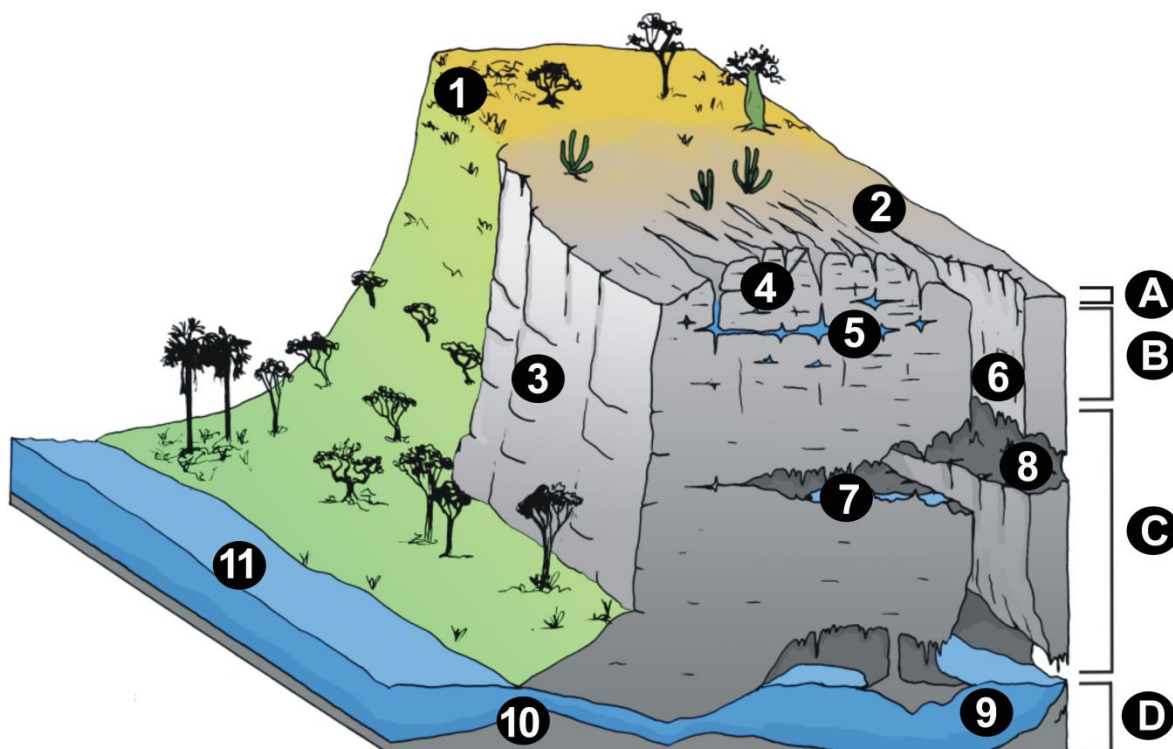
Enquanto a completude é um indicador relativo a uma única comunidade, estudos de saturação de comunidades envolvem várias comunidades simultaneamente, a fim de compreender se a completude varia linearmente de acordo com o tamanho do banco de espécies ou se há uma assíntota nesta relação (PÄRTEL; SZAVA-KOVATS; ZOBEL, 2013). Análises de regressão têm sido utilizadas em vários estudos de saturação de comunidades para investigar tal relação entre o banco regional de espécies e as comunidades locais. Se a riqueza local aumenta proporcionalmente com a regional, as comunidades são tidas como não saturadas e refletiriam processos regionais, enquanto comunidades saturadas refletiriam processos locais (SZAVA-KOVATS et al. 2013).

### *1.2 Origem e disposição dos habitats subterrâneos em rochas solúveis e não solúveis*

Desenvolvimentos subterrâneos originados por dissolução de rochas, resfriamento de lava, processos erosivos, entre outros, foram anteriormente descritos para grandes amplitudes latitudinais (do subártico ao equatorial) e altitudinais (desde 120 m abaixo do nível do mar até o topo de montanhas), dando origem a habitats diversos e frequentemente interconectados (JUBERTHIE, 2000). Estes podem ser caracterizados como subterrâneos superficiais ou profundos, aquáticos ou terrestres e com diferentes graus de conexão entre eles, dependendo da natureza da rocha em que se originaram (CULVER; PIPAN, 2009).

Em afloramentos de rochas solúveis, como calcários e dolomitos, a dissolução química pela água acidificada é o processo de intemperismo predominante, formando paisagens conhecidas como carste. Estas possuem um conjunto de feições superficiais únicas

caracterizadas pela presença de torres, dolinas, lapíás, entre outras, resultantes da dissolução superficial da rocha, e também pelo desenvolvimento de feições subsuperficiais. As formas superficiais são referidas por alguns autores como exocarste e as subsuperficiais como endocarste, entre as quais estão incluídas as cavernas (Figura 1). Neste último, a porção não preenchida por água é denominada Zona Vadosa, enquanto a porção completamente inundada é conhecida por Zona Freática ou Saturada (JONES; WHITE, 2012).



**Figura 1.** Esquema de um sistema cárstico. 1. Paisagem não cárstica; 2. Paisagem cárstica; 3. Afloramento calcário; 4. Epicarste; 5. Aquífero epicárstico; 6. Dolina; 7. Gotejamentos; 8. Caverna; 9. Rio subterrâneo em nível de base; 10. Ressurgência; 11. Rio epígeo. A. Zona Exocárstica; B. Zona Epicárstica; C. Zona Vadosa; D. Zona Freática ou Saturada (C e D são parte do endocarste) (ilustração: Pedro Pereira Rizzato).

Entre o exocarste e o endocarste, pode ocorrer o desenvolvimento de um sistema de fendas e fissuras em que há o retardamento do escoamento de água devido ao fato de que a porosidade e permeabilidade das fendas cársticas superficiais é maior que nas fissuras mais profundas (WILLIAMS, 2008). Com isso, origina-se uma zona de vários metros de rocha porosa e permeável que pode conter permanentemente bolsões de água ou ar nas camadas superiores, o chamado epicarste. Uma fauna especializada de epicarste pode ser indiretamente acessada, por exemplo, pela coleta da água que percola pelo teto das cavernas ou pela colocação de armadilhas iscadas (JUBERTHIE, 2000). Estudos intensivos

sobre o epicarste têm revelado uma fauna rica, principalmente em microcrustáceos (e. g. PIPAN, 2005; CULVER et al. 2010). No Brasil, descreveu-se uma espécie de peixe em poças d'água provenientes do epicarste na região de São Domingos, Goiás (*Ituglanis epikarsticus*, BICHUETTE; TRAJANO, 2004a) e uma rica fauna com predominância de rotíferos, larvas de insetos e copépodes provenientes da filtragem da água de percolação do epicarste da mesma região (SIMÕES; FERREIRA; BICHUETTE, 2013).

Outro tipo de habitat subterrâneo superficial, este exclusivamente aquático, é o chamado meio hipotelminorréico. Esse ambiente foi definido como um ponto úmido persistente, forrado por uma camada de argila impermeável e alimentado pela água em terrenos de baixa a moderada inclinação. Esse tipo de ambiente subterrâneo superficial é mais comum em áreas não cársticas e também possui uma fauna subterrânea bem representada, incluindo-se anfípodas e isópodes aquáticos (CULVER; PIPAN, 2009).

Por fim, podemos definir o Meio Subterrâneo Superficial (MSS), um habitat subterrâneo superficial terrestre, originado pelo acúmulo de rochas na base de declives ou por fendas e espaços superficiais de tamanho mediano, originários da desagregação tanto de rochas solúveis como insolúveis. O MSS é habitado por fauna terrestre, por fauna troglóbia (Collembola, Diplura, Coleoptera, Isopoda, Pseudoscorpiones, etc..) proveniente de cavernas próximas e, também, por fauna exclusiva desse tipo de habitat (JUBERTHIE, 2000).

Entre os habitats subterrâneos subsuperficiais, podemos mencionar os aquáticos, tais como drenagens endógenas originadas pela percolação de água; drenagens exógenas originadas pela entrada de rios de superfície por sumidouros e os intersticiais, que se formam no cascalho e sedimentos às margens dos rios subterrâneos (semelhante ao meio hiporréico epígeo, ou seja, superficial). Entre os terrestres, podemos elencar as cavernas e seus sistemas de fendas e fraturas menores não inundadas (JUBERTHIE, 2000). Todos esses ambientes possuem pouco em comum exceto serem afóticos (CULVER; PIPAN, 2009).

Por toda essa complexidade de ambientes subterrâneos potencialmente conectados, para organismos aquáticos a unidade de estudo em biologia subterrânea é o sistema, incluindo toda a bacia de drenagem. Assim, a extensão do ambiente equivale aos limites do caminho percorrido pela água. Já para os organismos terrestres, a unidade de estudo são os espaços interconectados do afloramento de rocha contínua, incluindo não somente passagens originadas pela dissolução, ou por qualquer outro processo, mas também os espaços vazios do MSS quando o mesmo se encontra bem desenvolvido na área de estudo.

(ROUCH, 1977; SIMON, 2012). Esses ambientes tampouco são isolados da superfície, pois dali recebem muitas entradas de energia e matéria (JUBERTHIE, 2000).

Dada a grande diversidade de habitats subterrâneos, e das diferenças na entrada de recursos exibida por cada tipo, pode-se considerar que somente duas características importantes são compartilhadas por todos: a ausência permanente de energia luminosa e a presença, juntamente das espécies que colonizam ambos os ambientes, de espécies exclusivamente subterrâneas, exibindo especializações relacionadas a esse regime evolutivo (CULVER; PIPAN, 2009).

### *1.3. Características das comunidades subterrâneas*

Iremos focar nas espécies habitantes das cavidades de maiores dimensões do endocarste, as cavernas. Formadas em rochas e permanentemente afóticas nas zonas mais profundas, as cavernas exibem reduzida variação nos parâmetros ambientais e elevada umidade relativa do ar, relacionados ao efeito tampão da rocha circundante (POULSON; WHITE, 1969).

A ausência de energia luminosa acarreta a de produtores primários fotossintetizantes, com dependência de aporte alóctone e tendência à escassez alimentar (RACOVITZA, 1907; LANGECKER, 2000). As teias alimentares são baseadas em detritos. Com isso, há sobreposição entre os níveis de predadores e detritívoros, sendo que predadores obrigatórios, ao menos para regiões temperadas, diminuem de importância e podem nem existir. Isso ocorre já que algumas estratégias de predação são ineficientes no ambiente subterrâneo ou as presas habituais não estão presentes, havendo pressão seletiva em direção a dietas mais amplas (GIBERT; DEHARVENG, 2002; CARDOSO, 2012).

Existe, conseqüentemente, uma disparidade entre os táxons presentes nos ambientes superficiais e nas cavernas formadas em uma mesma região (GIBERT; DEHARVENG, 2002; CARDOSO, 2012). Isso ocorre principalmente porque as espécies que colonizam as cavernas são pertencentes a linhagens generalistas e típicas de ambientes de alta umidade e escuros, e que já são capazes de sobreviver nessas condições. Estes naturalmente estendem sua distribuição ao meio subterrâneo, como continuidade do próprio habitat. Espécies dependentes de orientação visual ou com hábitos alimentares muito estritos, não são capazes de formar populações autossustentáveis no subterrâneo (TRAJANO; COBOLLI, 2012).

Uma vez que tenham sucesso na colonização, as espécies podem apresentar diferentes graus de especialização no regime evolutivo dos ambientes subterrâneos. A mais recente classificação ecológico-evolutiva desses organismos incorporou o conceito de metapopulações (TRAJANO, 2012) na definição original elaborada por Schiner (1854) e modificada por Racovitza (1907). Se estes estabelecem populações – fonte em ambos os habitats, com indivíduos movendo-se entre ambientes epígeos e hipógeos e mantendo introgressão de genes selecionados em ambos os habitats, são chamados troglófilos. Se, devido a eventos vicariantes, originarem diferentes espécies com populações – fonte ocorrendo somente no subterrâneo são denominados troglóbios (TRAJANO, 2012). Estes últimos são geralmente caracterizados por estados de caráter apomórficos relacionados ao isolamento nesses ambientes (CHRISTIANSEN, 1962; BARR, 1968). Por fim, espécies com populações-fonte epígeas, mas que utilizam periodicamente recursos das cavernas são denominadas troglógenos. Ao considerar o local onde se estabelecem as populações-fonte para classifica-los, não corremos o risco de erroneamente apontar um organismo exclusivamente subterrâneo como epígeo somente por encontrar um indivíduo isolado fora, uma vez que eles podem se mover (TRAJANO, 2012).

Alguns autores consideram que as condições ambientais das cavernas são extremas, principalmente em função da escuridão permanente e tendência à escassez de recursos (POULSON; WHITE, 1969; GIBERT; DEHARVENG, 2002). Se as condições abióticas extremas não permitem a colonização por várias espécies, eliminando traços, esperaríamos que as espécies presentes fossem mais similares entre si e a diversidade funcional, menor (KEDDY, 1992). Se, ao contrário, as espécies colonizadoras sofrem diversificação de nichos por competição, esperaríamos que elas fossem funcionalmente mais diferentes entre si e a diversidade funcional, maior (WEIHER; KEDDY, 1995).

No entanto, diferentes grupos de organismos subterrâneos têm mostrado ambos os padrões de diversidade funcional e morfológica. Em estudos com assembleias de anfípodes aquáticos, não foi observada correlação entre traços morfológicos e ambientes progressivamente mais extremos, em relação à escassez de recursos (CULVER et al., 2010). Estudos subsequentes mostraram que mesmo as espécies filogeneticamente relacionadas possuem especialização a diferentes tipos de microhabitats, isto é, um particionamento fino dos nichos e maior diversidade funcional em função de mecanismos de limitação de similaridade (TRONTELJ; BLEJEC; FIŠER, 2012; FIŠER; BLEJEC; TRONTELJ, 2012). Por outro

lado, um estudo com traços funcionais de várias espécies de aranhas detectou menor diversidade filogenética e funcional dentro das cavernas em relação a fora (CARDOSO, 2012). Para esses autores, espécies com características funcionais inadequadas ou excessiva especialização na dieta foram eliminadas, reacendendo o debate iniciado por Gibert e Deharveng (2002) de que as cavernas atuam como filtros ambientais.

Outra forma de abordarmos as regras de assembleia para comunidades subterrâneas é buscarmos compreender a interação entre os processos regionais (especiação, dispersão e histórico do habitat) e processos locais (competição, facilitação, predação e regime de distúrbios) (RICKLEFS, 1987). Os principais processos regionais estão relacionados com a elevada fragmentação de habitats e a relativa estabilidade em longo prazo, quando comparados com ambientes epígeos (GIBERT; DEHARVENG, 2002). Com base em observações no padrão de distribuição de besouros subterrâneos (Carabidae: Trechinae) Barr (1967, 1968) já havia demonstrado que o marcado endemismo e a reduzida amplitude de distribuição das espécies nesses ambientes são proporcionais ao grau de isolamento das rochas solúveis. Ele postulou que haveria mais espécies subterrâneas com distribuição restrita e simpatria pouco frequente entre espécies filogeneticamente relacionadas nas áreas em que os afloramentos de rochas solúveis são interrompidos por rochas não solúveis. Tal padrão foi confirmado em vários estudos subsequentes (e. g. BARR; HOLSINGER, 1985; FERNANDES et al., 2013), e ocorre uma vez que a dispersão de espécies troglóbias unicamente por via subterrânea tende a ser restrita ao sistema de fendas e fraturas em um mesmo afloramento, possibilitando oportunidades de eventos vicariantes e surgimento de novas espécies por deriva (BARR; HOLSINGER, 1985). Em nível de paisagem, isso resulta em elevada diversidade beta (CARDOSO, 2012; NIEMILLER; ZIGLER, 2013). Entre os processos locais, já se relacionou a ocorrência e abundância de espécies com a diversidade de substratos e microambientes, intensidade local de distúrbios, competição por espaço e alimento e predação. Em função de tais processos, as espécies não ocorrem em todas as cavernas ou manchas de habitat onde sua ocorrência é esperada (CULVER; PIPAN 2009; CULVER, 2012).

Em ambientes subterrâneos, nota-se o aumento da diversidade com o acréscimo de área (elevada diversidade beta) sugerindo que as comunidades não estão localmente saturadas por espécies (GIBERT et al. 2000), porém tais hipóteses não foram testadas. Em comunidades não saturadas, a riqueza local não é afetada por interações bióticas locais e



aumenta proporcionalmente com o aumento de espécies presentes no banco regional de espécies (SZAVA-KOVATS; RONK; PÄRTEL, 2013). Compreender o grau de saturação das comunidades subterrâneas irá esclarecer os processos reguladores da riqueza em ambos os níveis, local e regional.

#### 1.4. Crustáceos subterrâneos como modelo

Os crustáceos são um grupo diverso de artrópodes, amplamente distribuído e abundante principalmente nos ambientes aquáticos, mas com alguns representantes terrestres. Mais da metade das classes conhecidas possui espécies nos diversos tipos de ambientes subterrâneos, muitos deles troglóbios (HOBBS III, 2000). Sendo assim, têm sido amplamente utilizados como modelos para testes de teorias ecológicas e evolutivas nesses ambientes, por possuírem várias características favoráveis.

Alguns grupos, por exemplo, apresentam grande número de espécies filogeneticamente relacionadas, com vários graus de especialização ao meio subterrâneo, e sobre as quais já se conta com bom conhecimento da estrutura genética das populações, como é o caso dos anfípodes da espécie *Gammarus minus* Say, 1818 (Amphipoda: Gammaridae) e dos decápodes do gênero *Sundathelphusa* (Decapoda: Brachyura). Estes têm se mostrado bons modelos para o estudo da especialização aos ambientes hipógeos (FONG, 2012; KLAUS et al., 2013). Outros grupos são interessantes para o estudo das regras de assembleia e competição, pela grande representatividade em comunidades subterrâneas, por serem amplamente distribuídos em uma mesma região e também pela grande diversidade morfológica relacionada às estratégias de exploração do ambiente. Exemplos destes últimos são os anfípodes *Gammarus minus*, *Stygobromus* sp. (Amphipoda: Crangonyctidae) e *Niphargus* sp. (Amphipoda: Niphargidae) e os isópodes *Asellus* sp. (Isopoda: Asellidae), todos aquáticos (CULVER, 1970a, 1970b; CULVER et al., 2010; FIŠER; BLEJEC; TRONTELJ, 2012; TRONTELJ; BLEJEC; FIŠER, 2012). No presente trabalho, utilizamos isópodes terrestres (Isopoda: Oniscidea) como modelo.

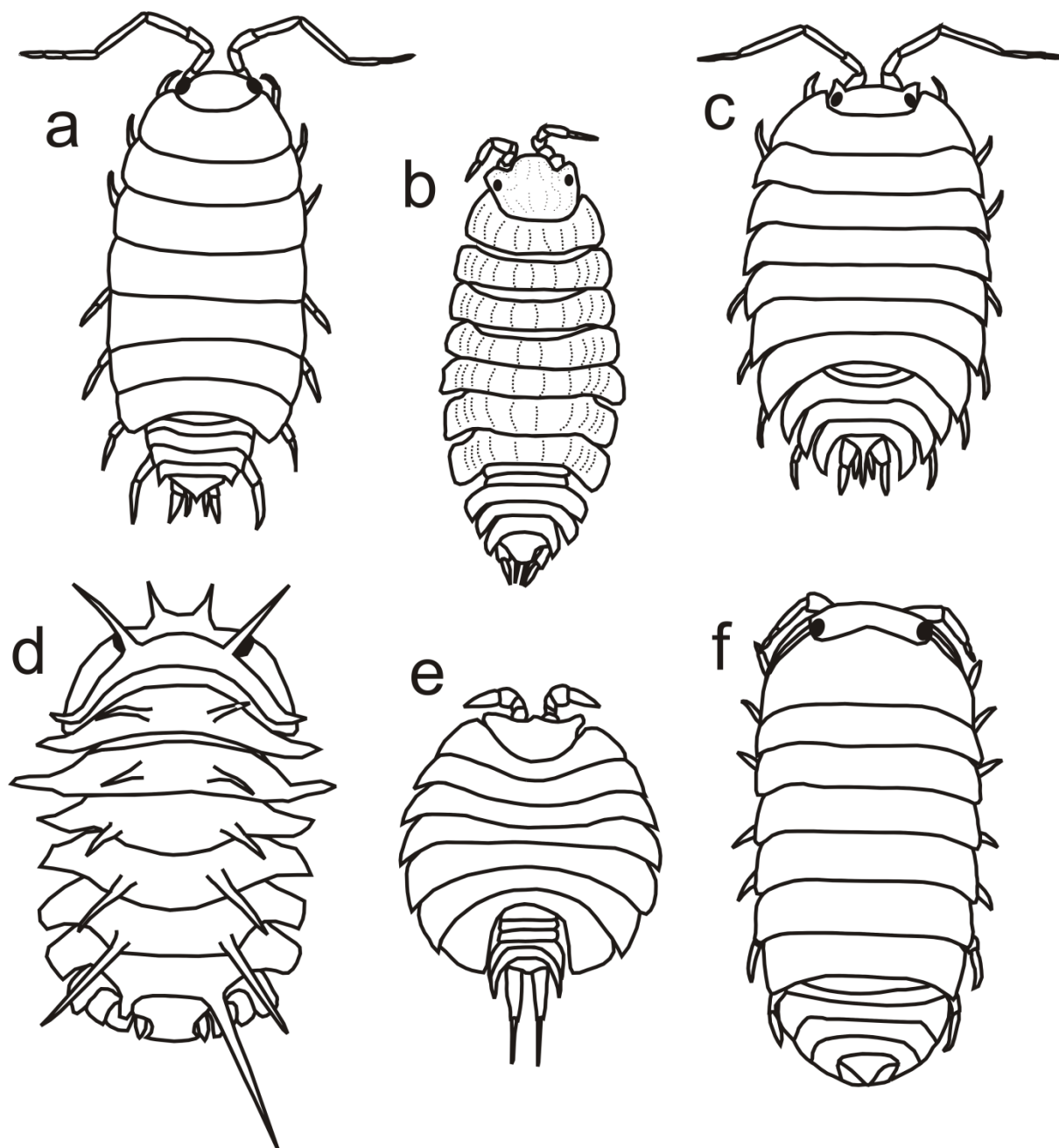
Os isópodes oniscídeos são os crustáceos mais bem sucedidos na colonização de habitats terrestres (HORNUNG, 2011), e extremamente especiosos em ambientes subterrâneos, particularmente em cavernas. Não é de todo surpreendente que tenham tido tanto sucesso na colonização de habitats subterrâneos se considerarmos que os isópodes são detritívoros e encontram uma grande variedade de substratos favoráveis nesses

ambientes (CAMPOS-FILHO et al., 2014). Além disso, a maior parte das espécies precisa de elevada umidade para sobrevivência, devido à sua habilidade limitada de retenção de água e a baixa umidade não é um fator limitante nesses ambientes (TAITI, 2003).

No Brasil, muitas espécies com diferentes graus de especialização ao meio subterrâneo têm sido reportadas ao longo de publicações ecológicas, e de publicações faunísticas resultantes de expedições e de trabalhos taxonômicos (*e. g.* PINTO-DA-ROCHA, 1995; SOUZA-KURY, 1997; TRAJANO, 2000; TRAJANO; BICHUETTE, 2010; GALLÃO, 2012). Somente uma parte dessas espécies já foi adequadamente identificada e descrita, totalizando 29 espécies descritas para cavernas brasileiras. Dentre estas, somente nove são troglóbias, distribuídas nas famílias Scleropactidae, Stytoniscidae, Platyarthridae e Philosciidae e as restantes troglófilas ou acidentais, cuja distinção é difícil de ser estabelecida em função da escassez de informações sobre a ocorrência de espécies fora das cavernas (CAMPOS-FILHO et al. 2014). Esse número está muito aquém da real diversidade do grupo, já que representa uma ínfima parte das dezenas de espécies que já foram reportadas e que estão sem identificação ou descrição, pela escassez de especialistas aptos a descreverem essa diversidade. Por isso, a representatividade do grupo nas cavernas brasileiras tende somente a crescer, na medida em que novas espécies forem descritas e novas áreas forem investigadas (CAMPOS-FILHO et al., 2014).

A forma desses crustáceos é fortemente correlacionada às estratégias ecológicas e comportamentais (Figura 2). Com exceção da morfologia dos endógeos, que é voltada ao enfrentamento das condições de habitat, as demais estratégias são relacionadas à redução da pressão de predação. Os corredores são tipicamente estreitos, de pernas e antenas longas e tergitos lisos, sendo capazes de correr rapidamente quando ameaçados. Os aderentes são tipicamente mais alargados e com as laterais dos pereonitos côncavas e expandidas. Com isso, aderem ao substrato dificultando sua captura e se tornando inconspícuos; alguns possuem também a capacidade de enrolar, porém o comportamento de aderir é predominante. Os enroladores possuem os tergitos tipicamente semi-circulares e com diversas estruturas de encaixe que permitem o travamento do corpo. Essa estratégia está não apenas relacionada a evitar predadores, como também à economia de água, pela proteção das partes ventrais menos esclerotizadas. Os espiniformes são enroladores que possuem muitas protuberâncias nos tergitos, relacionadas à evitação de predadores vertebrados. A morfologia dos isópodes endógeos, por sua vez, está diretamente

relacionada ao modo de vida sob o solo. Esses organismos são muito pequenos (tamanho menor que 5 mm) e possuem tubérculos ou estruturas dorsais que evitam sua captura por gotas de água ou a sua aderência com o substrato. Algumas poucas espécies que não se encaixam nessas categorias por serem especialistas (*e. g.* escavadores de deserto, parasitas ou comensais em ninhos de formigas) são conhecidos como não conformistas (SCHMALFUSS, 1984; HORNUNG, 2011).



**Figura 2.** Tipos ecomorfológicos dos isópodes terrestres. **a.** Corredor; **b.** Endógeo; **c.** Aderente; **d.** Espiniforme; **e.** Não conformista; **f.** Enrolador. Modificado de Schmalfuss, (1984).

Todas as categorias listadas por Schmalfuss (1984) podem ser encontradas em habitats subterrâneos, com uma prevalência dos corredores nas cavernas e dos endógeos no MSS (TAITI, 2003). Devido à umidade constantemente elevada, a distinção entre água e ar é menos prontamente percebida por organismos tanto aquáticos quanto terrestres, sendo relativamente comum encontrar organismos terrestres atravessando pequenas poças e organismos aquáticos andando sobre detritos úmidos (CULLINGFORD, 1962). Algumas espécies de isópodes terrestres, por exemplo, secundariamente colonizaram o ambiente aquático tornando-se anfíbias, representadas no Brasil por várias espécies da família Styloniscidae (TAITI, 2003; CAMPOS-FILHO et al., 2014).

Os critérios de escolha desse grupo para nosso teste de hipóteses incluem: **1.** sua forma fortemente associada às estratégias ecológicas de evitação de predação, dessecação e ao tipo de habitat, traços interessantes de serem testados para ambientes subterrâneos; **2.** são facilmente encontrados em ambientes epígeos e hipógeos, sendo que nosso laboratório conta com uma coleção de material amostrado desde o ano de 2008, proveniente das expedições do laboratório e doações de material; **3.** Incluem espécies cavernícolas obrigatórias, ou seja, com elevada especialização ao ambiente em estudo.

### *1.5. Organização da tese e objetivos*

Escolhemos estruturar a tese sob a forma de capítulos como uma forma de agilizar o processo de publicação dos artigos, ainda que algumas repetições sejam inevitáveis. Por tal motivo, os mesmos encontram-se redigidos em inglês e formatados segundo as normas do periódico escolhido.

No primeiro capítulo, submetido ao periódico PLOS ONE, comparamos valores de diversidade funcional (FD) em ambientes hipógeos e epígeos e verificamos como os traços funcionais estão distribuídos. Utilizamos a diversidade funcional para compreender os mecanismos de seleção e diversificação das espécies de isópodes nos ambientes subterrâneos, e assim responder se a escuridão permanente atua como filtro ambiental ou se há mecanismos de limitação de similaridade relacionados à competição por recursos. Discutimos, também, a vulnerabilidade desses ambientes a possíveis alterações na

composição de espécies e a relação entre o valor de FD com a biologia do grupo e as condições ambientais epígeas e hipógeas.

No segundo capítulo, a ser submetido ao periódico *Acta Oecologica*, testamos quão distantes as comunidades estão da riqueza potencial por meio do cálculo da completude, tornando possível comparar as diferentes áreas, levando em consideração a quantidade de espécies no banco de espécies. Tentamos relacionar os traços funcionais das espécies com sua presença ou ausência nos ambientes estudados e, também, responder se as comunidades são saturadas ou se poderiam abrigar maior número de espécies, mostrando o papel relativo dos processos regionais e locais.

Por fim, apresentamos no terceiro capítulo uma lista dos novos registros de isópodes que foram obtidos no presente estudo e em amostragens paralelas durante o percurso do doutorado. Esses registros estão organizados sob a forma de uma sinopse a ser submetida ao periódico *Papéis Avulsos de Zoologia*.

De modo geral, buscamos compreender como atuam os mecanismos de seleção de espécies em comunidades subterrâneas. Tal compreensão é importante, pois é por meio das características funcionais das mesmas que é determinada a dinâmica de funcionamento desses ambientes, incluindo-se o uso de recursos e a capacidade de resposta em caso de impactos. Buscamos, também, relacionar a natureza das ausências de espécies com base nos seus traços funcionais e com o quanto do banco de espécies regional é realizado nessa comunidade, integrando processos locais e regionais na compreensão da diversidade subterrânea.

### *1.6. Área de Estudo*

Selecionamos cavernas distribuídas nos extensos afloramentos da Unidade Geomorfológica Bambuí, o maior conjunto de rochas favoráveis à formação de cavernas no Brasil (KARMANN; SANCHEZ, 1979), localizado no Planalto Central Brasileiro. Dentro dessa unidade, três áreas cársticas foram contempladas, por estarem em latitudes similares (Figura 3).

São Domingos (Figura 4 (a, b, c))

O município de São Domingos (Goiás) está inserido no Domínio Morfoclimático do Cerrado. Como São Desidério, a região possui clima tropical úmido (tipo “Aw” da

classificação climática de Köppen) (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007), com estação seca de maio a setembro, por vezes estendendo-se até outubro (INMET, 2015). As rochas solúveis de idade Neoproterozóica são contínuas no local amostrado (SOUZA et al., 2004), e a área é cruzada por vários rios paralelos que correm em direção oeste. Cinco grandes sistemas subterrâneos principais são reconhecidos na área carstica de São Domingos: Angélica-Bezerra, São Vicente (incluindo a Lapa Passa Três), São Mateus, São Bernardo-Palmeiras e Terra Ronca-Malhada. Todos compreendem cavernas de grandes dimensões, percorridas por rios de origem alóctone, com longos trechos de corredeiras. Durante os meses mais chuvosos, as cavernas recebem grande entrada de matéria orgânica trazida por enchentes, porém mesmo durante os períodos mais secos há um volume considerável de água carreando matéria orgânica, a qual se acumula dentro das cavernas (BICHUETTE; TRAJANO, 2003). Tal aporte de alimentos resulta em grande potencial bioespeleológico, principalmente para a fauna aquática (BICHUETTE; TRAJANO, 2003).

#### Serra do Ramalho (Figura 4 (d, e))

A Serra do Ramalho compreende uma extensa área de afloramentos de calcários do Grupo Bambuí ao longo da margem esquerda do Rio São Francisco, abrangendo vários municípios desde o sudoeste baiano até o estado de Minas Gerais. Nossas amostragens, entretanto, se concentraram na região dos municípios de Carinhanha e Coribe, Bahia. Situada na transição entre os domínios morfoclimáticos do Cerrado e da Caatinga, a região possui clima tropical quente semi-úmido a semi-árido (tipo “Aw” da classificação climática de Köppen) (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007). Comparada às outras áreas amostradas, Serra do Ramalho possui uma estação seca ainda mais prolongada, entre os meses de março a outubro (INMET, 2015). A região é estruturalmente formada por rochas calcárias Neoproterozóicas, intercaladas com rochas não solúveis (SOUZA et al., 2004).

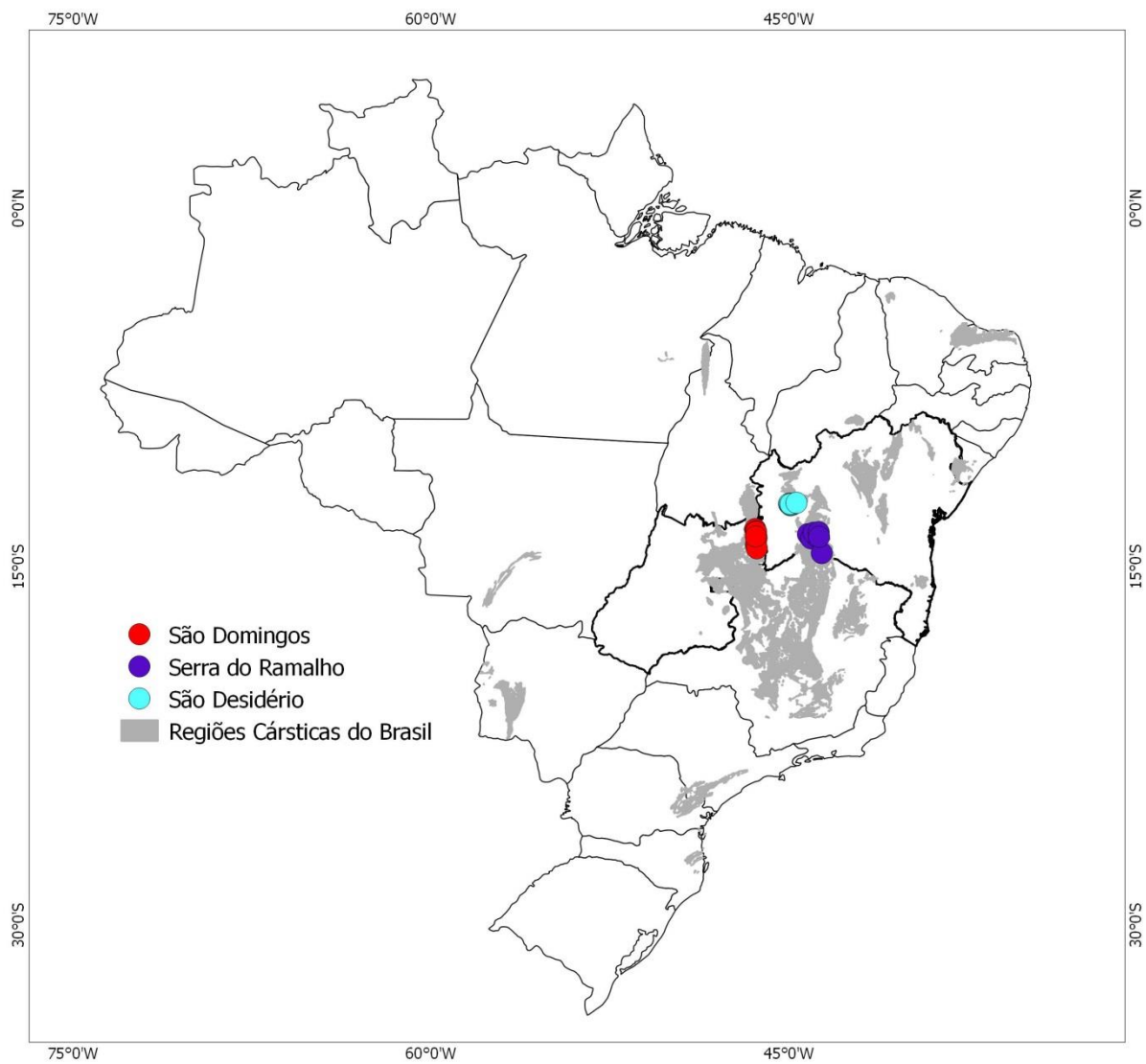
Nessa região estão localizadas feições endocársticas importantes em nível nacional e internacional, seja pela sua extensão, morfologia única, dinâmica hídrica, depósitos químicos, depósitos clásticos, patrimônio arqueológico e paleontológico (MOURA; ALT; BICHUETTE, 2008). Destaca-se, principalmente, a elevada riqueza em táxons endêmicos e filogeneticamente isolados (BICHUETTE; RIZZATO, 2012; BICHUETTE; TRAJANO, 2004b; TRAJANO; BICHUETTE, 2010; SIMONE, 2013).

A despeito de sua relevância, as cavernas da Serra do Ramalho têm sofrido as consequências dos impactos nas áreas de entorno, e a sua preservação tem sido dificultada pela localização em terras particulares onde a gestão e controle cabem aos proprietários (MOURA; ALT; BICHUETTE, 2008). Nas áreas de afloramentos calcários em imensos paredões e maciços, a ocupação humana foi menor, resultando em áreas ainda bem preservadas. Nas demais áreas, no entanto, a região já tem sido impactada por madeiras, carvoarias, pelo descarte de lixo e pelo avanço da fronteira agrícola. Até o momento não há nenhum tipo de proteção legal para as cavernas da Serra do Ramalho, o que tornam urgentes estudos nessa região comparando-se com outras áreas cársticas brasileiras, visando fornecer argumentos para uma proposta de criação de uma nova Unidade de Conservação (MOURA; ALT; BICHUETTE, 2008).

São Desidério (Figura 4(f, g))

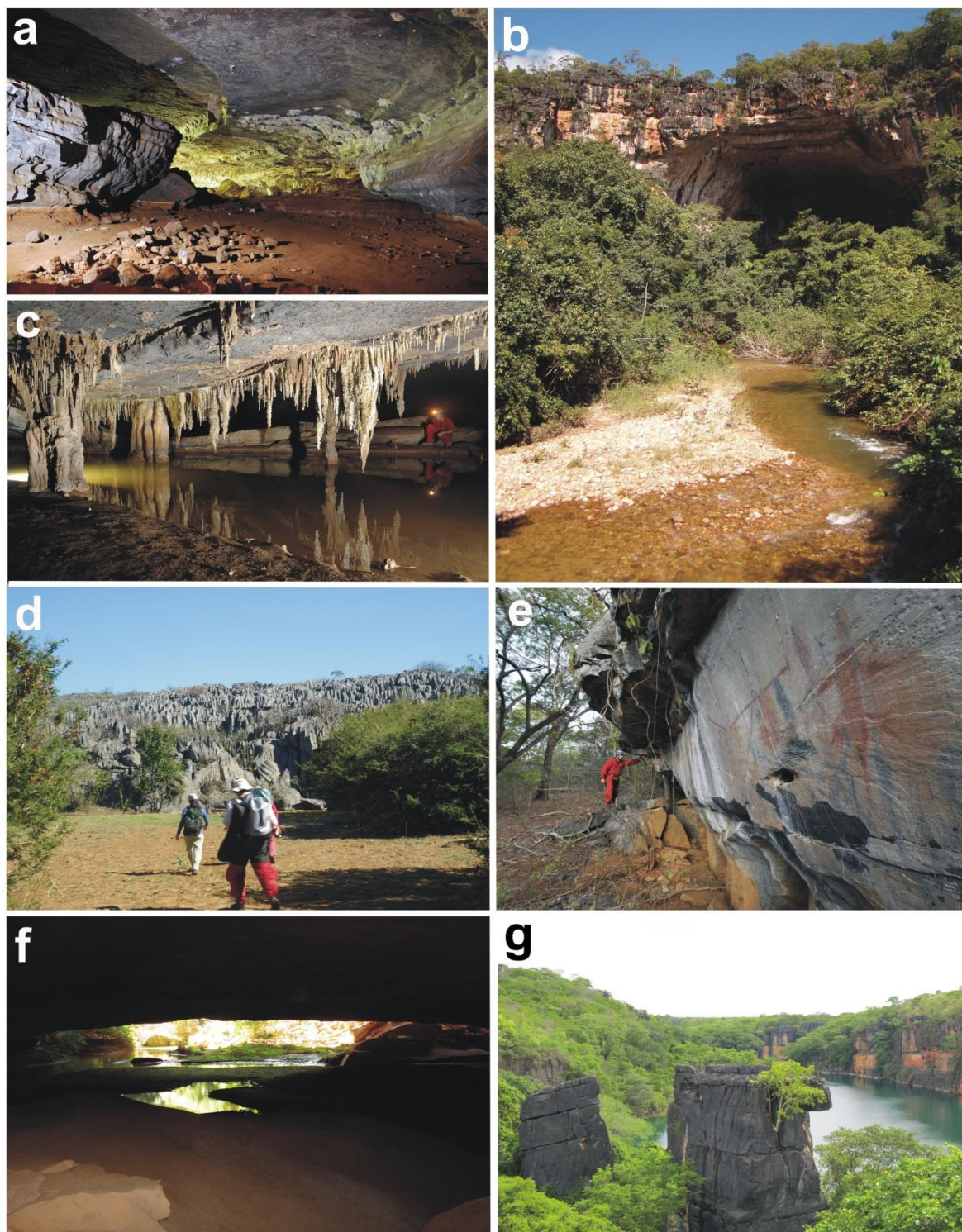
O município de São Desidério (Bahia) localiza-se nos limites do domínio do Cerrado (AB'SABER, 1977), com clima tropical úmido (tipo "Aw" da classificação climática de Köppen) (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007), precipitação mensal irregular e períodos secos de cinco meses por ano (INMET, 2015). A região contém vegetação relativamente bem preservada no entorno das cavernas investigadas, todas formadas em dois ramos de afloramentos contínuos de metacalcários Neoproterozóicos da Formação São Desidério (SOUZA et al., 2004).

A região destaca-se pelo patrimônio espeleológico rico em feições geológicas inusitadas e raras, como sumidouros e ressurgências peculiares e atípicas variações cíclicas do nível da água (GALVÃO et al., 2012). Os sistemas de cavernas são extensivamente irrigados por drenagens superficiais do Sistema João Rodrigues, o qual infiltra nos ambientes subterrâneos formando aquíferos cársticos e enormes lagos subterrâneos (GODINHO; PEREIRA 2013). Tais singularidades espeleológicas somam-se em importância à elevada riqueza de espécies subterrâneas, o que confere ao carste de São Desidério relevância em nível nacional (BICHUETTE et al., 2013). Apesar dessa importância, as cavernas da região encontram-se ameaçadas pela expansão agrícola e urbana, as quais podem comprometer a fauna cavernícola. Tal patrimônio ainda não se encontra efetivamente protegido, considerando que apenas recentemente se iniciaram estudos que venham a fundamentar uma unidade de conservação para o carste (GALVÃO et al., 2012).



**Figura 3.** Localização das três áreas cársticas contempladas no presente estudo. Escala: 1: 21.000.000.





**Figura 4.** Exemplos da paisagem e cavernas da área de estudo. **a.** Lapa do Angélica, São Domingos (foto: A. Gambarini); **b.** Entorno da Caverna Terra Ronca, São Domingos (foto: M. E. Bichuette); **c.** Lapa do Angélica, São Domingos (foto: A. Gambarini); **d.** Paisagem cárstica da Serra do Ramalho (foto: M. E. Bichuette); **e.** Entrada da Gruta da Água Fina, Serra do Ramalho (foto: A. Gambarini); **f.** Gruta do Catão, São Desidério (foto: M. E. Bichuette); **g.** Trilha da Gruta do Catão, São Desidério (foto: D. Pedroso).

## 1.7 Referências

- AB' SABER, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. **Geomorfologia**, v. 52, p. 1 – 21.
- BARR, T. C. 1967. Observations on the ecology of caves. **American Naturalist**, v. 101, n. 922, p. 475 – 491.
- BARR, T. C. 1968. Cave Ecology and the Evolution of Troglobites. **Evolutionary Biology**, v. 2, p. 72 – 97.
- BARR, T. C.; HOLSINGER, J. R. 1985. Speciation in cave faunas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 313 – 337.
- BICHUETTE, M. E.; MONTEIRO-NETO, D.; FERNANDES, C. S.; GALLÃO, J. E. 2013. Estudo espeleobiológico do sistema cárstico João Rodrigues, São Desidério, Bahia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, n.º. 32, 2013, Barreiras. **Anais do 32º Congresso Brasileiro de Espeleologia**, Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia, p. 95 – 98.
- BICHUETTE, M. E.; RIZZATO, P. P. 2012. A new species of cave catfish from Brazil, *Trichomycterus rubbioli* sp.n., from Serra do Ramalho karstic area, São Francisco River basin, Bahia State (Siluriformes: Trichomycteridae). **Zootaxa**, v. 3480, p. 48 – 66.
- BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. 2003. Epigeal and subterranean ichthyofauna from the São Domingos karst area, Upper Tocantins River basin, Central Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 63, n. 5, p. 1100 – 1121.
- BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. 2004a. Three new subterranean species of *Ituglanis* from Central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 15, n. 3, p. 243 – 256.
- BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. 2004b. Fauna troglóbia da Serra do Ramalho, Bahia: propostas para sua conservação. In: Carste 2004, Belo Horizonte, MG. Redespeleo, ABAS (Associação Brasileira de Águas Subterrâneas) p. 20.
- CAMPOS-FILHO, I. S.; ARAUJO, P.; BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E.; TAITI, S. 2014. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Brazilian caves. **Zoological Journal of Linnean Society**, v. 172, p. 360 – 425.
- CARDOSO, P. 2012. Diversity and community assembly patterns of epigeal vs. troglobiont spiders in the Iberian Peninsula. **International Journal of Speleology**, v. 41, n. 1, p. 83 – 94.
- CARSTENSEN, D. W.; LESSARD, J. P.; HOLT, B. G.; BORREGAARD, M. K.; RAHBEK, C. 2013. Introducing the biogeographic species pool. **Ecography**, v. 36, p. 1310 – 1318.
- CARVALHO, G. H. 2013. **Relações entre ambiente, traços, composição e funcionamento de comunidades vegetais de cerrado**. 153 pp. Tese de Doutorado – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- CHAPIN, F. S.; ZAVALETA, E. S.; EVINER, V. T.; NAYLOR, R. L.; VITOUSEK, P. M.; REYNOLDS, H. L.; HOOPER, D. U.; LAVOREL, S.; SALA, O. E.; HOBBIIE, S. E.; MACK, M. C.; DÍAZ, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 234 – 242.
- CHASE, J. M. 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. **Functional Ecology**, v. 19, p. 182 – 186.
- CHRISTIANSEN, K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Spelunca Memoirs**, v. 2, p.76 – 78.

- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 93 – 103.
- CULLINGFORD, C. H. D. 1962. Cave Fauna and Flora. In:\_\_\_\_\_. **British Caving, an introduction to Speleology**. 2 ed. London: Routledge and Keegan Paul, p. 347 – 389.
- CULVER, D. 1970 a. Analysis of simple cave communities I: caves as islands. **Evolution**, v. 24, p. 463 – 474.
- CULVER, D. 1970 b. Analysis of simple cave communities II: niche separation and species packing. **Ecology**, v. 51, n. 6, p. 949 – 958.
- CULVER, D. C. 2012. Species interactions. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier Academic Press, p. 743 – 748.
- CULVER, D. C.; HOLSINGER, J. R.; CHRISTMAN, M. C.; PIPAN, T. 2010. Morphological differences among eyeless amphipods in the genus *Stygobromus* dwelling in different subterranean habitats. **Journal of Crustacean Biology**, Lawrence, v. 301, n. 1, p. 68 –74.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. 2009. Superficial subterranean habitats – gateway to the subterranean realm? **Cave and Karst Science**, v. 35, n. 1, p. 5 – 12.
- DIAMOND, J. M. 1975. Assembly of species of communities. In: CODY M. L.; DIAMOND, J. M. **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard University Press, p. 342 – 444.
- FERNANDES, C. S.; BUENO, S. L. S.; BICHUETTE, M. E. Distribution of Cave-Dwelling *Aegla* spp. (Decapoda: Anomura: Aeglididae) from the Alto Ribeira Karstic Area in Southeastern Brazil Based on Geomorphological Evidence. **Journal of Crustacean Biology**, v. 3, n. 4, p. 567 – 575.
- FIŠER, C.; BLEJEC, A.; TRONTELJ, P. 2012. Niche-based mechanisms operating within extreme habitats: a case study of subterranean amphipod communities. **Biology Letters**, v. 8, p. 578 – 581.
- FONG, D. W. 2012. *Gammarus minus*: a Model System for the Study of Adaptation to the Cave Environment. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier Academic Press, p. 341 – 347.
- GALLÃO, J. E. 2012. **Estado de conservação e dados de distribuição da fauna troglóbia brasileira com propostas de áreas prioritárias para proteção**. 93 p. Dissertação de Mestrado – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- GALVÃO, A. L. O.; FERREIRA, C. F.; ROSSATO, R. M.; REINO, J. C. R.; JANSEN, D. C.; VILELA, C. V. 2012. Breve descrição do patrimônio espeleológico do município de São Desidério – BA. **Revista Brasileira de Espeleologia**, v. 2, n. 1, p. 13 – 28.
- GIBERT, J.; DEHARVENG, L. 2002. Subterranean Ecosystems: a Truncated Functional Biodiversity. **BioScience**, v. 52, n. 6, p. 473 – 481.
- GIBERT, J.; MALARD, F.; TURQUIN, M. J.; LAURENT, R. 2000. Karst ecosystems in the Rhône river basin. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHRIES, W. F. **Ecosystems of the World 30: Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier. p. 533 – 558.
- GODINHO, L. P. S.; PEREIRA, R. G. F. A. 2013. Caracterização geomorfológica preliminar do sistema Cárstico do Rio João Rodrigues, São Desidério – BA. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, n°. 32, 2013, Barreiras. **Anais do 32º Congresso Brasileiro de Espeleologia**, Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia, p. 341 – 351.
- GOWER, J. C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. **Biometrika**, v. 53, p. 325 – 338.



- HOBBS III, H. H. 2000. Crustacea. In: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W. F. **Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems**. Amsterdam, Elsevier, p. 95-107.
- HORNUNG, E. 2011. Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: structure, physiology and behavior. **Terrestrial Arthropod Reviews**, v. 4, p. 95 – 130.
- HUBBEL, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology**, v. 19, p. 166 – 172.
- HUBBEL, S. P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. **Ecology**, v. 87, n. 6, 1387 – 1398.
- INMET. 2015. Instituto Nacional de Meteorologia. Disponível em: <[www.inmet.gov.br](http://www.inmet.gov.br)>. Acesso em: fev. 2015.
- JONES, W. K.; WHITE, W. B. 2012. Karst. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier Academic Press. p. 430 – 438.
- JUBERTHIE, C. 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHRIES, W. F. **Ecosystems of the World 30: Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier. p. 17-39.
- KARMANN, I.; SÁNCHEZ, L. E. 1979. Distribuição de rochas carbonáticas e províncias espeleológicas do Brasil. **Espeleo-Tema**, v. 14, p. 43 – 53.
- KEDDY, P. A. 1992. Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157 – 164.
- KLAUS, S.; MENDOZA, J. C. E.; LIEW, J. H.; PLATH, M.; MEIER, R.; YEO, D. C. J. 2013. Rapid Evolution of Troglomorphic Characters Suggests Selection Rather than Neutral Mutation as a Driver of Eye Reduction in Cave Crabs. **Ecology Letters**, v. 9, 20121098.
- LANGECKER, T. G. 2000. The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHRIES, W. F. **Ecosystems of the World 30: Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier. p. 17-39.
- MAIRE, E.; GRENOUILLET, G.; BROUSSE, S.; VILLÉGER, S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. **Global Ecology and Biogeography**, in press.
- MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D.; LEE, W. G.; WILSON, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112–118.
- MOKANY, K.; PAINI, D. R. 2011. Dark diversity: adding the grey. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, p. 264 – 265.
- MOURA, V. M. A. M.; ALT, L. R.; BICHUETTE, M. E. 2008. Perspectivas de proteção ambiental na Serra do Ramalho. **O Carste**, v. 20, n. 2, p. 76 – 81.
- NIEMILLER, M. L.; ZIGLER, K. S. 2013. Patterns of Cave Biodiversity and Endemism in the Appalachians and Interior Plateau of Tennessee, USA. **PLOS ONE**, v.8, n. 5, e64177.
- PÄRTEL, M.; SZAVA-KOVATS, R.; ZOBEL, M. 2011. Dark diversity: shedding light on absent species. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 3, p. 124-127.
- PÄRTEL, M.; SZAVA-KOVATS, R.; ZOBEL, M. 2013. Community Completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept. **Folia Geobotanica**, v. 48, p. 307 – 317.
- PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 11, p. 1633 – 1644.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. 2002. Functional diversity, species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, p. 402 – 411.

- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, p. 741 – 758.
- PINTO-DA ROCHA, R. 1995. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 39, p. 61-173.
- PIPAN, T. 2005. **Epikarst – A promising habitat**. Ljubljana: ZRC Publishing, 101 p.
- POULSON, T. L.; WHITE, W. B. 1969. The cave environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971 – 980.
- RACOVITZA, E. G. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. **Archives de Zoologie Experimentale et Générale**, Paris, v.36, p. 371 – 488.
- RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, v. 235, p. 167–171.
- RIIBAK, K.; REITALU, T.; TAMME, R.; HELM, A.; GERHOLD, P.; ZNAMENSKIY, S.; BENGTTSSON, K.; ROSÉN, K. E.; PRENTICE, H. C.; PÄRTEL, M. 2014. Dark diversity in dry calcareous grasslands is determined by dispersal ability and stress-tolerance. **Ecography**, v. 37, p. 001 – 009.
- RONK, A.; SZAVA-KOVATS, R.; PÄRTEL, M. 2015. Applying the dark diversity concept to plants at the European scale. **Ecography**, v. 38, p. 001 – 011.
- ROUCH, R. 1977. Considerations sur l'écosystème karstique. **Compte Rendus Academie des Sciences de Paris Serie D**, v. 284, p. 1101 – 1103.
- SCHINER, J. R. 1854. Fauna der Adelsberger-, Lueger, und Magdalen-Grotte. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien**, Austria, v. 3, p. 1 – 40.
- SCHMALFUSS, H. 1984. **Eco-morphological strategies in terrestrial isopods**. In: Symposia of the Zoological Society of London. Cambridge: Cambridge University Press, p. 49-63.
- SIMÕES, L. B.; FERREIRA, T. C. S.; BICHUETTE, M. E. 2013. Aquatic biota of different karst habitats in epigean and subterranean systems of Central Brazil – visibility versus relevance of taxa. **Subterranean Biology**, v. 11, p. 55 – 74.
- SIMON, K. S. 2012. Cave Ecosystems. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier Academic Press, p. 99 – 107.
- SIMONE, L. R. L. 2013. Habeas, a new genus of Diplommatinidae from Central Bahia, Brazil (Caenogastropoda), with description of three new species. **Journal of Conchology**, v. 41, n. 4., p. 519 – 525.
- SONG, Y.; WANG, P.; LI, G.; ZHOU, D. 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. **Acta Ecologica Sinica**, v. 34, p. 85 – 91.
- SOUZA, J. D.; KOSIN, M.; HEINECK, C. A.; LACERDA FILHO, J. V.; TEIXEIRA, L. R.; VALENTE, C. R.; GUIMARÃES, J. T.; BENTO, R. V.; BORGES, V. P.; SANTOS, R. A.; LEITE, C. A.; NEVES, J. P.; OLIVEIRA, I. W. B.; CARVALHO, L. M.; PEREIRA, L. H. M.; PAES, V. J. C. 2004. Folha SD. 23, Brasília. In: SCHOBENHAUS, C.; GONÇALVES, J. H.; SANTOS, J. O. S.; ABRAM, M. B.; LEÃO NETO, R.; MATOS, G. M. M.; VIDOTTI, R.; RAMOS, M. A. B.; JESUS, J. D. A. de. **Carta geológica do Brasil ao Milionésimo**. Sistema de Informações Geográficas – SIG Programa Geologia do Brasil, CPRM, Brasília. CD-ROM.
- SOUZA-KURY, L. A. 1997. **Estudo sistemático de Oniscidea (Crustacea, Isopoda) cavernícolas brasileiros**. 219 p. Tese de Doutorado – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- SZAVA-KOVATS, R.; RONK, A.; PÄRTEL, M. 2013. Pattern without bias: local-regional richness relationship revisited. **Ecology**, v. 94, n. 9, p. 1986 – 1992.
- TAITI, S. 2003. Crustacea: Isopoda: Oniscidea (woodlice). pp. 547-551. In: GUNN, J. (ed.). **Encyclopedia of Caves and Karst Science**. London: Taylor and Francis Group.

- TILMAN, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 208 – 211.
- TILMAN, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **PNAS**, v. 101, n. 30, p. 10854 – 10861.
- TILMAN, D.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; REICH, P.; RITCHIE, M.; SIEMANN, E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. **Science**, v. 277, p. 1300 – 1302.
- TRAJANO, E. 2000. Cave faunas in the Atlantic tropical rain forest: composition, ecology and conservation. **Biotropica**, v. 32, p. 882 – 893.
- TRAJANO, E. 2012. Ecological classification of subterranean organisms. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier Academic Press. pp. 275-277.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. 2010. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, v. 7, p. 1 – 16.
- TRAJANO, E.; COBOLLI, M. 2012. Evolution of Lineages. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier Academic Press, p. 230 – 234.
- TRONTELJ, P.; BLEJEC, A.; FIŠER, C. 2012. Ecomorphological convergence of cave communities. **Evolution**, v. 66, n. 12, p. 3852 – 3865.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A. & DONOGHUE, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 33, p. 475 – 505.
- WEIHER, E.; KEDDY, P. 1995. Assembly rules, null models and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, v. 74, n. 1, p. 159 – 162.
- WILLIAMS, P. W. 2008. The role of epikarst in karst and cave hydrogeology: a review. *International Journal of Speleology*, v. 37, n. 1, 1 – 10.

## **II. CAPÍTULO UM**

## II. CAPÍTULO UM

### *Does the Cave Environment Reduce Functional Diversity?*

Camile Sorbo Fernandes<sup>1\*</sup>, Marco Antonio Batalha<sup>2</sup>, and Maria Elina Bichuette<sup>1</sup>

1 Department of Ecology and Evolutionary Biology, Federal University of São Carlos, PO Box 676, 13565-905, São Carlos, Brazil

2 Department of Botany, Federal University of São Carlos, PO Box 676, 13565-905, São Carlos, Brazil

\* Corresponding author: [camilesorbofernandes@yahoo.com.br](mailto:camilesorbofernandes@yahoo.com.br)

### **Abstract**

Caves are not colonised by all taxa present in surface species pool, due to absence of light and the typical food limitation. Under strong species sorting during colonisation and later by the restrictive evolutionary regime, unsuitable attributes to the hypogean habitat may be filtered out. In the present paper, we tested whether cave communities were assembled by the restrictive regime propitiated by permanent darkness, leading to lower functional diversity and phenotypic clustering when compared to surface communities, or by limiting similarity caused by competitive exclusion due to resource scarcity, leading to phenotypic overdispersion and higher functional diversity when compared to surface communities. Using isopods (Oniscidea) as model taxon, we measured several niche descriptors of species from inside and outside caves using a multivariate measure of functional diversity and compared their widths. We found phenotypic overdispersion and higher functional diversity in cave species when compared to surface ones. In one hand, the dry climate in the study area probably acts as an environmental filter, restricting the number of species able to survive outside the caves, decreasing the number of viable strategies, and ultimately leading to phenotypic clustering. On the other hand, this restriction does not occur in the relatively stable cave habitats. Isopods found inside caves favourable conditions to allow occupation and subsequent diversification, with milder environmental parameters coupled with the absence of specialised predators. Our results showed that at least for some taxon groups, caves may not be such a harsh environment as previously thought. The high functional diversity we found inside caves adds an additional reason for the conservation of such fragile environments.



## Introduction

All cave ecosystems throughout the world have a remarkable feature in common: the complete and permanent darkness, which leads to the absence of photosynthetic producers and to the dependence on surface food intake [1]. As a consequence, there is a tendency toward food shortages and a compromise of all biological processes related to luminosity, such as circadian activity, secretion of hormones, and visual guidance [1]. Due to constraints imposed by these environmental conditions, cave communities are not merely a subset of the surface species pool, but have peculiarities [2]. For instance, food chains in caves are truncated at the bottom, due to the absence of photosynthetic producers, and at the top, due to the scarcity of specialised predators [3].

Among the species prone to colonise caves, we find nocturnal and generalist organisms, which can naturally extend their distribution to the hypogean environment [2]. In this case, they can either (1) establish source populations in both outside and inside the caves, with individuals moving from one habitat to the other, maintaining introgression of genes selected under both habitats, or (2) give rise to different species, due to vicariance events, with source populations occurring inside the caves [4]. The former are called "troglophiles", whereas the latter are called "troglobites" [4]. Species from the same clade may occur in both habitats unless the surface species becomes extinct, albeit geographic and phylogenetic relicts frequently occur [5].

On the one hand, under strong species sorting during colonisation and, later, strong evolutionary pressures in a restrictive environment, unsuitable attributes to the hypogean habitat may be filtered out [6]. If so, functional clustering is expected, with morphological, physiological, and behavioral convergences, mainly related to the permanent darkness [1, 7]. On the other hand, functional overdispersion via niche differentiation has been found in aquatic cave and interstitial groundwater communities [8, 9]. The assembly rules of cave communities are, thus, still unclear. Does the complete darkness act as an environmental filter [6]? Is there limiting similarity due to resource competition [10-12]? Or, else, are functional traits influenced by random events related to biogeographic legacy [12]?

One way of answering these questions is by estimating functional diversity, which is based on trait differences among cooccurring species [13]. The more different the traits, the higher the value of functional diversity [13]. More functionally diverse communities have

more complementary resource use and, thus, are expected to operate better [13]. If environmental filtering is the main ecological force, phenotypic clustering and low functional diversity are expected; if limiting similarity is the main ecological force, phenotypic overdispersion and high functional diversity are expected [14]. How these traits are organised in a community has antagonistic implications: the higher the functional diversity, the better the efficiency in resource use, but the lower the resilience of ecological processes [15].

Oniscidean isopods are the most successful crustacean colonisers of land habitats, being a diverse and successful taxon throughout the world, not only in epigeal but also in hypogean habitats, and, as such, are an appropriate model taxon for ecological research in cave biology [16]. In Brazil, for instance, they are abundant and widespread in both epigeal and hypogean environments [17]. Moreover, most of the registered families include troglomorphic species, that is, species bearing apomorphies related to isolation in subterranean environments [17]. Another advantage presented by the group is that their form is strongly associated with ecological strategies of predation and desiccation avoidance [18], interesting features to be tested in cave communities.

Understanding how cave communities are assembled has always been a central problem in speleobiology [8, 9]. Using oniscidean isopods as a model taxon, we aimed to test whether cave communities were assembled by the restrictive regime propitiated by permanent darkness, leading to phenotypic clustering and lower functional diversity when compared to surface communities, or by limiting similarity caused by competitive exclusion due to resource scarcity, leading to phenotypic overdispersion and higher functional diversity when compared to surface communities. Based on [19], we expected that the restrictive conditions inside the caves would lead to lower values of functional diversity.

## **Materials and Methods**

We sampled caves distributed along limestone outcrops of similar ages from the Bambuí karstic area, the largest set of limestone outcrops in Brazil [20, 21] located in the Brazilian Central Plateau (Fig. 1). We surveyed three subregions inside this area, encompassing great complexity of interconnected landscapes. All three subregions are in similar latitudes and under tropical climate, with wet summers and dry winters (Köppen's

Aw) [22]. Two of the subregions, São Desidério and Serra do Ramalho, comprising large extensions of intensively karstified limestone outcrops [20], are located in northeastern Brazil, between the Cerrado and the Caatinga domains [23]. São Desidério comprises at least 200 caves, with large subterranean stream reaches [24]. Large cave systems are also distributed along Serra do Ramalho, which receives abundant input of organic matter through large sinkholes and supports a diverse fauna [25]. The third subregion, São Domingos, presenting extensive limestone outcrops, 250 km long and 10-20 km wide [20], is located in central-western Brazil, in the Cerrado domain [23]. Five large cave systems are included there, bearing extensive subterranean drainage and well developed epikarst, which provide great input of organic matter during the wet season [26]. Together, the subregions comprise a continuum with great biospeleological potential, with many endemic and phylogenetically isolated taxa [17, 26].

We collected the isopods from 2008 to 2014 in 30 caves and their epigeal vicinity, distributed throughout the three subregions, 14 in São Desidério, eight in Serra do Ramalho, and eight in São Domingos. Since some caves were located in inaccessible terrain or were prone to floodings, we selected the caves to be sampled based on accessibility and safety. Inside and outside each cave, with a 4 hr sampling effort, we investigated several types of microhabitats, including aquatic ones, by active search, that is, turning over rocks, logs, and debris. Outside the caves, we removed 5 cm of soil in several spots, searching for epigeal species, and sampled leaf litter, using Winkler extractors and Berlese funnels [27]. Among the collected specimens, 101 were from São Desidério, 64 from Serra do Ramalho and 94 from São Domingos. We also received 76 individuals from Serra do Ramalho as a donation from the University of São Paulo. We lodged all specimens in the Federal University of São Carlos.

For each species, we measured the following functional traits (Fig. 2): (1) body length, (2) body width, (3) antenna length, (4) volvation, (5) pigmentation, (6) number of ommatidia, (7) number of mechanoreceptors, (8) type of mechanoreceptors, (9) habit, and (10) type of substratum. These traits are related to habitat exploitation, such as the number and type of mechanoreceptors, body size, and antenna size [28, 29]; predator avoidance, such as habit and volvation [18]; foraging, such as antennae length and type of substratum [30]; spatial orientation, such as antenna length, number of ommatidias, and number and type of mechanoreceptors [31]; or reduction of stabilising selection due to absence of light, such as

pigmentation and number of ommatidia [32, 33]. We dehydrated the collected specimens in an ethanol series, with gradually higher concentrations (80%, 96%, 100%) until critical point in low vacuum to estimate the number and type of mechanoreceptors using scanning electron microscopy [34], grouping them according to their shape [Holdich 1984]. In a stereo microscope, we also checked whether information about volvation, pigmentation, and habit available in the literature [31, 18] held true. We assigned substratum type based on field notes and the number of ommatidia on microscope.

We constructed a community matrix, with species in rows, environment (epigean or hypogean) in columns and presence or absence in cells. We also constructed a trait matrix, with species in rows, traits in columns, and average values of traits in cells. When a species occurred in both environments, we calculated two averages, one for epigean individuals and another for hypogean individuals. Based on the trait matrix, we constructed a distance matrix between species, using Gower distances. We clustered the distance matrix, using unweighted pair group method with arithmetic averages, to produce the functional dendrogram. We calculated functional diversity as the total branch length in the dendrogram connecting all species in either the epigean or the hypogean environment [13]. We compared the observed difference in functional diversity of the two environments with a pseudo-distribution of 999 values, generated by finding the difference between two random communities with the same number of species as the observed epigean and hypogean ones. Using the trait matrix, we also did a Principal Component Analysis [35] and constructed an ordination diagram, distinguishing epigean and hypogean species. We conducted all analyses in R [36].

## Results

We analysed 335 individuals, belonging to 27 species, for which we measured functional traits (Table 1). We analyzed a total of 27 species and 335 individuals (Table 1). Three species were found exclusively outside the caves, 20 exclusively inside, and four both in and outside. Functional diversity outside the caves was lower than inside ( $FD_{\text{hypogean}} = 11.42$ ;  $FD_{\text{epigean}} = 3.45$ ) and the difference between them was significant ( $P < 0.001$ ). The first two axes of the Principal Component Analysis explained 64% of the data variation. On the one hand, epigean species formed two groups, one related to large body size and volvation and another related to the presence of ommatidia and pigmentation. On the other hand,

hypogean species were scattered throughout the diagram, suggesting phenotypic overdispersion (Fig. 3).

## Discussion

We identified the individuals to the lowest taxonomic level that could be reached. Of the 27 species we sampled, we identified 15 to family, 11 to genus, and only one to species. Some of the species were new to science, whereas others were new records still in the process of taxonomic refinement. Our sampling highlighted the Linnean and Wallacean shortfalls for Brazilian isopods, respectively the lack of formal taxonomic descriptions and gaps on understanding geographical distributions [37]. Taxonomic impediment is a problem for cave studies, because new species are frequently found and taxonomists are scarce, elevating the time spent in descriptions and identification [38]. In such cases, the use of recognisable taxonomic units, as we did here, is justifiable [38].

We found a higher value of functional diversity inside the caves than outside. Since our null model took into account the number of species in each environment, the higher value inside the caves was not due to the higher number of species. Outside the caves, temperatures are high, dry season is long, and humidity is low, conditions that are important environmental constraints for terrestrial crustaceans [39]. If so, climate could act as an environmental filter, restricting the number of species able to colonise epigean habitats, decreasing the number of viable strategies, and, ultimately, decreasing functional diversity. Conditions inside the caves are milder, with lower temperatures and higher humidity, more favourable for terrestrial crustaceans. These milder conditions, coupled with the absence of specialised predators [3], may have increased functional diversity inside the caves.

Cave organisms are capable of coping with darkness and the relative unpredictability of resource input, since they belong to lineages possessing attributes that give them advantages in the colonisation of this type of habitat, the so-called “preadaptations” or “exaptations” [2]. Among the most important attributes distinguishing hypogean from epigean species, some are called “troglomorphisms”, such as the reduction or absence of pigmentation and ommatidia, changes in body dimensions, and higher density of mechanoreceptors [40, 41]. Volvation, however, is functionally related to predation and desiccation avoidance [18, 42], negligible pressures in subterranean habitats. Except for the

caves in Serra do Ramalho, volvation ability was present in species that occurred either outside the caves or in both environments, but no troglobite presented this ability.

Lower values of functional diversity inside than outside the caves are more likely in predators or lineages originated in dryer environments. For instance, lower values of functional diversity inside the caves than outside were found for spiders in the Iberian peninsula [19]. Inside the caves, predators are limited by the dependence of the invertebrates filtered from the species pool, leading to more restricted diets and the elimination of some predation strategies [3, 19]. In the Iberian peninsula, however, only five traits were used, four of them categorical, which could have influenced the quality of the functional space and led to a biased assessment of functional diversity [43]. We used ten traits, half of them continuous, which are expected to provide a good representation of the functional space [43]. Moreover, as detritivores, isopods are not limited by prey disponibility. The high number of hypogean species, many with narrow geographical range, suggests that isopods may have found in the caves favourable conditions to allow occupation and subsequent diversification. Sometimes, there is no trait convergence as the environment becomes harsher [29], which may be attributed to fine-level niche partitioning [9]. Our results showed that this pattern should be more generally accepted, and some putative environmental filters, such resource limitation and darkness, may be compensated by other favourable environmental conditions. If so, at least for some taxonomic groups, caves may not be such a harsh environment as previously thought.

Resource use by isopods inside the caves tends to be more efficient than outside, leading to higher values of functional diversity. This higher complementarity implies that there is a fine niche adjustment and higher vulnerability of environmental processes if species composition changes [15, 44]. Based on our results, as well as in the great faunistic relevance already discussed in previous studies [17], the study areas should be under conservation priority. Even if São Domingos is inside a conservation unit, the integrity of subterranean environments is threatened, because the headwaters of all cave rivers are unprotected and have been facing problems as sedimentation and pollution [45]. Both Serra do Ramalho and São Desidério still do not have any kind of legal protection, and have been facing problems mainly related to agricultural and urban expansion [46, 47, 17]. The high functional diversity of isopods we found inside the caves adds an additional reason for the conservation of such fragile environments.

## Acknowledgements

We are grateful to the Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq), for the productivity fellowship granted to the second author; Dr AMPM Dias and National Institute of Science and Technology of the Hymenoptera Parasitoids from Brazilian Southeast Region (INCT Hympar Sudeste), for the scanning electron microscope; to Dr LBDR Fernandes, for the microscope images; to Dr E Trajano, for the donation of some specimens; to BS Brito, JE Gallão, N Hattori, FD Passos, D Pedroso, B Rantin, PP Rizzato, D Sansone, RC Santos, RH Santos, T Scatolini, L Senna-Horta, LB Simões, JS Souza, E Trajano, DM Von-Schimonsky, T Zepon, for the help in field; and to JE Gallão and PP Rizzato, for comments on the manuscript.

## References

1. Langecker TG. The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. In: Wilkens H, Culver DC, Humphreys WF, editors. *Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier. 2000; pp. 17-39.
2. Trajano E, Cobolli M. Evolution of lineages. In: White WB, Culver DC, editors. *Encyclopedia of Caves*. Amsterdam: Elsevier. 2012; pp. 230-234.
3. Gibert J, Deharveng L. Subterranean Ecosystems: a Truncated Functional Biodiversity. *BioScience*. 2002; 52(6): 473-481.
4. Trajano E. Ecological classification of subterranean organisms. In: White WB, Culver DC, editors. *Encyclopedia of Caves*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. 2012; pp. 275-277.
5. Culver DC, Pipan T. *The Biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford (UK): Oxford University Press; 2009.
6. Keddy, PA. Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology. *J Veg Sci*. 1992; 3(2): 157-164.
7. Pipan T, Culver DC. Convergence and divergence in the subterranean realm: a reassessment. *Biol J Linn Soc*. 2012; 107: 1-14.
8. Fišer C, Blejec A, Trontelj P. Niche-based mechanisms operating within extreme habitats: a case study of subterranean amphipod communities. *Biol Lett*. 2012; 8: 578-581.
9. Trontelj P, Blejec A, Fišer C. 2012. Ecomorphological convergence of cave communities. *Evolution*. 2012; 66(12): 3852-3865.
10. Hutchinson GE. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am Nat*. 1959; 93: 342-356.
11. Diamond JM. Assembly of species of communities. In: Cody ML, Diamond JM, editors. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Harvard University Press. 1975.
12. Weiher E, Keddy P. Assembly rules, null models and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*. 1995; 74(1): 159-162.

13. Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity, species richness and community composition. *Ecol Lett.* 2002; 5: 402-411.
14. Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2002; 33: 475-505.
15. Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Sieman E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science.* 1997; 277: 1300-1302.
16. Taiti S. Crustacea: Isopoda: Oniscidea (woodlice). In: Gunn J, editor. *Encyclopedia of Caves and Karst Science.* London: Taylor and Francis Group. 2003.
17. Trajano E, Bichuette ME. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. *Subt Biol.* 2010; 7: 1-16.
18. Schmalzfuss H. Eco-morphological strategies in terrestrial isopods. In: Sutton SL, Holdich DM, editors. *Symposia of the Zoological Society of London.* Cambridge: Cambridge University Press. 1984. pp. 49-63.
19. Cardoso P. Diversity and community assembly patterns of epigeal vs. troglobiont spiders in the Iberian Peninsula. *Int J Speleol.* 2012; 41: 83-94.
20. Karmann I, Sánchez LE. Distribuição de rochas carbonáticas e províncias espeleológicas do Brasil. *Espeleo-Tema.* 1979; 14: 43-53.
21. Trajano E, Bichuette ME. Área cárstica de São Domingos, Alto Tocantins, nordeste de Goiás: a maior diversidade de peixes subterrâneos no Brasil. *O Carste.* 2003; 15(4): 114-125.
22. Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. Updated world map of the Köppen Geiger climate classification. *Hydrol Earth Syst Sc.* 2007; 11: 1633-1644.
23. Ab' Saber AN. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. *Geomorfologia.* 1977; 52: 1-21.
24. Bichuette ME, von Schimonsky DM, Fernandes CS, Gallão JE. Estudo espeleobiológico do Sistema Cárstico João Rodrigues, São Desidério, Bahia. *Anais do 32º Congresso Brasileiro de Espeleologia (Sociedade Brasileira de Espeleologia).* 2013; 95-98.
25. Campos-Filho IS, Araujo P, Bichuette ME, Trajano E, Taiti S. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Brazilian caves. *Zool J Linn Soc.* 2014; 172: 360-425.
26. Simões LB, Ferreira TCS, Bichuette ME. Aquatic biota of different karst habitats in epigeal and subterranean systems of Central Brazil – visibility versus relevance of taxa. *Subterr Biol.* 2013; 11: 55-74.
27. Palacios-Vargas JG, Recamier BEM, Zepellini D. Técnicas atuais para estudo de micro e mesoartropodes de solo. *Campina Grande: EDUEPB.* 2013.
28. Holdich DM, Lincoln RJ. An investigation of the surface of the cuticle and associated sensory structures of the terrestrial isopod, *Porcellio scaber.* *J Zool.* 1974; 172: 469-482.
29. Culver DC, Holsinger JR, Christman MC, Pipan T. Morphological differences among eyeless amphipods in the genus *Stigobromus* dwelling in different subterranean habitats. *J Crustacean Biol.* 2010; 30(1): 68-74.
30. Zimmer M. Nutrition in terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): an evolutionary-ecological approach. *Biol Rev.* 2002; 77(4): 455-493.
31. Holdich DM. The cuticular surface of woodlice: a search for receptors. In: Sutton SL,



Holdich, DM, editors. Symposia of the Zoological Society of London, 53. Cambridge: Cambridge University Press; 1984. pp. 9-48.

32. Poulson TL, White WB. The cave environment. *Science*. 1969; 3897(165): 971-980.

33. Wilkens H. Genes, modules and the evolution of cave fish. *Heredity*. 2010; 1–10.

34. Haddad A, Sessos A, Attias M, Farina M, Nazareth MM, Silveira M, et al. Técnicas de microscopia eletrônica aplicadas às ciências biológicas. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Microscopia. 2007.

35. Jongman RHG, Ter Braak CJF, van Tongeren OFR. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press. 1995.

36. R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. 2009. Available: <http://www.R-project.org>.

37. Bini LM, Diniz-Filho JAF, Rangel TFLVB, Bastos RP, Pinto MP. Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hotspot. *Divers Dist*. 2006; 12: 475-482.

38. Trajano E, Bichuette ME, Batalha MA. Estudos ambientais em cavernas: os problemas da coleta, da identificação, da inclusão e dos índices. *Espeleo-Tema*. 2012; 23: 13-22.

39. Schmalzfuss H. Morphology and function of cuticular microscales and corresponding structures in terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Zoomorphology*. 1978; 91: 263-274.

40. Christiansen K. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca Mem*. 1962; 2: 76-78.

41. Barr TC. Cave Ecology and the Evolution of Troglóbites. *Evol Biol*. 1968; 2: 72-97.

42. Hornung E. Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: structure, physiology and behavior. *Terr Arthropod Rev*. 2011; 4: 95-130.

43. Maire E, Grenouillet G, Brosse S, Villéger S. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Glob Ecol Biogeogr*. 2015; 24(6): 728-740.

44. Tilman D. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*. 2000; 405: 208-211.

45. Gallão JE, Bichuette ME. A lista de fauna ameaçada de extinção e os entraves para a inclusão de espécies – o exemplo dos peixes troglóbios brasileiros. *Natureza & Conservação*. 2012; 10(1): 83-87.

46. Bichuette ME, Trajano E. Fauna troglóbica da Serra do Ramalho, Bahia: propostas para sua conservação. In: *Resumos do I Encontro Brasileiro de Estudos do Carste*. Belo Horizonte (MG): Redespeleo, ABAS (Associação Brasileira de Águas Subterrâneas); 2004. p. 20.

47. Moura VM, Alt LR, Bichuette ME. Perspectivas de proteção ambiental na Serra do Ramalho. *O Carste*. 2008; 20(2): 76-81.

## Tables

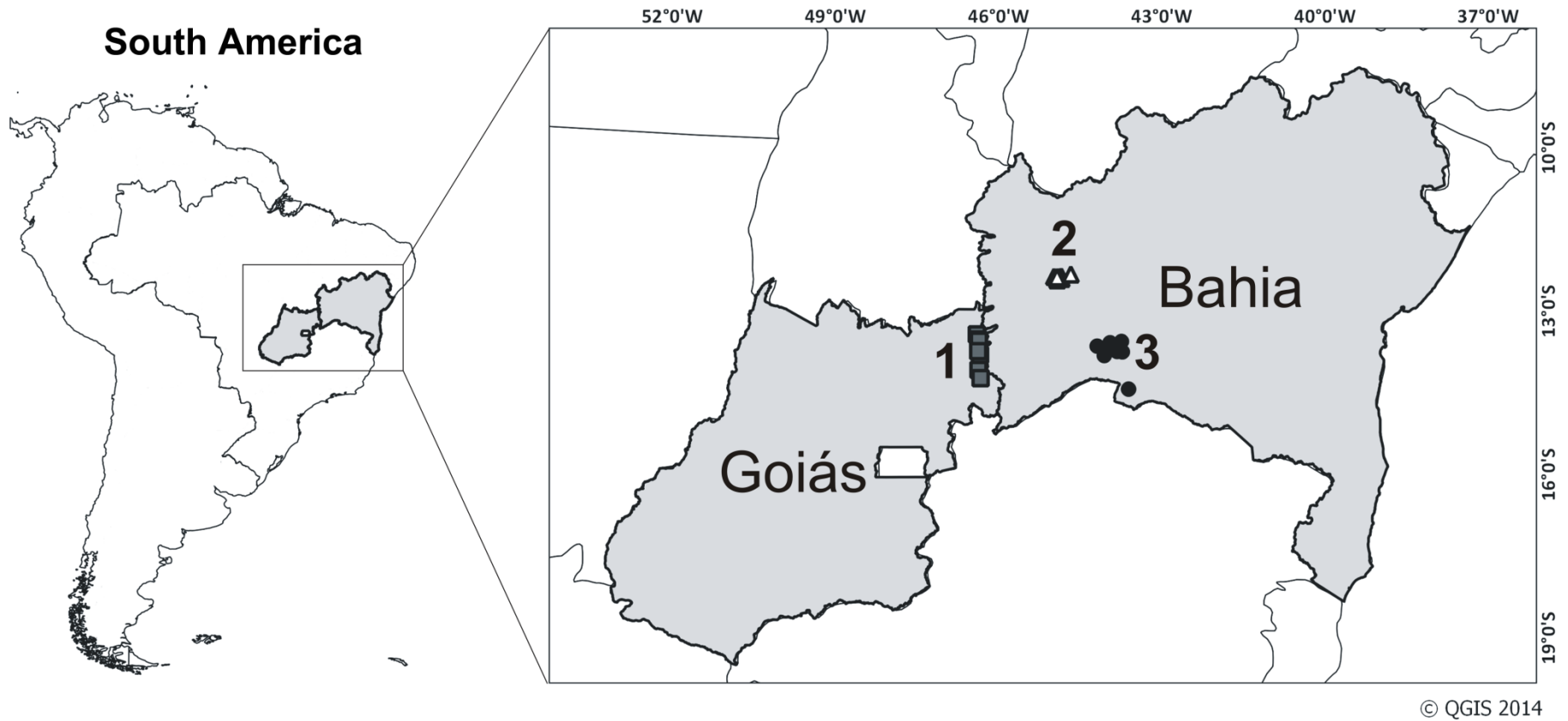
**Table 1. Sampled Species, Number of Individuals, and Values of Functional Traits.**

Species	ENV	N	BOL	BOW	ANL	VOL	PIG	OMT	NME	TME	HAB	SUB
Armadillidae sp. 1	H	1	3.64	1.30	1.09	1	0.5	12	800	6	4	7
Armadillidae sp. 2	E	2	5.55 (±0.064)	1.87 (±0.20)	1.54 (±0.052)	1	1	16	600	2	4	7
Dubioniscida e sp. 1	H	31	3.28 (±0.62)	1.18 (±0.23)	1.32 (±0.23)	0	1	10	800	1	2	11
Dubioniscida e sp. 1	E	5	3.24 (±0.34)	1.23 (±0.14)	1.29 (±0.16)	0	1	10	800	1	2	7
Dubioniscida e sp. 2	H	10	3.89 (±0.14)	1.55 (±0.31)	1.72 (±0.38)	0	1	12	600	1	2	6
Dubioniscida e sp. 3	H	10	3.28 (±1.32)	1.35 (±0.59)	2.02 (±0.94)	0	0.5	13	500	1	1	6
Dubioniscida e sp. 4	E	1	1.88	0.87	0.82	0	1	8	1200	1	3	7
Dubioniscida e sp. 5	H	1	2.10	0.69	0.93	0	0	0	800	3	2	7
Dubioniscida e sp. 6	H	8	4.02 (±1.09)	1.51 (±0.37)	2.02 (±0.43)	0	0.5	12	800	1	1	11
Dubioniscida e sp. 7	H	12	3.67 (±1.49)	1.44 (±0.59)	1.97 (±0.84)	0	1	14	500	1	2	11
Dubioniscida e sp. 7	E	1	4.72	1.7	2.47	0	1	14	500	1	2	7
Dubioniscida e sp. 8	H	4	3.59 (±1.038)	1.30 (±0.43)	1.80 (±0.69)	0	1	10	500	1	1	7
Dubioniscida e sp. 9	E	1	3.45	1.39	1.45	0	1	13	400	3	2	6
Dubioniscida e sp. 10	H	5	3.68 (±0.51)	1.37 (±0.21)	2.20 (±0.22)	0	1	15	400	1	2	7
<i>Microsphaer oniscus</i> sp. 1	H	73	2.61 (±0.57)	0.92 (±0.20)	0.64 (±0.15)	1	0	0	600	2	4	10
<i>Pectenoniscu s</i> sp. 1	H	8	2.36 (±0.52)	0.86 (±0.22)	0.71 (±0.14)	0	0	0	200	5	6	3
Scleropactid ae sp. 1	H	1	3.37	0.99	0.80	1	0.5	0	500	2	4	10
Scleropactid ae sp. 2	H	1	16.18	5.4	3.35	1	1	12	200	2	4	2
Styloniscida e sp. 1	H	2	2.93 (±0.71)	0.89 (±0.25)	0.9 (±0.30)	0	0	0	1600	3	2	5
<i>Trichorhina</i> sp. 1	H	16	2.51 (±0.64)	0.85 (±0.21)	0.84 (±0.23)	0	0	0	400	1	3	11

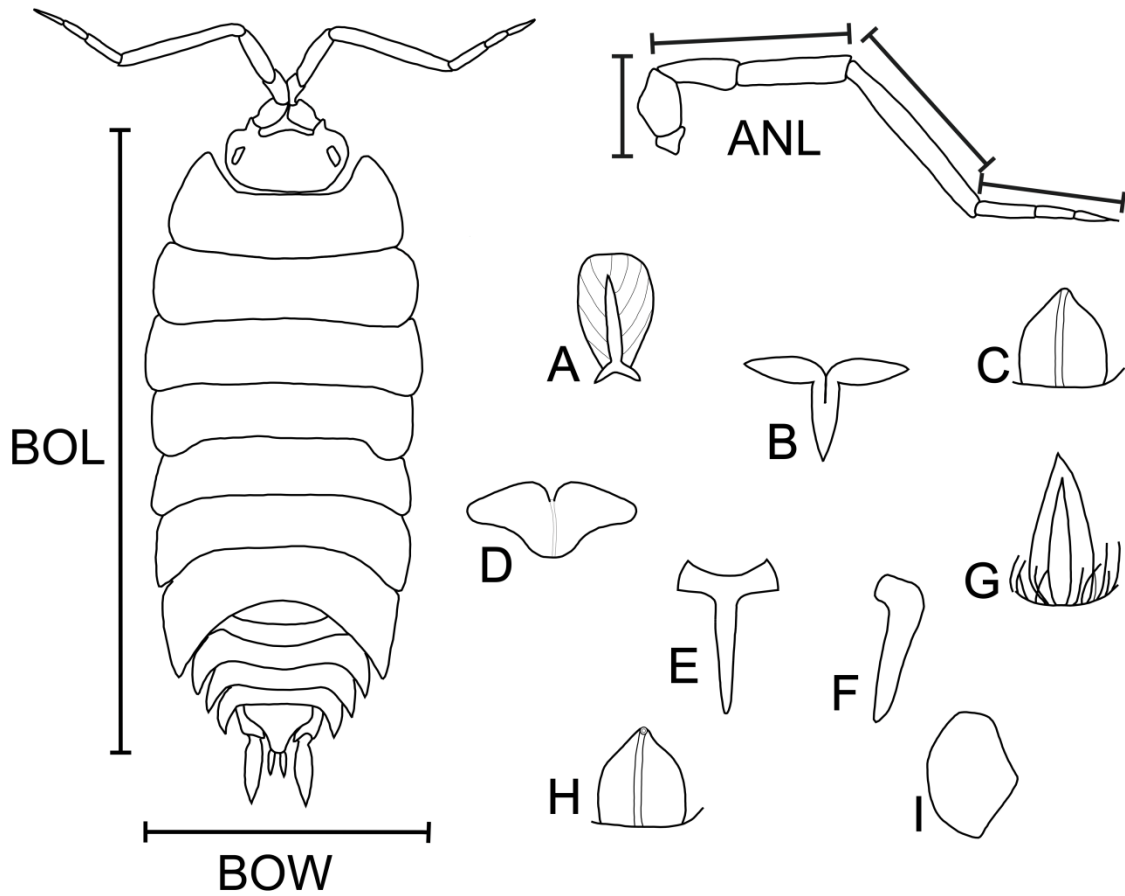
Species	ENV	N	BOL	BOW	ANL	VOL	PIG	OMT	NME	TME	HAB	SUB
<i>Trichorhina</i> sp. 2	H	24	2.48 (±0.88)	1.02 (±0.37)	0.80 (±0.29)	0	0	0	1000	1	3	1
<i>Trichorhina</i> sp. 3	H	36	2.42 (±0.4)	1.05 (±0.20)	0.90 (±0.13)	0	0.5	2	400	1	1	3
<i>Trichorhina</i> sp. 4	H	7	2.71 (±0.72)	1.13 (±0.24)	0.97 (±0.12)	0	0	4	500	1	1	7
<i>Trichorhina</i> sp. 5	H	1	1.43	0.44	0.57	0	0	0	3000	1	2	6
<i>Venezillo</i> sp. 1	H	10	8.84 (±2.15)	3.88 (±0.99)	2.67 (±0.61)	1	1	20	500	2	4	1
<i>Venezillo</i> sp. 1	E	5	7.07 (±0.97)	2.79 (±0.32)	1.78 (±0.22)	1	1	20	500	2	4	11
<i>Venezillo</i> sp. 2	H	29	6.06 (±2.0)	2.23 (±0.77)	1.69 (±0.49)	1	1	15	700	2	4	11
<i>Venezillo</i> sp. 2	E	3	6.87 (±1.39)	2.62 (±0.51)	1.86 (±0.40)	1	1	15	700	2	4	7
<i>Xangoniscus</i> <i>aganju</i>	H	1	7.37	2.93	2.51	0	0	0	200	4	5	9
<i>Xangoniscus</i> sp. 1	H	7	8.55 (±1.25)	3.32 (±0.51)	3.26 (±0.53)	0	0	0	150	1	5	9
<i>Xangoniscus</i> sp. 2	H	18	8.13 (±1.17)	3.46 (±0.56)	2.87 (±0.58)	0	0	0	200	1	5	9

**Env** = Environment, E= epigean, H= hypogean; **N** = number of examined specimens; **BOL** = body length ( $\pm$ standard deviation); **BOW** = body width ( $\pm$ standard deviation); **ANL** = antenna length ( $\pm$ standard deviation); **OMT** = number of ommatidia; **VOL** = volvation, 0 = absent, 1 = present; **PIG** = pigmentation, 0 = depigmented, 0.5 = light, 1 = normal; **HAB** = habit; **TME** = type of mechanoreceptors; **NME** = number of mechanoreceptors; **SUB** = type of substratum, 1 = dry clay under sliver of limestone, 2 = wet clay and roots, 3 = frugivorous bat guano, 4 = carnivorous bat guano, 5 = rock and gravel and leaf litter, 6 = rock, 7 = leaf litter, 8 = rock and consolidated sediment, 9 = submerged organic matter, 10 = sediment banks with millipedes feces and vegetal debris, 11 = several, that is, if a species was found in a variety of substrate types.

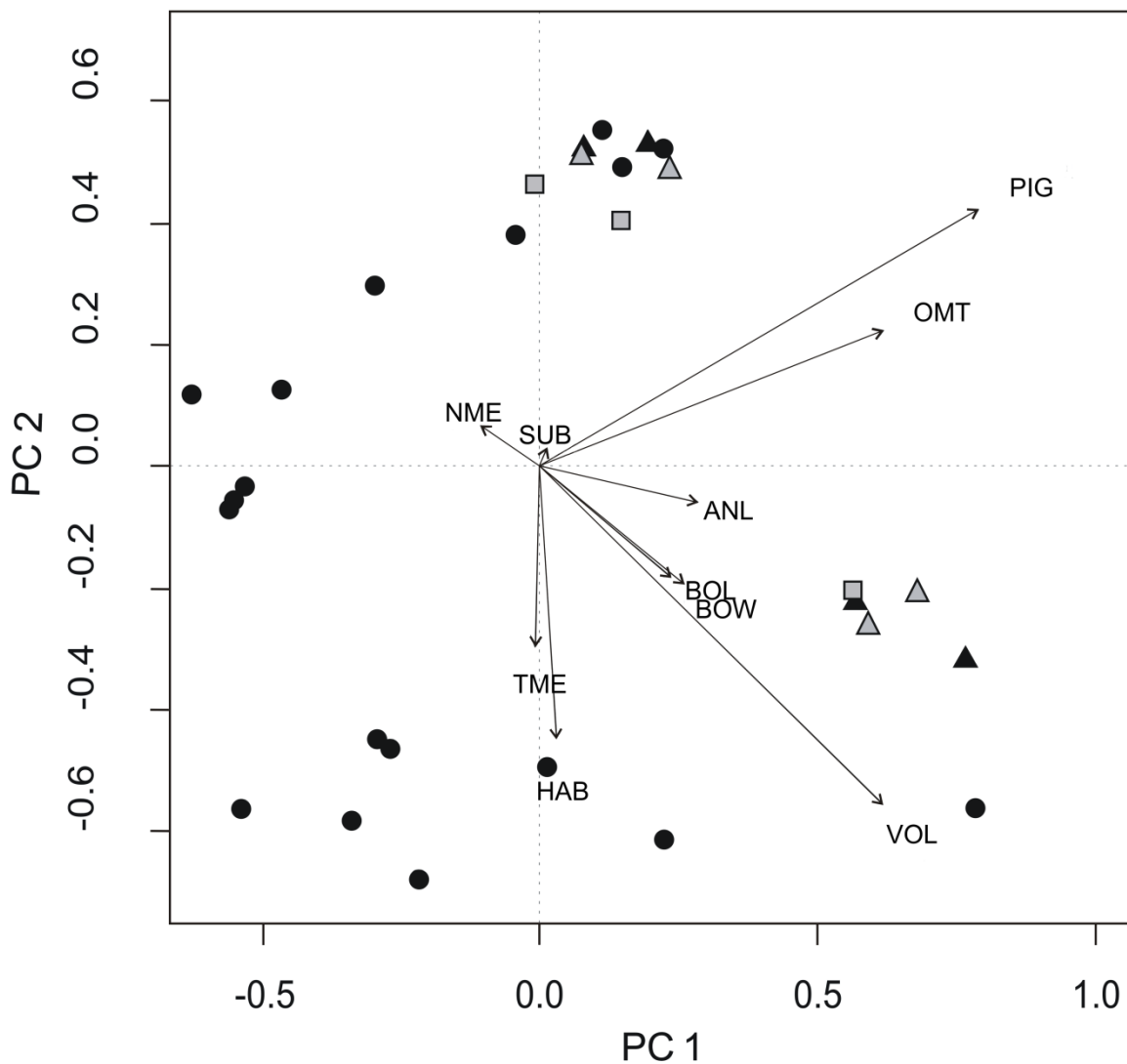
## Figures



**Fig. 1. Location of Sampling Sites in Goiás and Bahia States, Brazil. 1. São Domingos, 2. São Desidério, 3. Serra do Ramalho.**



**Fig. 2. Body Variables and Types of Mechanoreceptors.** BOL = body length, BOW = body width, ANL = antenna length, A = fan-shaped scale seta, B-D = tricorn, E-F = tricorn-like, G = lanceolate, H = foraminate tricorn, I = squat tricorn.



**Fig. 3. Ordination Diagram of Epigean (Grey) and Hypogean (Black) Species, According to their Functional Traits.** Triangles represent species occurring in both environments, epigean ones in grey and hypogean ones in black. BOL = body length, BOW = body width, ANL = antenna length, VOL = volvation, PIG = pigmentation, OMT = number of ommatidia, NME = number of mechanoreceptors, TME = type of mechanoreceptors, HAB = habit, and SUB = type of substratum.

## **III. CAPÍTULO DOIS**

### III. CAPÍTULO DOIS

#### *Dark diversity of oniscidean isopods (Malacostraca: Isopoda: Oniscidea) in Brazilian caves*

Camile Sorbo Fernandes<sup>1\*</sup>, Marco Antonio Batalha<sup>2</sup>, and Maria Elina Bichuette<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Ecology and Evolutionary Biology, Federal University of São Carlos, PO Box 676, 13565-905, São Carlos, Brazil

<sup>2</sup> Department of Botany, Federal University of São Carlos, PO Box 676, 13565-905, São Carlos, Brazil

\* Corresponding author: camilesorbofernandes@yahoo.com.br

#### **Abstract**

Subterranean biodiversity patterns are marked by high endemism and high beta diversity, which has been attributed to regional and local influences. In the present study, we tried to understand the processes underlying these patterns and its consequences. Why do not species adapted to the unique conditions of cave habitats and present in the region occur in all the caves where they are expected? How these patterns are regulated by regional and local influences? For addressing these issues, we looked for the species absences, known as the dark diversity. We estimated how much of the habitat-specific regional species pool is realised within each local cave community using community completeness index. To test whether the species were absent because of their functional attributes, we compared the values of functional diversity of both present and absent species. Finally, we tried to understand the relative importance of determinants of cave biodiversity using local-regional regression models. Almost all caves had dark diversity higher than observed richness which indicated that the occurrence of the species is far from its potential, considering habitat availability and ecological requirements. We found no relationship between species absences and functional traits but this is possibly an artifact of the low species number and low co-occurrences of isopods. For the same reason the regression models did not fit in the local-regional relationship. Differences between caves and regions possibly results from the amount of microhabitats, resource inputs and historical factors and, from a conservation perspective, the caves with higher completeness deserve special attention, because they may be a source of migratory individuals to other areas in the vicinity, which may suffer impacts and local extinctions.



**Key words:** subterranean communities, absent species, species pool, community saturation.

## Introduction

Subterranean biodiversity patterns are marked by the taxonomic disparity between epigeal and hypogean fauna and by the high turnover of species because of the smaller ranges of obligate cave fauna (Gibert & Deharveng, 2002). The processes underlying these patterns are generally attributed to regional influences as the high habitat fragmentation and long term stability (Gibert & Deharveng, 2002) and to local influences as resource availability, competition, and predation (Culver, 2012). Biodiversity, thus, bears an imprint of both influences (He et al., 2005) in such a way that species do not occur in all caves or habitat patches where their occurrences are expected (Culver & Pipan, 2009; Culver, 2012).

One way to understand the species presences or, in other words, how they are assembled based on a habitat-specific regional species pool is looking for the absences, the dark diversity (Pärtel et al., 2011). Why do not species adapted to the unique conditions of cave habitats and present in the region occur in all the caves where they are expected? Functional trait patterns can be a useful tool for comparing species in an observed community and in its corresponding dark diversity (Pärtel, 2014). For instance, when one considers all geographical and ecological filters (as barriers to dispersal and habitat suitability), it is possible to find an answer in the functional traits of a species as the dispersal and competitive ability or stress tolerance of the absent species (Riibak et al., 2014). Functional trait patterns can also be assessed by multivariate measures of functional diversity and by its dispersion in trait diagrams (Weiher & Keddy, 1995; Petchey & Gaston, 2002).

Considering absences may also be useful to assess how far a community is from its potential diversity or how much of a species pool is realised within a community, what can be done by calculating the proportion of the absences (dark diversity) in relation of the presences (observed richness), that is, the Community Completeness Index (Pärtel et al. 2013). Completeness is calculated as the logistic expression between observed richness and dark diversity and, thus, enables understanding which part of the observed richness is natural variation in the regional pool size and which part is dark diversity (Pärtel et al. 2013, Pärtel 2014). As species richness and dark diversity covary, community completeness shows

no relationship with latitude and, thus, different communities and regions can be compared (Ronk et al. 2015).

On the one hand, regional scales are defined by the distribution of potential colonisers for the community under study (Srivastava, 1999). Subterranean environments developed by solution of rocks generally have several levels of superficial or deep developments of micro- and macrovoids, interconnected by cracks and crevices all over the karst landscape (Juberthie, 2000). These habitats in potential are continuous, originating several routes for colonisation and dispersal of subterranean fauna (Barr, 1967; Culver & Pipan, 2009). Because of this complexity of connected habitats, the regional study unit in subterranean biology is the karst system, which encompasses all the drainage basins and the diverse and connected habitats inside a soluble rock outcrop (Rouch, 1977; Simon, 2012). On the other hand, the definition of a local study unit depends on the spatial extension of the community interactions (Srivastava, 1999). Concerning the cave fauna, for instance, the local study unit can be the cave or cave-system itself, as considered in the regional-local analysis of Gibert & Deharveng (2002).

Whereas assessing completeness can help to identify spots of biodiversity across different regions (Ronk et al., 2015), it does not address how this diversity is regulated (Pärtel et al., 2013). For a better understanding of the subterranean biodiversity drivers, it is necessary to integrate the regional and local processes responsible for its regulation. One way to assess the relative influence of each one is by means of regression curves: when communities are assembled by strong species interactions, the local-regional relationship is saturated, thus reaching an asymptote; when regional processes as dispersal and speciation are the most important ones, the relationship with regional pool size is linear (Szava-Kovats et al. 2013; Pärtel et al. 2013). Although evidence of a positive and linear relationship between local and regional species richness suggests that subterranean communities are not locally saturated, hard ecological data and relevant tests are lacking so far (Gibert & Deharveng 2002).

We chose the assemblages of terrestrial isopods (Oniscidea) as model taxon for our hypothesis testing. Isopods are a diversified and widespread group not only in superficial but also in subterranean environments, particularly in caves, where they benefit from the milder conditions, the high humidity, and the great variety of favourable substrates (Taiti, 2003; Campos-Filho et al., 2014). We have been sampling this taxon group in the Bambuí

Geomorphologic Unit since 2008, which resulted in a representative scientific collection with several species and a good knowledge of their distribution in the caves under study. We have also been studying the relationship between cave environment and the functional traits of the species (chapter one in this thesis), and the same traits can also be used to compare the species in the dark diversity with those in the observed richness.

We estimated and compared how much of the habitat-specific regional species pool is realised within each local cave community. Then, we compared the functional diversity of species in the dark diversity and in the observed richness and, finally, we tried to understand the relative importance of regional and local determinants of cave biodiversity using local-regional regression models. Considering subterranean patterns of biodiversity, we postulated that the communities have more absent than present species, resulting in low completeness and in a non-saturated regression curve. We also expected that functional traits of species in the dark diversity could explain their local absence.

## **Methods**

The Bambuí Geomorphologic Unit, located in the Brazilian Central Plateau, is the largest set of rocks favourable to the formation of caves in Brazil (Karmann & Sánchez, 1979). Several caves from this group took part in this study, which comes from years of field surveys carried out by our team since 2008, in three subareas at similar latitudes: São Desidério and Serra do Ramalho in Bahia State, and São Domingos in Goiás State. The three subareas do not have well developed mesovoid subterranean habitats (*sensu* Juberthie, 2000) and, so, dispersal of terrestrial fauna through this route is unlikely.

São Desidério (Figure 1) is located in the Cerrado domain (Ab'Saber, 1977), under tropical humid climate, classified as "Aw" according to Köppen (1936), with wet summers and dry winters (INMET, 2015). It consists of Neoproterozoic metamorphic limestones continuously outcropping from Mesozoic arenitic deposits (Souza et al., 2004). All surveyed caves occur in two branches of the São Desidério Formation, forming, thus, two main cave systems, extensively irrigated by superficial drainages, which infiltrate in the subterranean environments forming karst aquifers and enormous subterranean lakes (Godinho & Pereira, 2013). Geographical filters (*sensu* Pärtel et al., 2011) for terrestrial species are associated to each branch, which means that exclusively subterranean dispersal probably occurs only between caves from the same system.

Serra do Ramalho (Figure 2) comprehends an extensive area of Bambuí limestone outcrops along the left margin of the São Francisco River, in the transition between the Cerrado and the Caatinga domains (Ab'Saber, 1977), under tropical humid to semi-arid climate, also classified as "Aw" according to Köppen (1936). Compared with the other karst areas from the Bambuí group, Serra do Ramalho has a longer dry season (INMET, 2015). The sampled area includes Neoproterozoic dolomites and calcarenites, with limestones intercalated with carbonatic or sedimentary rocks (Souza et al., 2004), which acts as geographical filter by isolating cave systems and reducing the possibility of subterranean dispersal. We considered, for distribution of isopods, five cave systems.

São Domingos (Figure 3) is located in the Cerrado domain (Ab'Saber, 1977), under tropical humid climate, again classified as "Aw" according to Köppen (1936), with wet summers and dry winters (INMET, 2015). All but one caves we sampled are in a continuous outcrop of Neoproterozoic metalimestones interspersed with dolomitic limestone and silty clay to sandy metasediments (Souza et al., 2004). This area is crossed by several parallel streams running westwards forming five main cave systems, but subterranean dispersal may occur among them through the air filled cracks and crevices present in the continuous outcrop. The remaining cave is situated in another formation, but subterranean dispersal is possible, because there is a soluble rock between them. Thus, we considered all caves as part of the same system.

In each cave, with a 4-hr sampling effort, we sampled several types of microhabitats, including aquatic ones, by active search, that is, turning over rocks, logs, and debris. Outside the caves, we removed 5 cm of soil in several spots, searching for epigeal species, and sampled leaf litter, using Winkler extractors and Berlese funnels (Palacios-Vargas et al., 2013). We also received donation of specimens from the University of São Paulo. We lodged specimens at the Federal University of São Carlos and at the Federal University of Rio Grande do Sul. Defining the ecological evolutionary status (Trajano, 2012) for some species may be difficult, since distribution and ecological information are not always complete. So, we based our classification on the form and the distribution of the species inside and outside the caves. We focused on the presence of troglomorphic character states (*sensu* Christiansen, 1962) and in the presence only in the hypogean environment for defining a species as a troglobite, and in the distribution along epigeal and hypogean environments to define a

species as a troglophile. All geological maps were done using QGIS and shapefiles from Brazilian Geological Survey (CPRM, 2015).

To estimate dark diversity (Pärtel et al., 2011) and the community completeness (Pärtel et al., 2013), we defined the species pool as the set of species occurring in the study area which were potential colonisers. In each case, the species pool consisted of the epigeal species pool, that is, the troglophilic and epigeal species present in the area plus the hypogean species pool, which was different for the cave systems when they were interrupted by insoluble rocks (Barr, 1968). We then estimated dark diversity as the number of species from the epigeal and hypogean pools that were absent for each locality (Pärtel et al., 2011) and community completeness as  $\ln(\text{observed richness}/\text{dark diversity})$ , according to Pärtel et al. (2013).

To test whether the species were absent because of their functional attributes, we compared the values of functional diversity of both present and absent species for each site with more than two co-occurrences. We estimated functional diversity with the FD index (Petchey & Gaston, 2002), a multivariate measure of functional diversity based on a functional dendrogram. The traits selected and how they were measured were explained in the first chapter. For each site, we calculated both the observed and the dark functional diversity, using, respectively, present and absent species. We used Gower's index to produce the distance matrix (Maire et al., 2015). We clustered the distance matrix, using unweighted pair group method with arithmetic averages to produce the functional dendrogram. We calculated functional diversity as the total branch length in the dendrogram connecting all species in either the observed or the dark community. We compared the observed difference between observed and dark functional diversity with a pseudo-distribution of 999 values, generated by finding the difference between FD of two random communities with the same number of species as the observed and the dark communities. To test the relative importance of regional and local processes in the communities, we plotted the mean local richness of the caves or cave-systems as the dependent variable and the size of the regional species pool of the corresponding karst system as the explanatory variable, trying to fit the relationship either with a linear or with an asymptotic model. We conducted all analyses in R (R Development Core Team, 2009).

## Results

In the 26 caves we sampled, we found 27 species. The number of isopod species per cave was  $1.73 \pm 1.04$  (mean  $\pm$  standard deviation) and in the dark diversity,  $6.54 \pm 1.79$ . The richest caves presented four isopod species (Table 1). One cave had positive value of completeness, with more species present than absent, but the others had negative values, with more species absent than present (Table 1). On average, a given species occurred in one or two caves ( $1.66 \pm 1.07$ ). In São Desidério, only two out of eight species occurred in more than one cave. Similarly, in Serra do Ramalho, only two out of 13 species occurred in more than one cave. In São Domingos, contrarily, all but two species occurred in more than one cave.

**Table 1.** Values of Observed Richness (**O.R.**), Dark Diversity (**D.D.**) and Community Completeness (**C.C.**) for caves inside each subregion of Bambuí Geomorphologic Unit.

Subregion	Cave	O. R.	D. D.	C. C.
São Desidério	Gruta do Juraci	1	6	-1.79
	Buraco/Ressurgência da Sopradeira	3	4	-0.29
	Gruta Garganta do Bacupari	1	6	-1.79
	Gruta Baixa Fria	1	6	-1.79
	Gruta 159	1	6	-1.79
	Lapa do Manga I	1	6	-1.79
	Lapa do Manga II	1	6	-1.79
	Sumidouro do João Baio	1	7	-1.94
	Gruta da Sucupira	1	7	-1.94
	Gruta Ernesto Pereira	1	7	-1.94
	Gruta do Catão	1	7	-1.94
	Gruta Sumidouro do Engenho	1	7	-1.94
Serra do Ramalho	Gruna do Enfurnado	3	9	-1.10
	Caverna Chico Pernambuco	3	8	-0.98
	Caverna Bem Bom	3	7	-0.85
	Caverna Domingão	1	10	-2.30
	Gruna do Valdecir	4	7	-0.56
	Gruta da Altina	1	10	-2.30
	Gruna Água Fina	1	10	-2.30
São Domingos	Suspirinho	2	5	-0.92
	Suspirão	2	5	-0.92
	Lapa do Angélica	4	3	0.29
	Caverna Bezerra	1	6	-1.79
	Terra Ronca System	3	4	-0.29
	Caverna São Bernardo	1	6	-1.79
	Gruta dos Revolucionários	2	5	-0.92

Only six caves had three or more species, for which we could calculate the observed

functional diversity. We did not find any difference between the observed and the dark functional diversity for those six caves (Table 2). The relationship between the observed richness and the species pool did not fit neither the linear ( $R^2_{adj} = 0.19$ ;  $P = 0.16$ ; Figure 2) nor the asymptotic model (not run; Figure 2).

**Table 2.** Values of functional diversity of species present in each cave (FD O. Richness); absent from each cave (FD Dark); the difference between both values (Difference) and the significance compared to our null model (P value).

Caves	FD Obs. Richness	FD Dark	Difference	P value
Gruna do Enfurnado	1.558	5.281	3.722	0.161
Caverna Chico Pernambuco	2.261	4.859	2.598	0.424
Caverna Bem Bom	2.44	4.62	2.18	0.832
Gruna do Valdecir	3.259	4.757	1.497	0.656
Lapa do Angélica	3.255	2.215	-1.04	0.244
Terra Ronca System	2.359	3.255	0.896	0.455

## Discussion

Two conditions may have influenced the potential richness of the caves: one is the amount of microhabitats inside each cave and the other is the availability of resource inputs. Frequently, a given species was found in a cave but not in other nearby caves, even when it occurred in other farther caves of the same karst system. For instance, the highest value of completeness for Lapa do Angélica is justified not only by the large extension of the cave, 14 km of horizontal projection (Auler et al. 2001), but also by the great input of organic matter carried by the floodings during the rainy season (Bichuette & Trajano, 2003) and by a river with approximately 7 km of subterranean routes with several rainfalls (Auler et al., 2001). This input and the cave extension certainly propitiate several adequate microhabitats that harbour three troglophilic species and one troglobite. With this high input of organic matter and associated fauna, it is easy to understand the high completeness reached by that cave. Since the area has been well sampled since 1980 (Dessen, 1980), the effect of hidden diversity (sensu Pärtel, 2014) is minimised.

Considering the continuous limestones outcropping in each region, species were expected to be widespread in São Domingos and São Desidério, but the values of dark diversity were high, resulting usually in negative values of completeness. In São Domingos, the caves sustained higher number of species, possibly because of the great input of organic matter carried by the floodings during the rainy season (Bichuette & Trajano, 2003). A continuous corridor of well-preserved cerrado connects all caves in the surface of São

Domingos, whereas the karst provided possibilities of subterranean dispersal, based on the continuous soluble rocks outcropping in the area (Souza et al., 2004). Contrary to our expectations, only the trogloniles were well dispersed in the area, each one occurring in more than one cave and their vicinities, but the troglitic ones were isolated. We found a similar situation in São Desidério, except that most caves had only one species. There, despite the large extension of some caves and the well representative subterranean rivers and lakes (Godinho & Pereira, 2013), caves present smaller entrances, and the region has a longer dry season (INMET, 2015). Even though the caves receive abundant input of organic matter from bats and from flooding during rainy season, through several months this food source is scarcer. Competitive interactions may interfere in the presence of more than one species.

Among the studied areas, Serra do Ramalho was the richest, but had the lowest values of completeness. The area is already known for being a spot of high subterranean biodiversity (sensu Gallão & Bichuette, 2015), standing out its endemic and phylogenetically isolated taxa (Bichuette & Trajano, 2004; Trajano & Bichuette, 2010; Bichuette & Rizzato, 2012; Campos-Filho et al., 2014), and the high dark diversity reflected the high degree of endemism of the fauna. The opportunities for isolation were reflected in the outstanding number of troglites (five isopods from different families), whereas the subterranean dispersal was hindered by fragmentary disposition of limestone outcrops. When calculating completeness, we already took into account the geographic filters for calculating species pool. Nevertheless, the values were low. The caves also sustained more than one species each, on average, despite the dry climate outside. The explanation for this pattern may lay in historical factors: all Northeastern Brazil was under wetter climates during the Pleistocene, a period when a semi-deciduous forested formation substituted the semi-arid Caatinga almost completely. During the “Younger Dryas” (12,800-11,500 yr BP), the Caatinga domain reached its present distribution (Auler et al., 2004), and the species that used caves as climatic refuges (Chelini et al., 2011) may well be more isolated inside the caves, as highlighted by the phylogenetic relicts present in the area. According to this theory, a typical fauna of wetter habitats is expected to be found inside the caves, contrasting with the outside. Isopods from the family Scleropactidae are typical of moist habitats, like forests and rainforests (Schmidt, 2003), and the two species of Scleropactidae from Serra do Ramalho were found only inside the caves, as well as the amphibian forms of Styloniscidae. Three



species found outside or in both habitats were volvation forms of Armadillidae, a group found from rainforest to deserts and well adapted to dryer climates. In South America, the position of Armadillidae in moist habitats is in part occupied by the Scleropactidae (Schmidt, 2003).

Even if each karst area has its own particularities – whether resulting from local, regional, or both processes, a pattern emerged: almost all caves had dark diversity higher than observed richness, which resulted in negative community completeness (Pärtel et al. 2013). Higher species absences do not necessarily indicate extinctions or higher vulnerability of the environment (Pärtel 2014), but may indicate properties of cave biodiversity: high endemism and high turnover of species, possibly caused by poor dispersal of the fauna (Gibert & Deharveng, 2002; Cardoso, 2012). From a conservation perspective, the caves with higher completeness deserve special attention, because they may be a source of migratory individuals to other areas in the vicinity, which may suffer impacts and local extinctions. We recommend using studies of dark diversity and community completeness as an additional tool to guide cave conservation policies (Pärtel et al. 2013), as caves with higher completeness also have higher regional relevance, acting as a repository of diversity.

The dark diversity of all caves, except one, was higher than the observed richness, which indicated that the occurrence of the species is far from its potential, considering habitat availability and ecological requirements (Pärtel et al., 2013). We found no relationship between dark diversity and functional traits (Table 2), but this is possibly an artifact of the low species number and low co-occurrences of isopods, since our null model took into account the differences in species number for each tested community. A large proportion of local-regional studies shows no discernable patterns at all (Szava-Kovats et al., 2013). Others show pseudo-saturated curves, frequently related to methodological artifacts, or effect of predators, disturbance, or assembly time, whereas pseudo-unsaturation results from the inappropriate choice of local and regional scales (Loreau, 2000; He et al., 2005). In the present study, the lack of adjustment in both tested models was possibly a consequence of the low number of species, causing repeated values of regional (karst system) and local (cave system) richness and making it nearly impossible to find a pattern and adjust a model. Another reason may have been the low number of systems analysed, which may result in insufficient degrees of freedom to decide whether a community was saturated or unsaturated (Srivastava 1999). Until now, hard ecological data confirming or rejecting both

patterns are lacking. We emphasise the need of future studies of community saturation with other taxonomic groups or the whole community, with a higher number of karst systems as replicates, to understand the role of local and regional processes and its conservation implications.

### Acknowledgements

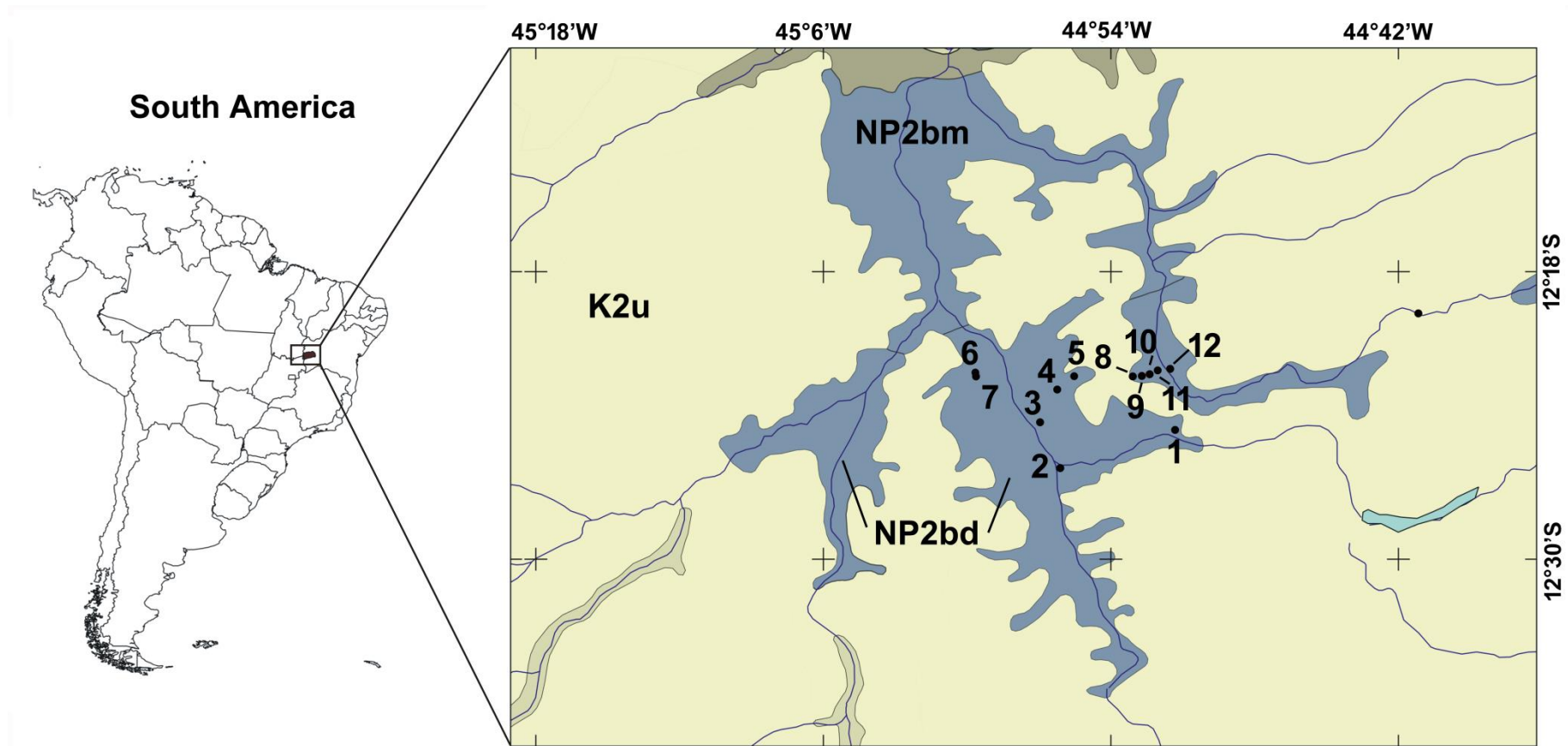
We would like to thank BS Brito, JE Gallão, N Hattori, FD Passos, D Pedroso, B Rantin, PP Rizzato, D Sansone, RC Santos, RH Santos, T Scatolini, L Senna-Horta, LB Simões, JS Souza, E Trajano, DM Von-Schimonsky, and T Zepon, for help in field; Dr E Trajano, for the donation of specimens; to the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (Capes), for the scholarship granted to the first author; to the National Counsel of Technological and Scientific Development (CNPq), for the scholarships granted to the second and third authors; to the São Paulo Research Foundation (Fapesp, grants 2008/05678-7 and 2010/08459-4) and the Postgraduate Program on Ecology and Natural Resources from Federal University of São Carlos, for the financial support; and to the Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMBIO, 20165-1), for the sampling permit.

### References

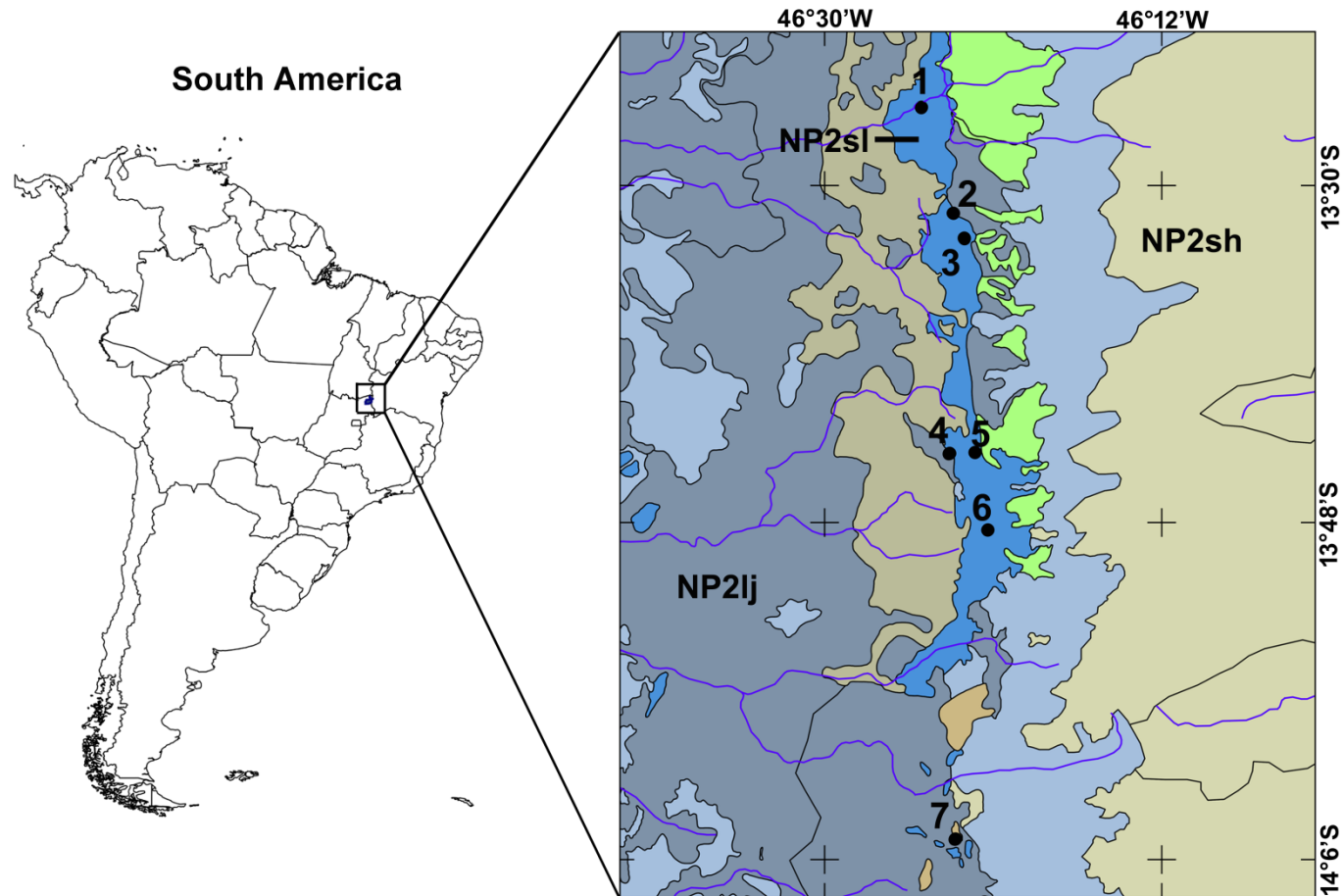
- Ab' Saber, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. **Geomorfologia**, 52: 1 – 21.
- Auler, A. S.; Rubioli, E. & Brandi, R. 2001. **As grandes cavernas do Brasil**. Belo Horizonte: Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas. 228 p.
- Auler, A. S.; Wang, X.; Edwards, R. L.; Cheng, H.; Cristalli, P. S.; Smart, P. L. & Richards, D. 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Quaternary Science**, 19(7): 693–701.
- Barr, T. C. 1967. Observations on the ecology of caves. **American Naturalist**, 101(922): p. 475 – 491.
- Barr, T. C. 1968. Cave Ecology and the Evolution of Trogllobites. **Evolutionary Biology**, 2: 72 – 97.
- Bichuette, M. E. & Rizzato, P. P. 2012. A new species of cave catfish from Brazil, *Trichomycterus rubbioli* sp. n., from Serra do Ramalho karstic area, São Francisco River basin, Bahia State (Siluriformes: Trichomycteridae). **Zootaxa**, 3480: 48–66.
- Bichuette, M. E. & Trajano, E. 2003. Epigeic and subterranean ichthyofauna from the São Domingos karst area. Upper Tocantins River basin. Central Brazil. **Journal of Fish Biology**, 63(5): 1100 – 1121.
- Bichuette, M. E. & Trajano, E. 2004. **Fauna troglóbia da Serra do Ramalho. Bahia: propostas para sua conservação**. p. 20. In: Carste 2004. Belo Horizonte. MG. Redespeleo. ABAS (Associação Brasileira de Águas Subterrâneas).

- Campos-Filho, I. S.; Araujo, P.; Bichuette, M.E.; Trajano, E. & Taiti, S. 2014. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Brazilian caves. **Zoological Journal of Linnean Society**, 172: 360 – 425.
- Cardoso, P. 2012. Diversity and community assembly patterns of epigeal vs. troglonid spiders in the Iberian Peninsula. **International Journal of Speleology**, 41 (1): 83 – 94.
- Chelini, M.; Willemart, R. H. & Gnaspini, P. 2011. Caves as a winter refuge by a neotropical harvestman (Arachnida. Opiliones). **Journal of Insect Behavior**, 24: 393-398.
- Christiansen, K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Spelunca Memoires**, 2: 76-78.
- CPRM. 2015. Serviço Geológico do Brasil (Geological Survey of Brazil). Access: <http://geobank.sa.cprm.gov.br/>
- Culver, D. C. 2012. Species interactions. p. 743 – 748. In: White. W. B. & Culver. D. C. (eds.). **Encyclopedia of Caves**. Elsevier Academic Press. Amsterdam. 945 p.
- Culver, D. C. & Pipan, T. 2009. Superficial subterranean habitats – gateway to the subterranean realm? **Cave and Karst Science**, 35(1): 5 – 12.
- Dessen, E. M. B.; Eston, V. R.; Silva, M. S.; Temperini-Beck, M. T. & Trajano, E. 1980. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. **Ciência and Cultura**, 32: 714–725.
- Gallão, J. E. & Bichuette, M. E. 2015. Taxonomic distinctness and conservation of a new high biodiversity subterranean area in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências (Annals of the Brazilian Academy of Sciences)**, 87(1): 209-217.
- Gibert, J. & Deharveng, L. 2002. Subterranean Ecosystems: a Truncated Functional Biodiversity. **BioScience**, 52(6): 473 – 481.
- Godinho, L. P. S & Pereira, R. G. F. A. 2013. Caracterização Geomorfológica Preliminar do Sistema Cárstico do Rio João Rodrigues. São Desidério – BA. **ANAIS do 32º Congresso Brasileiro de Espeleologia (SBE)**: 341 – 351.
- He, F., Gaston, K. J.; Connor, E. F. & Srivastava, D. S. 2005. The local–regional relationship: immigration, extinction, and scale. **Ecology**, 86(2): 360–365.
- INMET. 2015. Instituto Nacional de Meteorologia. Available: [www.inmet.gov.br](http://www.inmet.gov.br).
- Juberthie, C. 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. p. 17-39. In: Wilkens, H.; Culver, D. C. & Humphreys, W. F. **Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems**, Amsterdam, Elsevier.
- Karmann, I. & Sánchez, L. E. 1979. Distribuição das rochas carbonáticas e províncias espeleológicas do Brasil. **Espeleo-Tema**, 13: 105–167.
- Köppen, W. 1936. Das geographische System der Klimate. p. 1–44. In: Köppen, W. & Geiger, G. (eds.) **Handbuch der Klimatologie**. Gebr: Borntraeger.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity. **Ecology Letters**, v. 3, p. 73-76.
- Maire, E.; Grenouillet, G.; Brosse, S. & Villéger, S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. **Global Ecology and Biogeography**, 24(6): 728-740.
- Palacios-Vargas, J. G., Recamier, B. E. M. & Zepellini, D. 2013. **Técnicas atuais para estudo de micro e mesoartropodes de solo**. Campina Grande: EDUEPB. 112 p.
- Pärtel, M. 2014. Community ecology of absent species: hidden and dark diversity. **Journal of Vegetation Science**. doi: 10.1111/jvs.12169. p. 1 – 6.
- Pärtel, M.; Szava-Kovats, R.; Zobel, M. 2011. Dark diversity: shedding light on absent species. **Trends in Ecology and Evolution**, 26(3): 124-127.

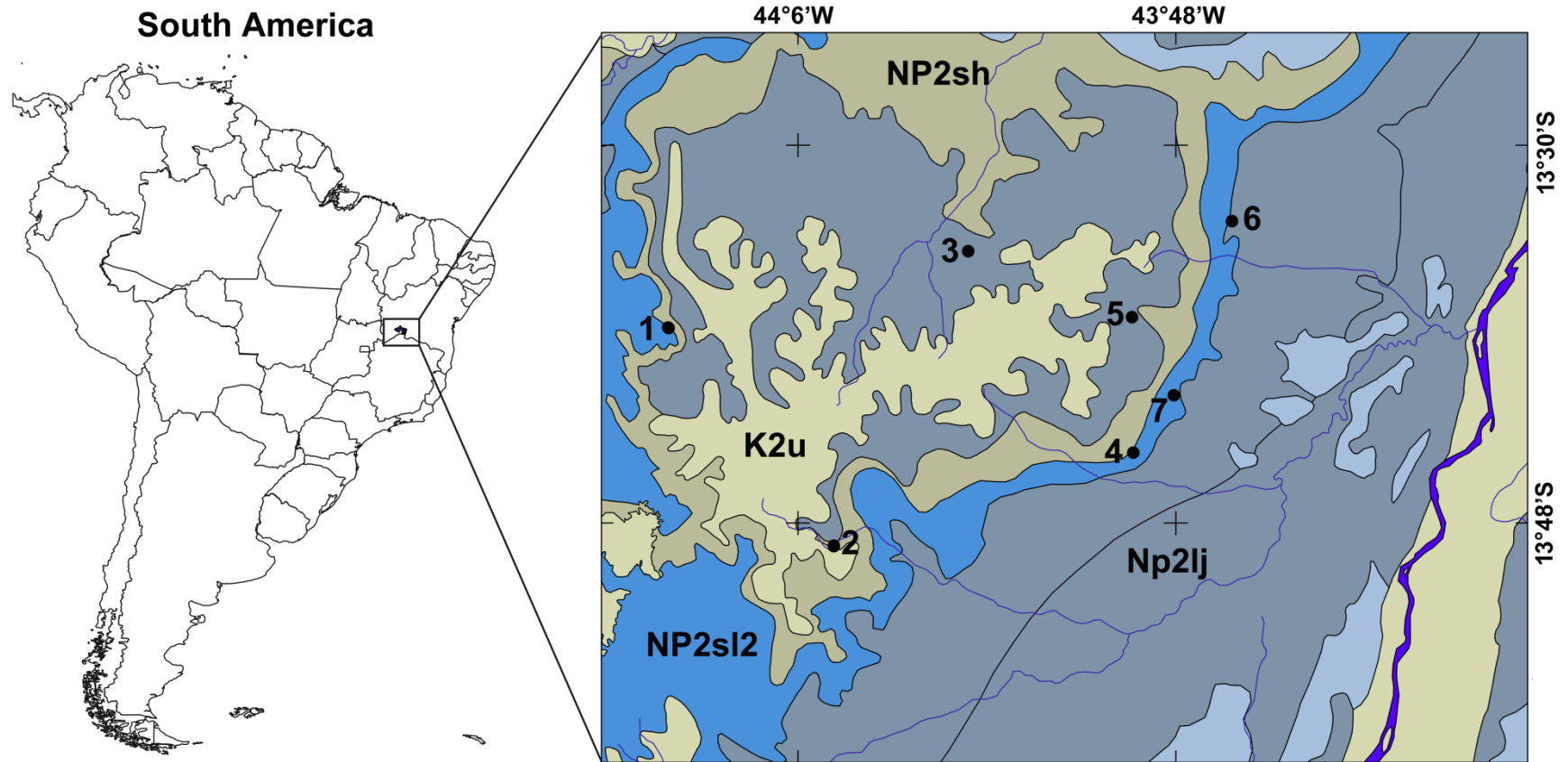
- Pärtel, M.; Szava-Kovats, R. & Zobel, M. 2013. Community Completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept. **Folia Geobotanica**, 48: 307 – 317.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2002. Functional diversity, species richness and community composition. **Ecology Letters**, 5: 402 – 411.
- R Development Core Team (2009). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Riibak, K.; Reitalu, T.; Tamm, R.; Helm, A.; Gerhold, P.; Znamenskiy, S.; Bengtsson, K.; Rosén, K. E.; Prentice, H. C. & Pärtel, M. 2014. Dark diversity in dry calcareous grasslands is determined by dispersal ability and stress-tolerance. **Ecography**, 37: 001 – 009.
- Ronk, A.; Szava-Kovats, R. & Pärtel, M. 2015. Applying the dark diversity concept to plants at the European scale. **Ecography**, 38: 1-11.
- Rouch, R. 1977. Considerations sur l'écosystème karstique. **Compte Rendus Academie des Sciences de Paris Serie D**, 284: 1101 – 1103.
- Simon, K. S. 2012. Cave Ecosystems. pp. 99 – 107. In: White, W. B.; Culver, D. C. editors. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- Souza, J. D.; Kosin, M.; Heineck, C. A.; Lacerda Filho, J. V.; Teixeira, L. R.; Valente, C. R.; Guimarães, J. T.; Bento, R. V.; Borges, V. P.; Santos, R. A.; Leite, C. A.; Neves, J. P.; Oliveira, I. W. B.; Carvalho, L. M.; Pereira, L. H. M. & Paes, V. J. C. 2004. **Folha SD. 23, Brasília**. In: Schobbenhaus, C; Gonçalves, J. H.; Santos, J. O. S.; Abram, M. B.; Leão Neto, R.; Matos, G. M. M.; Vidotti, R.; Ramos, M. A. B. & Jesus, J. D. A. de (eds). **Carta geológica do Brasil ao Milionésimo**. Sistema de Informações Geográficas – SIG Programa Geologia do Brasil. CPRM. Brasília. CD-ROM.
- Schmidt, C. 2003. Contribution to the phylogenetic system of the Crinocheta (Crustacea. Isopoda). Part 2. (Oniscoidea to Armadillidiidae). Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde. Berlin. **Zoologische Reihe**, 79: 1-204.
- Srivastava, D. S. 1999. Using Local-Regional Richness Plots to Test for Species Saturation: Pitfalls and Potentials. **Journal of Animal Ecology**, 68(1): 1- 16.
- Szava-kovats, R.; Ronk, A. & Pärtel, M. 2013. Pattern without bias: local-regional richness relationship revisited. **Ecology**, 94(9): 1986 – 1992.
- Taiti, S. 2003. Crustacea: Isopoda: Oniscidea (woodlice). pp. 547-551. In: Gunn, J. (ed.). **Encyclopedia of Caves and Karst Science**. London: Taylor and Francis Group.
- Trajano, E. 2012. Ecological classification of subterranean organisms. pp. 275-277. In: White WB, Culver DC, editors. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- Trajano, E. & Bichuette, M. E. 2010. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, 7: 1 – 16.
- Weiher, E. & Keddy, P. 1995. Assembly rules, null models and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, 74(1): 159-162.



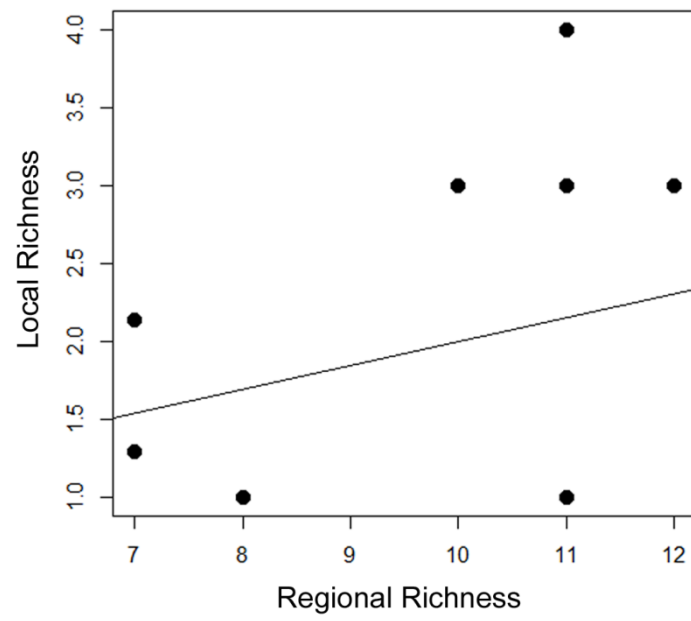
**Figure 1.** Investigated caves from São Desidério (BA), Brazil. 1= Gruta do Juraci; 2= Buraco/ Ressurgência da Sopradeira; 3= Gruta Garganta do Bacupari; 4= Gruta Baixa Fria; 5= Gruta 159; 6= Lapa do Manga I; 7=Lapa do Manga II; 8= Sumidouro do João Baio; 9= Gruta da Sucupira; 10= Gruta Ernesto Pereira; 11=Gruta do Catão; 12= Gruta do Sumidouro do Engenho. K2u= Sandstones; NP2bd = Bambuí Metalimestones; NP2bm = Bambuí Metalimestones.



**Figure 2.** Investigated caves from São Domingos (GO), Brazil. 1= São Domingos River, Suspirinho and Suspirão caves; 2= Lapa do Angélica; 3=Bezerra; 4= Lapa da Terra Ronca II; 5=Lapa da Terra Ronca I (Terra Ronca System); 6= Lapa São Bernardo; 7=Gruta Revolucionários. NP2lj= Sequences of sedimentary rocks with low metamorphism; NP2sl = Metalimestones with intercalations of silty clay to sandy metasediments. NP2sh = Predominantly silty-clay sediments.



**Figure 3.** Investigated caves from Serra do Ramalho, BA. 1=Gruna do Enfurnado; 2= Caverna Chico Pernambuco; 3= Caverna Bem Bom; 4= Caverna Domingão; 5=Gruna do Valdecir; 6=Gruta da Altina; 7= Gruna Água Fina. NP2lj = Arenitic metasediments intercalated with metalimestones; NP2sl2 = Metalimestones intercalated with silty-clay and arenitic metasediments; NP2sh = Predominantly silty-clay sediments.



**Figure 4.** Plot of mean local (cave system) species richness against regional (karst system) species richness.



## **IV. CAPÍTULO TRÊS**

#### IV. CAPÍTULO TRÊS

*Synopsis of Oniscidean Isopods (Crustacea: Malacostraca: Isopoda) in Brazilian Caves, with Emphasis on New Records from North, Midwest and Northeast Regions*

##### **Abstract**

Oniscidean Isopods are a diversified group frequently found in caves. Currently we have 29 described oniscidean isopods for Brazilian caves, but this figure falls far short of the real diversity of the group. Even in the best studied areas, new records still occur. During the last several years we have been conducting extensive field surveys encompassing several caves located in the states of Bahia, Goiás and Pará, including some caves without previous faunistic records. These efforts resulted in a representative scientific collection with great diversity of oniscideans. Here we addressed the current state of knowledge of oniscidean fauna in Brazilian caves by compiling the described species and adding new records from our own surveys. We presented a list of 34 new records of isopods from 32 caves, with brief comments about the presence of troglomorphic character states and the known distribution inside and outside caves. We also addressed the need of validation of the new species and identification of the unrecognized ones by proper taxonomic research, as any delay may yield permanent loss of biodiversity, considering the several conservation concerns the Brazilian caves have been facing.

**Key words:** Serra do Ramalho, Altamira, São Desidério, São Domingos, Chapada Diamantina.

##### **Resumo**

Isópodes oniscídeos são um grupo diverso e frequentemente encontrado em cavernas. Atualmente existem 29 oniscídeos descritos para cavernas brasileiras, mas este número está aquém da diversidade real, já que mesmo nas áreas mais bem estudadas ainda são registradas novas ocorrências. Durante os últimos anos, estivemos conduzindo estudos de campo envolvendo extensas áreas ainda pouco estudadas, abrangendo cavernas localizadas nos Estados da Bahia, Goiás e Pará. Algumas cavernas, inclusive, sem estudos faunísticos prévios. Tais esforços resultaram em uma coleção científica de tamanho considerável, com grande diversidade de isópodes. Na presente sinopse compilamos o atual estado do conhecimento da fauna de isópodes em cavernas brasileiras, listando as espécies já descritas e adicionando registros inéditos provenientes de amostragens próprias.

Incluimos 34 novos registros em 32 cavernas, com breves comentários sobre a presença de estados de caráter troglomórficos e a distribuição conhecida das espécies dentro e fora das cavernas. Abordamos, também, a necessidade da validação das espécies novas e da identificação das já descritas por meio de investimentos em pesquisas na área da taxonomia e sistemática. Demoras nesse sentido podem fomentar perdas permanentes da biodiversidade, se considerarmos as várias ameaças à conservação que as cavernas brasileiras têm enfrentado.

**Palavras-chave:** Serra do Ramalho, Altamira, São Desidério, São Domingos, Chapada Diamantina.

### Introduction

Oniscidean Isopods, also known as terrestrial isopods, are one of the best represented groups of Crustaceans found in subterranean environments, particularly in caves (Vandel, 1964; Taiti, 2003). It is not surprising at all their ubiquity and diversity in subterranean habitats if we consider that most species of this taxon need high humidity for survival, because of its limited ability of water retention (Taiti, 2003). Inside the caves, they find milder environmental conditions than outside, with high humidity coupled with a great variety of favourable substrates (Campos-Filho *et al.*, 2014).

In Brazil, a great number of species with different degrees of specialization to the subterranean evolutionary regime have been reported in faunistic lists, and in taxonomic and ecological papers (*e. g.* Pinto-da-Rocha, 1995; Souza-Kury, 1998; Trajano, 2000; Trajano & Bichuette, 2010; Gallão, 2012). The first synopsis (Pinto-da-Rocha, 1995) counted 26 morphospecies recorded in several Brazilian states. At that time, only four valid species were identified: *Benthana iporangensis* Lima & Serejo, 1993; *Trichorhina guanophila* Souza-Kury, 1993; *Amazoniscus eleonora* Souza, Bezerra & Araujo, 2006 and *Porcellionides pruinosis* (Brandt, 1833). Subsequent studies added the description of *Circoniscus buckupi* Campos-Filho & Araujo, 2011; *Circoniscus carajasensis* Campos-Filho & Araujo, 2011, and *Gabunillo aridicola* Souza, Senna & Kury, 2010 (Campos-Filho & Araujo, 2011; Souza *et al.* 2010), totaling seven valid species at that time. Recently, Campos-Filho *et al.* (2014) compiled the available information about identified species from Brazilian caves and, in addition, described 11 species and three new genera which has become a major contribution to the knowledge of subterranean isopods. After this study, an amphibious new genus and new

species was described for one cave from Bahia (Souza *et al.* 2015). None of these recent descriptions included the unidentified morphotypes mentioned in the first synopsis.

Now, we have 29 described species for Brazilian caves. Among them, nine are troglobites distributed in the families Scleropactidae, Styloniscidae, Platyarthridae and Philosciidae and the remainders are troglophiles or accidentals, whose distinction is difficult to establish because of the scarcity of data about the distribution of isopods outside the caves (Campos-Filho *et al.* 2014). This figure falls far short of the real diversity, considering the unidentified or new species already reported in the literature from different localities which are currently without formal description, because of the scarcity of specialists able to describe this diversity. Therefore, the representativity of this taxon in Brazilian caves tends to increase as new species are described and new areas are surveyed (Campos-Filho *et al.* 2004).

During the last several years we have been conducting extensive field surveys encompassing several caves located in the states of Bahia, Goiás and Pará. Part of these caves are developed in the limestone outcrops of Bambuí Group, including the areas of São Desidério, Serra do Ramalho (Bahia) and São Domingos (Goiás), whereas others are developed in the limestones of Chapada Diamantina Group (Bahia). Igatu (Bahia) is still part of Chapada Diamantina, but developed in the metamorphic sandstones of Serra do Espinhaço and the caves from Altamira (Pará) are developed in the sandstones of Altamira-Itaituba Group (Karmann & Sánchez 1979). These efforts resulted in a representative scientific collection with great diversity of oniscideans. The present study is, thus, an extension of the study of Campos-Filho *et al.* (2014) and aims to contribute to the knowledge about the Brazilian cave isopods by compiling the current information and adding new records from our own data.

### **Material and Methods**

Our list includes isopods found in caves, from published studies and from our own unpublished records. When the record already exists, the caves are mentioned for each species and the reader are referred to the study of Campos-Filho *et al.* (2014), which not only summarized them, but also included several descriptions of new species found in Brazilian caves. Species with wider distributions (outside caves) are indicated as in the above mentioned study. The new records results from several years of field samples carried out by

our study group “Laboratório de Estudos Subterrâneos” which compound a representative unpublished scientific collection of terrestrial isopods. We then identified the individuals to the lowest taxonomic level that could be reached. Adult specimens of both sexes were examined under stereo microscope and light microscopy and compared with other morphotypes from the same family, including all regions sampled. When a record for the study area already existed, we compared the morphotype with the original species description. As part of other study, the specimens from Serra do Ramalho, São Desidério (Bahia) and São Domingos (Goiás) were dehydrated until critical point, for low vacuum scanning electron microscopy, which contributed to the separation of taxonomic units. Finally, we compared the collected specimens with literature records using faunistic lists (e.g. Trajano & Gnaspini-Netto, 1991; Gnaspini & Trajano, 1994; Pinto-da-Rocha, 1995; Souza-Kury, 1998; Leistikow & Wagele, 1999; Schmidt & Leistikow, 2001; Schmalfuss, 2003; Campos-Filho *et al.*, 2014). As defining the ecological evolutionary status for some isopods may be difficult considering our current state of knowledge about its distribution, we based our classifications in the morphology or in the distribution of the species inside and outside the caves. When a species presented troglomorphic character states (*sensu* Christiansen, 1962) that are absent in epigean relatives and were found only in the hypogean environment, it was considered a troglobite, and when frequently present in both environments, as troglophile. In cases when ecological evolutionary status is absent, there is no sufficient knowledge of its distribution for classification. The species are listed by family and area of occurrence. New records were identified by us except when indicated otherwise and are lodged in the scientific collection of Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) at Federal University of São Carlos. Only species recorded in caves were included and only new records were plotted in the map (Figures 1, 2 and 3).

## Results

Our samples resulted in the impressive amount of 34 new records of isopods from Brazilian caves. From these, two were new records of already known species and a total of 32 are unidentified species.

### List of terrestrial Isopods recorded in Brazilian caves

#### Section Crinocheta

## Family Philosciidae

*Leonardoscia hassalli* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Pará, Altamira, Leonardo da Vinci cave (Campos-Filho *et al.* 2014).

Lodged in UFSCar: LES0006307, 17.xii.2010, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão.

New record: Brazil, Pará, Altamira, Sugiro-Roncador cave (LES0006301; LES0006305, 13.xii.2010, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão).

Remarks: Troglomorphic. This species was originally recorded and described for Leonardo da Vinci cave (Campos-Filho *et al.* 2014).

*Metaprosekia quadriocellata* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Pará, Altamira, Leonardo da Vinci, Abrigo do Sismógrafo and Abrigos Assurini caves.

Remarks: Non troglomorphic. Recorded and described by Campos-Filho *et al.*, 2014.

*Metaprosekia caupe* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Pará, Altamira, Caverna Sugiro-Roncador cave (Campos-Filho *et al.* 2014)

Lodged in UFSCar: LES0006316, LES0006317, LES0006318, LES0006319, LES0006320 and LES0006323, 02.iv.2011, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso.

New records:

Brazil, Pará, Altamira, Abrigo Igarapé cave (LES0006302 and LES0006303, 14.xii.2010, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão).

Brazil, Pará, Altamira, Abrigo Paratizinho cave (LES0006324, 04.iv.2011, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso).

Brazil, Pará, Altamira, Abrigo Cama de Vara cave (LES0006325 and LES0006326, 02.iv.2011, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso).

Brazil, Pará, Altamira, Abrigo Turiá cave (LES0006322, 05.iv.2011, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso).

Remarks: the species was previously known only for its type locality (Caverna Sugiro-Roncador), as recorded and described by Campos-Filho *et al.* (2014). Our collections showed the species is widespread in other caves and its vicinities in Altamira region. Troglophile.

## Prosekinae 3

Brazil, Pará, Altamira, Gruta do Jôa cave (LES0006328, 13.v.2011, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso).

Remarks: new record. Non-troglomorphic. It probably is a species of *Metaprosekia*, morphologically distinct from the other two. Maximum length: 1.19 mm.

*Ischioscia amazonica* Lemos de Castro, 1955

Brazil, Pará, Canaã dos Parauapebas, Cav 18S11 cave,

Brazil, Pará, Parauapebas, Cav 28S11 cave.

Remarks: as referred by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Benthana iporangensis* Lima & Serejo, 1993

Brazil, São Paulo, Iporanga, Ressurgência das Areias de Água Quente, Gruta Areias de Cima and Gruta Areias de Baixo caves.

Remarks: cited by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Benthana taeniata* Araujo & Buckup, 1994

Brazil, Minas Gerais, Serra da Canastra, São Roque de Minas, Gruta Zeferino I cave.

Remarks: species known for its wide distribution in the Brazilian States of Rio de Janeiro, Santa Catarina, Rio Grande do Sul and Minas Gerais. Cited by Campos-Filho, 2014.

## Philosciidae gen. sp. 3

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Gruna Parede Vermelha cave (LES0006335, 31.v.2010, leg. M.E. Bichuette; B. Rantin; J. E. Gallão; L. B. Simões, LES0006337, 29.x.2010, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão, LES0006353, 02.iv.2013, Bichuette, M. E; Gallão, J. E; Schimonsky, D. M.).

Remarks: new record. Troglomorphic. The species is completely depigmented and apparently with normal eyes. Troglobite. Maximum length: 15.4 mm.

## Philosciidae gen. sp. 6

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Gruna Parede Vermelha cave (LES0006339, 11.iii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; A. Giupponi; LES0006350, LES0006351 and LES0006352, 02.iv.2013, leg. M. E. Bichuette; J. E. Gallão; D. M. Schimonsky).

Remarks: new record. Troglomorphic. The species is pale brown, the eyes apparently normal. Maximum length: 14.42 mm.

## Philosciidae gen. sp. 31

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Gruna Veio de Aurélio cave. (LES0006342, 28.x.2010, leg. M.E. Bichuette & J. E. Gallão).

Remarks: new record. Troglomorphic. Eyes present, depigmented. Troglobite. Maximum length: 3.25 mm.

## Philosciidae gen. sp. 51

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Gruna Lava Pé cave (LES0006343, LES0006344 and LES0006348, 30-iii-2013, leg. Bichuette, M. E; Gallão, J. E; Schimonsky, D. M).

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Gruna Canal da Fumaça cave (LES0006354, 03.iv.2013 Bichuette, M. E; Gallão, J. E; Schimonsky, D. M.).

Remarks: new record. Non-troglomorphic. Maximum length: 9.81 mm.

## Family Scleropactidae

*Amazoniscus leistikowi* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Pará, Altamira, from Abrigo do Sismógrafo cave.

Remarks: described in Campos-Filho *et al.* 2014. Troglomorphic.

*Amazoniscus eleonora* Souza, Bezerra & Araujo, 2006

Brazil, Pará, Altamira, Pedra da Cachoeira, Planaltina and Limoeiro Caves.

Remarks: troglobitic, cited by Campos-Filho *et al.* 2014. Lodged in UFSCar: LES0006306 and LES0006309, 15.xii.2010, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; LES0006310, LES0006311, LES0006312, LES0006313 and LES0006332, 03.iv.2011, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso).

*Circoniscus carajasensis* Campos-Filho & Araujo 2011

Brazil, Pará, Canaã dos Carajás, S11-07 cave.  
Remarks: cited by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Circoniscus buckupi* Campos-Filho & Araujo 2011  
Brazil, Pará, Parauapebas, FLONA Carajás (FLONA – National Forest), several caves.  
Remarks: cited by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Circoniscus intermedius* Souza & Lemos de Castro, 1991  
Brazil, Pará, Altamira, Abrigo do Sismógrafo cave.  
Remarks: wide distribution. Examined and cited by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Circoniscus incisus* Souza & Lemos de Castro, 1991  
Brazil, Pará, Canaã dos Carajás, Cave S11D-12.  
Brazil, Pará, Canaã dos Parauapebas, Cave S11D-69.  
Brazil, Pará, Parauapebas, Cave N4E66.  
Remarks: wide distribution. Examined and cited by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Circoniscus bezzi* Arcangeli, 1931  
Brazil, Minas Gerais, Presidente Olegário, Caverna Vereda da Palha cave.  
Remarks: distributed in Brazil (Pará, Minas Gerais and São Paulo) and Paraguay. Examined and cited by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Microsphaeroniscus* sp. 14  
Brazil, Bahia, Coribe, Gruna do Enfurnado cave (LES0006415, LES0006416, LES0006417 and LES0006418, ix.2006, leg. E. Trajano; D. Sansone; LES0006421, LES0006423 and LES0006425, vii.2007, leg. M.E. Bichuette; F. D. Passos; B. S. Brito; LES0006422, 05.v.2007, E. Trajano; D. Sansone; LES0006426, 11.viii.2007, leg. M.E. Bichuette; F. D. Passos; B. S. Brito; LES0006428, LES0006429 and LES0006430, ix.2007, leg. E. Trajano; D. Sansone).  
Remarks: new record. Troglomorphic. The species presents eye reduction or even eye absence in some individuals, and lack of pigment. Troglobite. Maximum length: 3.83 mm  
Donated from University of São Paulo (USP).

Scleropactidae gen. sp. 5  
Brazil, Bahia, Itaeté, Lapa do Bode cave (LES0006358, 31.vii.2010, leg. M.E. Bichuette; B. Rantin; J. E. Gallão).  
Brazil, Bahia, Iraquara, Gruta Natal cave (LES0006364, 04.viii.2004, leg. M.E. Bichuette & R. Bessi).  
Brazil, Bahia, Iraquara, Buraco do Cão cave ( LES0006363, 20.vi.2009, leg. M.E. Bichuette & L. Senna-Horta).  
Remarks: new record. Troglomorphic. Eyes and pigment are absent. Troglobite. Maximum length: 5.99 mm.

Scleropactidae gen. sp. 48  
Brazil, Bahia, São Desidério, Gruta Ressurgência da Sopradeira cave (LES0006270, 10.xi.2008, leg. M.E. Bichuette; T. Scatolini; D. Pedroso).  
Remarks: new record. Non-troglomorphic. Maximum length: 16.18 mm.



## Family Dubioniscidae

*Novamundoniscus altamiraensis* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Pará, Altamira, Abrigos Assurini cave.

Remarks: described in Campos-Filho *et al.*, 2014.

*Dubioniscus goeldii* (Lemos de Castro, 1967).

Brazil, Pará, Altamira, Abrigo do Paratizão, Abrigos Assurini, Abrigo do Sismógrafo caves.

Brazil, Pará, Canaã dos Carajás, Gruta S11-17 cave.

Brazil, Pará, Parauapebas, Gruta 24S11 and 34S11 caves.

Remarks: records revised in Campos-Filho *et al.* 2014.

Dubioniscidae gen. sp. 29

Brazil, Pará, Altamira, Região Paratizinho – Epígeo (LES0006333, LES0006334, 04.iv.2011, leg. M. E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso).

Brazil, Pará, Altamira, Caverna Sugiro-Roncador (LES0006321, 02.iv.2011, M. E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso).

Remarks: new record. Non-troglophile. Troglophile. Maximum length: 1.038 mm.

*Dubioniscus marmoratus*, Lemos de Castro, 1970

Brazil, São Paulo, Itu, Caverna do Riacho Subterrâneo cave.

Remarks: records revised in Campos-Filho *et al.* 2014.

Dubioniscidae gen. sp. 24

Brazil, Bahia, Carinhanha, Gruta do Valdecir cave (LES0006433, 31.v.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; N. Hattori).

Brazil, Bahia, Coribe, Gruta da Altina cave (LES0006445, 06.xii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão).

Brazil, Bahia, Coribe, Caverna Chico Pernambuco cave (LES0006455, 28.vii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; P. P. Rizzato).

Remarks: new records. Non-troglophile. Maximum length: 3.98 mm.

Dubioniscidae gen. sp. 07

Brazil, São Desidério, Bahia, Gruta do Catão cave (LES0006275 and LES0006276, 30.x.2011, leg. M. E. Bichuette; J. E. Gallão; C. S. Fernandes; D. Pedroso; LES0006284, LES0006285 and LES0006286, 20.iv.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; C. S. Fernandes; LES0006293, LES0006294 and LES0006295, 03.xi.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; L. B. Simões; C. S. Fernandes; T. Zepon).

Brazil, São Desidério, Bahia, Gruta Sumidouro do João Baio cave (LES0006277, LES0006278 and LES0006279, 02.xi.2011, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; C. S. Fernandes; D. Pedroso).

Brazil, São Desidério, Bahia, Gruta 159 cave (LES0006268, 07.xi.2008. leg. M.E. Bichuette; T. Scatolini; D. Pedroso).

Brazil, São Desidério, Bahia, Gruta Sucupira cave (LES0006280, LES0006281 and LES0006282, 31.x.2011, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; C. S. Fernandes; D. Pedroso).

Brazil, São Desidério, Bahia, Poço de Pedra cave (LES0006291, 21.iv.2012, D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; C. S. Fernandes).

Remarks: new records. Non-troglophobic. Widespread inside and outside the caves, troglophile. Maximum length: 3.8 mm.

Dubioniscidae gen. sp. 45

Brazil, Bahia, Carinhanha, Caverna Bem Bom cave (LES0006438 and LES0006439, 06.xii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão).

Remarks: new record. Non-troglophobic. Maximum length: 4.78 mm.

Dubioniscidae gen. sp. 54

Brazil, Bahia, Carinhanha, Gruna do Valdecir cave (LES0006450, 26.vii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; P. P. Rizzato).

Remarks: new record. Non-troglophobic. Maximum length: 4.2 mm.

Dubioniscidae gen. sp. 36

Brazil, Goiás, São Domingos, Caverna São Bernardo cave (LES0006389, LES0006390, LES0006391 and LES0006392, 11.ii.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões; LES0006401 and LES0006402, 18.vi.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões.

Remarks: new record. Troglomorphic. Eyes normal, pigmentation ranging from yellowish to light brown and very long antennas. Maximum length: 5.1 mm.

Dubioniscidae gen. sp. 42

Brazil, Goiás, São Domingos, Terra Ronca I cave (LES0006411, 30.x.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; L. B. Simões; C. S. Fernandes; T. Zepon).

Brazil, Goiás, São Domingos, Terra Ronca II cave (also known as Buraco das Araras) (LES0006387, 06.x.2011, leg. M.E. Bichuette; L. B. Simões; LES0006407, 1.x.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; L. B. Simões; C. S. Fernandes, T. Zepon).

Brazil, Goiás, São Domingos, Gruta Revolucionários cave (LES0006404, 20.vi.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Brazil, Bahia, São Desidério, Gruta Garganta do Bacupari cave (LES0006267, 06.xi.2008, leg. M.E. Bichuette; T. Scatolini; D. Pedroso).

Remarks: new record. Non-troglophobic. Maximum length: 5.8 mm.

Dubioniscidae gen. sp. 43

Brazil, Goiás, São Domingos, Lapa do Angélica cave (LES0006395, 18.vi.12, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Brazil, Goiás, São Domingos, Terra Ronca I cave (LES0006409, LES0006410 and LES0006412, 30.x.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; L. B. Simões; C. S. Fernandes; T. Zepon).

Brazil, Goiás, São Domingos, Terra Ronca II cave (LES0006386, 06.x.2011, leg. M.E. Bichuette; L. B. Simões).

Brazil, Bahia, Carinhanha, Caverna Bem Bom cave (LES0006440, 06.xii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão).

Epigeal records:

Brazil, Goiás, São Domingos, near São Domingos River (LES0006370, 25.iv.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; C. S. Fernandes).

Brazil, Goiás, São Domingos, Russão System (LES0006381, 23.iv.2011, leg. M.E. Bichuette; P. P. Rizzato; J. E. Gallão).

Remarks: new record. Non-troglomorphic. Widespread inside and outside the caves, troglophile. These two species (sp. 42 and sp. 42) are very similar, but differed slightly in the number of ommatidia and in the shape of dorsal setae. Maximum length: 5.7 mm.

#### Family Platyarthridae

*Trichorhina yiara* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Pará, Altamira, Abrigo do Sismógrafo and Abrigo do Abutre caves.

Remarks: described by Campos-Filho *et al.*, 2014.

*Trichorhina curupira* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Pará, Altamira, Caverna Pedra da Cachoeira cave. Lodged in UFSCar: LES0006304 and LES0006308, 15.xii.2010, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; LES0006314, LES0006327, LES0006329, LES0006330 and LES0006331, 03.iv.2011, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso.

Remarks: described by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Trichorhina anhanguera* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Minas Gerais, Morro do Pilar, Gruta MP-10 cave.

Remarks: described by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Trichorhina guanophila* Souza-Kury, 1993

Brazil, Bahia, Campo Formoso, Lapa do Convento cave.

Remarks: cited by Campos-Filho *et al.* 2014.

*Trichorhina* sp. 32

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Gruna Lava Pé cave (LES0006340, 10.iii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; A. Giupponi; LES0006345, LES0006346 and LES0006347, 30-iii-2013, leg. M. E. Bichuette; Gallão, J. E; Schimonsky, D. M).

Remarks: new record. Troglomorphic. Reduced eyes and pigmentation, but these character states are also very common in epigeal representatives of the group (Souza *et al.* 2011). Maximum length: 2.9 mm.

*Trichorhina* sp. 04

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Gruna Parede Vermelha cave (LES0006336 and LES0006338, 31.v.2010, leg. M.E. Bichuette; B. Rantin; J. E. Gallão; L. B. Simões)

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Gruna Rio dos Pombos cave (LES0006349, 31.iii.2013, leg. Bichuette, M. E; Gallão, J. E; Schimonsky, D. M.).

Remarks: new record. Troglomorphic. Reduced eyes and pigmentation, but these character states are also very common in epigeal representatives of the group (Souza *et al.* 2011). Maximum length: 2.16 mm.

*Trichorhina* sp. 44

Brazil, Bahia, Carinhanha, Gruna do Valdecir cave (LES0006434, 31.v.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; N. Hattori).

Remarks: new record. Troglomorphic. Eyes absent and reduced pigmentation, but these character states are also very common in epigean representatives of the group (Souza *et al.* 2011). Maximum length: 1.43 mm.

*Trichorhina* sp. 17

Brazil, Goiás, São Domingos, Suspirinho cave (LES0006369, LES0006373, 25.iv.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; C. S. Fernandes; LES0006375, LES0006376, 09.ii.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Brazil, Goiás, São Domingos, Suspirão cave (LES0006378, LES0006380, 09.ii.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Remarks: new records. Troglomorphic. Absence of eyes and pigment, but these character states are also very common in epigean representatives of the group (Souza *et al.* 2011). Maximum length: 3.73 mm.

*Trichorhina* sp. 37

Brazil, Goiás, São Domingos, Lapa do Angélica cave (LES0006394, 18.vi.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Brazil, Goiás, São Domingos, Gruta dos Revolucionários cave (LES0006405, 20.vi.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Brazil, Goiás, São Domingos, Caverna Terra Ronca II cave (LES0006408, 01.x.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; L. B. Simões; C. S. Fernandes; T. Zepon).

Remarks: new records. Troglomorphic. Reduced eyes and pigmentation, but these character states are also very common in epigean representatives of the group (Souza *et al.* 2011). Maximum length: 3.8 mm.

*Trichorhina* sp. 08

Brazil, Bahia, São Desidério, Gruta Lapa do Manga I cave (LES0006273 and LES0006274, 05.xi.2008, leg. M.E. Bichuette; T. Scatolini; D. Pedroso).

Brazil, Bahia, São Desidério, Buraco da Sopradeira cave (LES0006289 and LES0006290, 23.iv.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; C. S. Fernandes).

Brazil, Bahia, São Desidério, Gruta Baixa Fria cave (LES0006272, 04.xi.2008, leg. M.E. Bichuette; T. Scatolini; D. Pedroso).

Brazil, Bahia, São Desidério, Gruta do Juraci cave (LES0006283, 03.xi.2011, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; C. S. Fernandes; D. Pedroso).

Brazil, Bahia, São Desidério, Gruta do Catão cave (epigean) (LES0006296, 03.xi.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; C. S. Fernandes).

Remarks: new Records. Eyes absent and depigmented. Species found inside and outside the caves, troglophilic. Maximum length: 3.64 mm.

*Trichorhina* sp. 11

Brazil, Bahia, São Desidério, Gruta Ressurgência da Sopradeira cave (LES0006269, 10.xi.2008, leg. M.E. Bichuette; T. Scatolini; D. Pedroso).

Remarks: new Record. Troglomorphic. Reduced pigmentation, but epigean representatives of the group also frequently present this character state (Souza *et al.* 2011). Young specimens, but differ from sp. 08 by the presence of five ommatidia. Maximum length: 3.43 mm.

*Trichorhina* sp. 18

Brazil, Bahia, São Desidério, Sumidouro do Engenho cave (LES0006287 and LES0006288, 22.iv.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; C. S. Fernandes).

Remarks: new record. Troglomorphic. Absence of eyes and pigment. Despite almost all *Trichorhina* being depigmented and with reduced eyes, this one was found in frugivorous bat guano in only a section of the cave and for this reason we believe it is troglobitic. Maximum length: 3.45 mm.

## Family Bathytropidae

*Neotroponiscus* sp. 21

Brazil, Pará, Altamira, Sugiro-Roncador cave (LES0006315, 02.iv.2011, leg. M.E. Bichuette; D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; D. Pedroso).

Remarks: new record. Non-troglomorphic. Maximum length: 2.46 mm.

## Family Armadillidae

*Ctenorillo ferrarai* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Pará, Canaã dos Carajás FLONA Carajás (FLONA – National Forest), Gruta N5S 07 and Gruta Cris 11 caves.

Remarks: described in Campos-Filho *et al.*, 2014.

*Cubaris murina* Brandt, 1833

Brazil, Bahia, Morro do Chapéu, Gruta dos Brejões cave. Lodged in UFSCar: LES0006360, 15.v.2009, leg. M.E. Bichuette; L. Senna-Horta; LES0006361, 31.xii.2012, leg. L. Senna-Horta.

Remarks: species with a wide distribution along the tropics. Records revised in Campos-Filho *et al.*, 2014).

*Gabunillo aridicola* Souza, Senna & Kury 2010

Brazil, Ceará, Aiuaba, Gruta do Sobradinho cave. Distribution: Brazil, Ceará.

Remarks: cited by Campos-Filho *et al.*, 2014.

*Venezillo* sp. 10

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Canal da Fumaça cave (LES0006356, 14.iv.2014, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; D. M. Schimonsky).

Brazil, Bahia, São Desidério, Gruta Lapa do Manga II cave (LES0006271, 05.xi.2008, leg. M.E. Bichuette; T. Scatolini; D. Pedroso).

Epigeal records:

Brazil, Bahia, Andaraí, Igatu village, Rio dos Pombos path (LES0006341, 12.iii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; A. Giupponi).

Brazil, Bahia, Carinhanha, outside Caverna Bem Bom cave (LES0006442 and LES0006444, 06.xii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão).

Brazil, Bahia, Carinhanha, between Agrovila 15 and 16 (LES0006446, 07.xii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão).

Remarks: new records. Non-troglomorphic. Widespread inside and outside the caves, troglophile. Maximum length: 11 mm.

*Armadillidae* gen. sp. 23

Brazil, Bahia, Carinhanha, Gruna do Valdecir cave (LES0006432, 31.v.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; N. Hattori).

Remarks: new record. May be troglomorphic (slightly depigmented and with only 12 ommatidia). Maximum length: 3.64 mm.

*Venezillo* sp. 34

Brazil, Goiás, São Domingos, Suspirinho cave (LES0006368 and LES0006371, 25.iv.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; C. S. Fernandes; LES0006374, 09.ii.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Brazil, Goiás, São Domingos, Suspirão cave (LES0006379, 09.ii.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Brazil, Goiás, São Domingos, Lapa do Angélica cave (LES0006382, LES0006383, LES0006384 and LES0006385, 20.iv.2011, leg. M.E. Bichuette; P. P. Rizzato; J. E. Gallão; LES0006397 and LES0006398, 18.vi.12, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões, LES0006413, 10.ii.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Epigean: LES0006406, 31.x.2012, M.E. Bichuette; J. E. Gallão; L. B. Simões; C. S. Fernandes; T. Zepon).

Brazil, Goiás, São Domingos, Caverna Bezerra cave (LES0006393, 12.ii.2012, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões; LES0006399, LES0006400, LES0006403 and LES0006414, 19.vi.12, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Remarks: new record. Non-troglomorphic. Widespread inside and outside the caves, troglophile. Maximum length: 10.53 mm.

## Family Porcellionidae

*Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833)

Brazil, Bahia, Iraquara, Gruta Alto da Cruz cave. Lodged in UFSCar: LES0006367, 24.i.2007, leg. M.E. Bichuette; F. D. Passos; T. Scatolini.

Brazil, Bahia, Itaetê, Lapa do Bode cave. Lodged in UFSCar: LES0006359, 31.vii.2010, leg. M.E. Bichuette; B. Rantin; J. E. Gallão; LES0006365 and LES0006366, 06.viii.2004, M.E. Bichuette; R. Bessi.

Remarks: cosmopolitan species of Mediterranean origin (Campos-Filho *et al.* 2014).

Introduced in Brazil and already with established populations in several caves (M. E. Bichuette, personal observation).

## Section Synocheta

## Family Trichoniscidae

*Miktoniscus medcofi* Lemos de Castro, 1953

Brazil, Canaã dos Carajás, Serra do Carajás karst area.

Remarks: wide distribution, redrawn by Campos-Filho *et al.* (2014).

## Family Styloniscidae

*Spelunconiscus castroi*, Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Minas Gerais, Matozinhos, Gruta MOC-32 cave.

Remarks: specimens collected in both aquatic and terrestrial environments, so it can be considered as amphibian. Described in Campos-Filho *et al.*, 2014.

*Xangoniscus aganju* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014

Brazil, Bahia, Carinhanha, Gruta do Mandiaçu. Lodged in UFSCar: LES0006427, 11.ix.2008, leg. M.E. Bichuette; B. Rantin; L. Senna-Horta.

Remarks: specimens collected in both aquatic and terrestrial environments, so it can be considered as amphibian. Described in Campos-Filho *et al.*, 2014.

*Xangoniscus* sp. 1 (sp. 47)

Brazil, Bahia, Coribe, Caverna Domingão cave (LES0006437, 27.vii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; P. P. Rizzato).

Remarks: new record. Troglomorphic. Eyes and pigment absent. Specimens collected in both aquatic and terrestrial environments, so it can be considered as amphibian. This species is a little bigger than *X. aganju*, with a maximum length of 10.6 mm. The municipality of Coribe is also located near the left margin of São Francisco River. Troglobite.

*Xangoniscus* sp. 2 (sp. 53)

Brazil, Bahia, Coribe, Caverna Chico Pernambuco. LES0006435, LES0006436, LES0006454 and LES0006456, 28.vii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; P. P. Rizzato).

Remarks: new record. Troglomorphic. Eyes and pigment absent. Specimens collected in both aquatic and terrestrial environments, so it can be considered as amphibian. This species is approximately the same size than *Xangoniscus* sp. 1, but differed from both *Xangoniscus*. The limestone outcrop where Chico Pernambuco cave occurs is different from that of Domingão cave. Troglobite. Maximum length: 10 mm.

*Iuiuniscus iuiuensis* Souza, Ferreira & Senna, 2015

Brazil, Bahia, Iuiu, Lapa do Baixão cave.

Remarks: found in both aquatic and terrestrial environments, so it can be considered as amphibian.

Styloniscidae gen. sp. 35

Brazil, Goiás, São Domingos, Lapa do Angélica cave (LES0006388, 05.x.2011, leg. M.E. Bichuette; L. B. Simões; LES0006396, 18.vi.12, leg. D. M. Schimonsky; J. E. Gallão; L. B. Simões).

Remarks: new record, only found in this cave. Troglomorphic. Slender and depigmented, with absence of eyes. Troglobite. Maximum length: 3.43 mm.

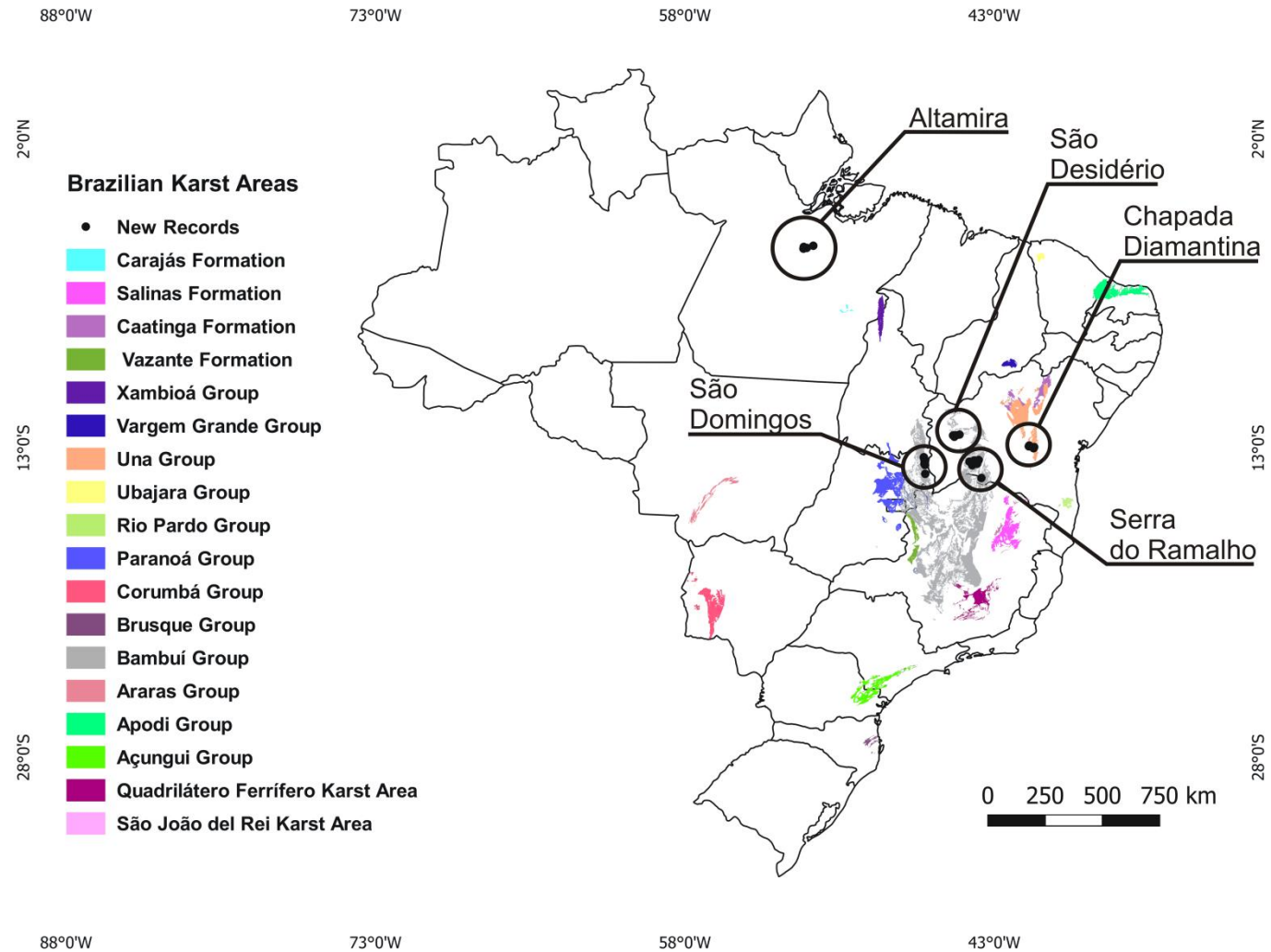
*Pectenoniscus* sp. 15

Brazil, Bahia, Coribe, Gruta do Enfurnado cave (LES0006419, 24.ix.2006, leg. E. Trajano; D. Sansone; LES0006420, 05.v.2007, leg. E. Trajano; D. Sansone).

Brazil, Bahia, Coribe, Caverna Chico Pernambuco cave (LES0006449, 28.vii.2012, leg. M.E. Bichuette; J. E. Gallão; P. P. Rizzato).

Remarks: new record. Troglomorphic. Eyes and pigment absent, but it may be related to an endogenous lifestyle. Maximum length: 3.32 mm.

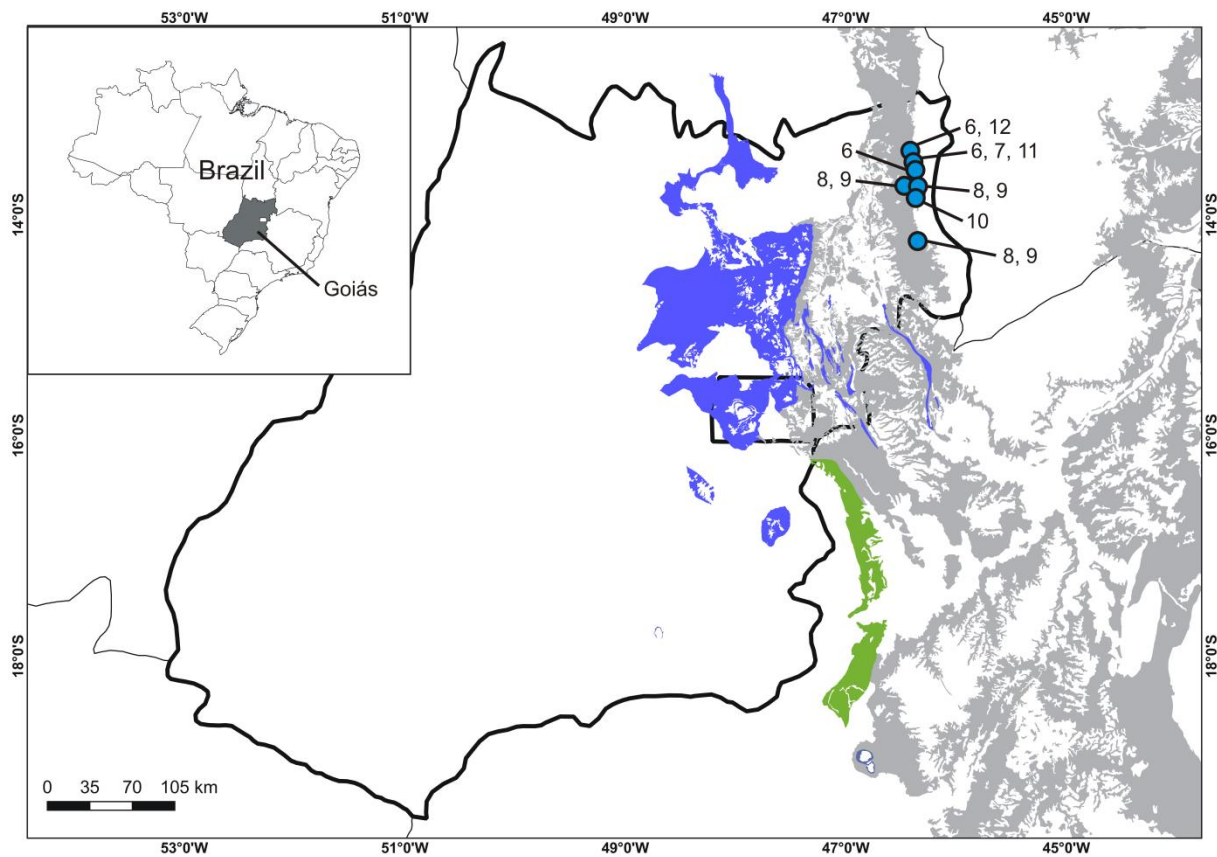




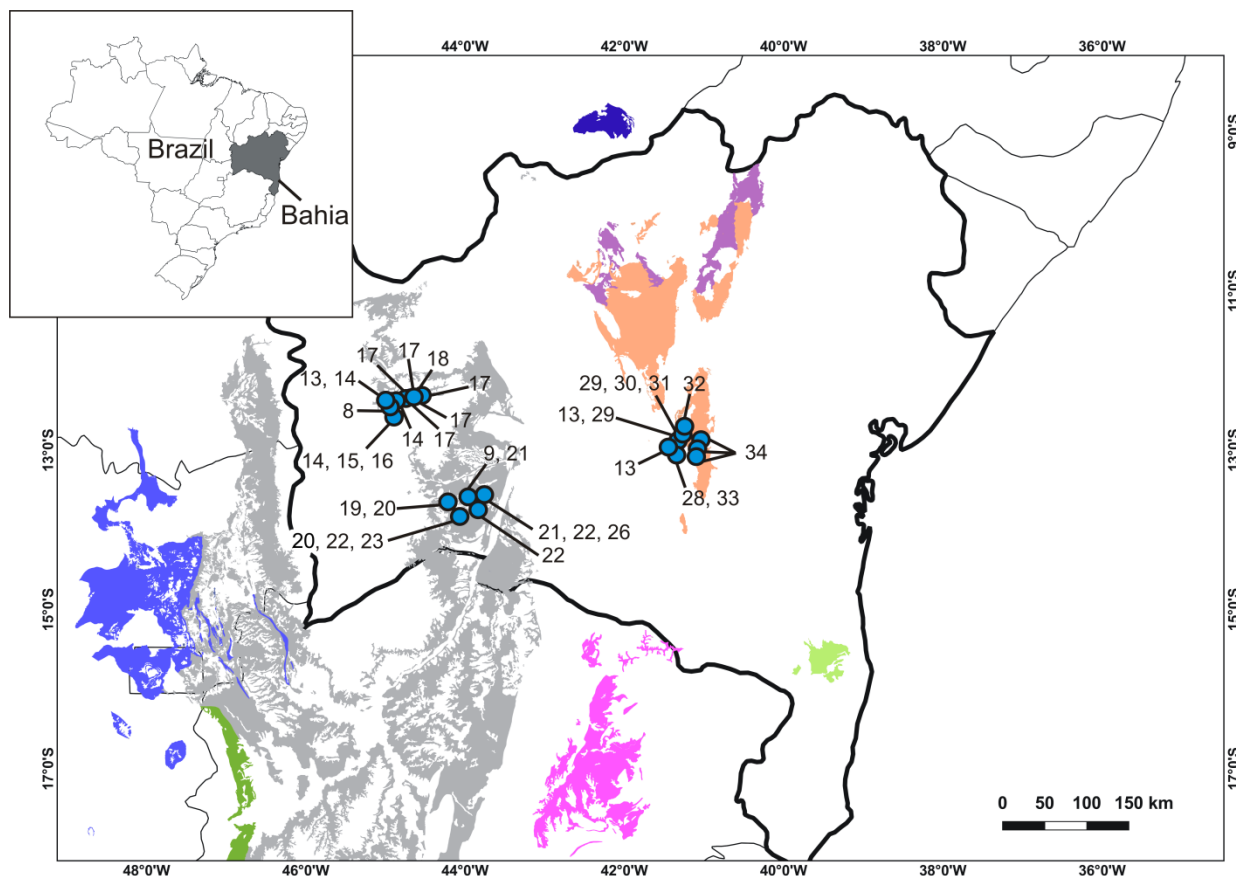
**Figure 1.** Distribution of the new records of Isopods from the North, Midwest and Northeast Regions.



**Figure 2.** New records of Isopods for Pará State, Brazil. **1.** *Metaprosekia caupe*; **2.** Dubioniscidae gen. sp. 29; **3.** *Leonardoscia hassalli*; **4.** *Neotroponiscus* sp. 21; **5.** Prosekinae 3.



**Figure 3.** New records of Isopods for Goiás State, Brazil. **6.** *Venezillo* sp. 34; **7.** *Pectenoniscus* sp. 35; **8.** Dubioniscidae gen. sp. 42; **9.** Dubioniscidae gen. sp. 43; **10.** Dubioniscidae gen. sp. 36; **11.** *Trichorhina* sp. 37; **12.** *Trichorhina* sp. 17. Legend of karst areas are the same as in Figure 1.



**Figure 4.** New records of Isopods for Bahia State, Brazil. **9.** Dubioniscidae gen. sp. 43; **13.** *Venezillo* sp. 10; **14.** *Trichorhina* sp. 08; **15.** *Trichorhina* sp. 11; **16.** Scleropactidae gen. sp. 48; **17.** Dubioniscidae gen. sp. 7; **18.** *Trichorhina* sp. 18; **19.** Scleropactidae gen. sp. 14; **20.** *Pectenoniscus* sp. 15; **21.** Dubioniscidae gen. sp. 45; **22.** Dubioniscidae gen. sp. 24; **23.** *Xangoniscus* sp. 2; **24.** *Xangoniscus* sp. 1; **25.** *Trichorhina* sp. 44; **26.** Dubioniscidae gen. sp. 54; **27.** Armadillidae gen. sp. 23; **28.** Philosciidae gen. sp. 51; **29.** Philosciidae gen. sp. 3; **30.** Philosciidae gen. sp. 6; **31.** *Trichorhina* sp. 4; **32.** Philosciidae gen. sp. 31; **33.** *Trichorhina* sp. 32; **34.** Scleropactidae gen. sp. 5. Legend of karst areas are the same as in Figure 1.

### Discussion

Speleobiological studies in Brazil became more detailed and comprehensive from the study of Dessen *et al.* (1980), and a great number of karst areas have been investigated since then. Despite this significant body of knowledge already produced, several areas still remain less investigated because of the large expanse of Brazilian territory and the huge amount of caves present in our karst areas. Even in the best studied areas, novelties still occur (Trajano, 1993). It is common to find new records at each field survey. Sometimes the material is readily sent to the specialists of each group, but some groups do not have taxonomists in Brazil and, even when available, they are scarce compared to the amount of species for identification and description. This delay frequently results in the use of the less desirable

recognizable taxonomic units (RTUs) for some ecological studies which does not depend directly on the species identity (Trajano, Bichuette & Batalha, 2012). New species certainly are among the great number of new records obtained, considering not only the unique morphology of some samples, but also the lack of previous studies in several caves. The present synopsis results from our efforts to systematize these RTUs making them available in our scientific collection for future identification and description.

Such framework is a consequence of our still deficient knowledge of the species and its distribution, representing an obstacle to the understanding of not only its ecological and evolutionary status but, ultimately, to the conservation efforts which need a proper investigation (see Trajano, 2010 for a discussion about conservation policies in Brazil).

With our records, two species of the family Philosciidae had their distribution extended: *Leonardoscia hassalli* occurs also in the cave Sugiro-Roncador and *Metaprosekia caupe* occurred in four more caves in addition to its type-locality. The Prosekinae registered for Gruta do Jôa differed from the two *Metaprosekia* already described for Altamira, and specialist examination is required. We also have records of two troglomorphic species of Philosciidae from Gruna Parede Vermelha cave and one from Veio de Aurélio cave, both located in Igatu village. From the same area there is other new record for the family, not troglomorphic, still unidentified. In summary, we added five new records of species, to the six Philosciidae already known for Brazilian caves.

Two troglomorphic species of Scleropactidae were discovered in caves from Bahia. A third species, not troglomorphic and unidentified, was also recorded for one cave. This last one is a new record from São Desidério, but the species may be already known for other localities. Scleropactidae species have wide distribution in moist habitats in Neotropics, including caves (Schmidt, 2003), but cave records with identified species in Brazil were limited to caves from Pará and Minas Gerais, with only seven species validated (Campos-Filho *et al.* 2014). Our contribution added three new records from Bahia.

We recorded several different morphotypes of Dubioniscidae, not identified yet. It may be new records of distribution of already known species, or new species. The Dubioniscidae gen. sp. 36 from São Domingos karst area has a lighter pigmentation and longer antennas than the other Dubioniscidae, and was only found in São Bernardo cave. Considering this, it may be a troglotic species of the family, but a specialist in the group must confirm the identification because epigeal representatives may also present slightly

reduced pigmentation (Schmidt, 2003). The Dubioniscidae gen. sp. 43 and 45, both from Caverna Bem Bom, differed in the number of ommatidia, the first one with 14 and the last with seven. The shape of scale setae of both subtly differed under scanning electron microscopy and so, despite being from the same cave, they certainly are of different species.

The genus *Trichorhina* is in similar situation, because different species have been identified in several states all over the country. Because of its diversity and wide distribution, the morphotypes need specialist confirmation before any record of a species as a new one. Unidentified specimens occur in Igatu (sp. 04 and sp. 32), Serra do Ramalho (Carinhanha) (sp. 44), São Desidério (sp. 08, sp. 11 and sp. 18) and São Domingos (sp. 17 and sp. 37) being difficult to establish its ecological evolutionary status because reduced eyes and pigment loss is very common in epigeal representatives of the group, attributed to an endogeal lifestyle (e. g. Souza *et al.* 2011). Nevertheless, all records of species are new for their localities, and *Trichorhina* sp. 18 was only found in a spot of frugivorous guano inside one cave, and does not match with the diagnosis of *Trichorhina guanophila* (Souza *et al.* 2011), so this species is a different species and probably troglotic. The family Bathytropidae had, until the present, a few records of unidentified species of *Neotroponiscus* from caves in São Paulo and Paraná (Pinto-da-Rocha, 1995). Our record extends the distribution of the family to the caves of Altamira.

Among the Armadillidae, all records of occurrence are new, although the species found could not be identified because of the differences between species are subtle and expert examination is required. Even though, three RTUs were recognized. The morphotype sp. 10 may well be a common widespread species of *Venezillo*, considering the presence of normal pigmentation and its wide distribution in caves from different karst areas from Bahia. The Armadillidae gen. sp. 23 also may be a common epigeal species, but the presence of less ommatidia compared to the other ones and the paleness of the specimen suggests it may be isolated inside the Gruna do Valdecir cave. At present we may not confirm the status of the species, because only one individual was collected and the loss of pigment may be an artifact of the sample. The last morphotype, *Venezillo* sp. 34 from São Domingos, has a unique morphology, with a groove along the lateral margins of the first pereonite.

Among the Styloniscidae, we found two different species of the genus *Xangoniscus* (Campos-Filho *et al.* 2014). We also found an unidentified species of Styloniscidae in the cave Lapa do Angélica, with absence of eyes and depigmented, which certainly is a new

record for caves in Goiás and probably a troglobite, considering not only its restriction to caves and slenderness and depigmentation, but also because of this thinner and more flexible cuticle. The last morphotype, a *Pectenoniscus* sp. was found in two distant caves and is an endogean species. So, despite its depigmentation and absence of eyes, the species possibly is troglophile and it can still be found in epigeal environments in that the region is better investigated.

Our records updated the knowledge about the occurrence of Isopods in areas currently under improved investigation and addressed the need of validation of the new species and identification of the unrecognized ones. The study areas are currently facing several conservation concerns related to agricultural and urban expansion, mining, or construction of hydroelectric complexes. Because Brazilian laws only consider valid species for conservation purposes, it is of crucial importance the description of subterranean species by proper taxonomic research, since any delay may yield permanent loss of biodiversity, even before the species are discovered and described (Campos-Filho *et al.* 2014). The amount of new records in every field campaign we carry out shows there is still a long way to go if one intends to protect even a small part of Brazilian subterranean biodiversity. Our records evince the great need for studies and human resources on the subject. For this reason, Brazilian funding agencies should urgently prioritize projects aiming the formation of systematists in order to overcome the taxonomic impediment, still a serious obstacle for conservation.

### **Acknowledgements**

We are grateful to BS Brito, R Bessi, JE Gallão, A Giupponi, N Hattori, FD Passos, D Pedroso, B Rantin, PP Rizzato, D Sansone, RC Santos, RH Santos, T Scatolini, L Senna-Horta, LB Simões, JS Souza, E Trajano, DM Von-Schimonsky and T Zepon, for field assistance and to Dr. E. Trajano for the donation of some specimens. Dr AMPM Dias, coordinator of the National Institute of Science and Technology of the Hymenoptera Parasitoids from Brazilian Southeast Region (INCT Hympar Sudeste, Fapesp grant 2008/57949-4 and CNPq grant 573802/2008-4 ), for the scanning electron microscope; to Dr LBDR Fernandes, biologist of DEBE/ UFSCar, for taking the SEM images. The first author was supported by a PhD fellowship granted by the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES), the field samples were supported by Postgraduation Program

on Ecology and Natural Resources from Federal University of São Carlos (PPG-ERN UFSCar). ME Bichuette was funded by a research project granted by Fapesp (numbers #2008/05678-7; #2010/08459-4). Collection permit granted by Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMbio, 20165-1).

### References

- CAMPOS-FILHO, I. S.; ARAUJO, P. 2011. Two new troglobitic species of Scleropactidae (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Pará, Brazil. *Nauplius*, 19(1): 27 – 39.
- CAMPOS-FILHO, I. S.; ARAUJO, P.; BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. & TAITI, S. 2014. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Brazilian caves. *Zoological Journal of Linnean Society*, 172: 360 – 425.
- CHRISTIANSEN, K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca Memoires*, 2: 76 – 78.
- DESSEN, E. M. B.; ESTON, V. R.; SILVA, M. S.; TEMPERINI-BECK, M. T. & TRAJANO, E. 1980. *Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil*. Ciência e Cultura, 32(6): 714 – 725.
- GALLÃO, J. E. 2012. *Estado de conservação e dados de distribuição da fauna troglóbica brasileira com propostas de áreas prioritárias para proteção*. (MSc. Dissertation), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- GNASPINI, P. & TRAJANO, E. 1994. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic Taxa. *Revista Brasileira de Entomologia*, 38(3/4): 549 – 584.
- KARMANN, I. & SÁNCHEZ, L. E. 1979. Distribuição das rochas carbonáticas e províncias espeleológicas do Brasil. *Espeleo-Tema*, 13: 105–167.
- LEISTIKOW, A. & WÄGELE, J. W. 1999. Checklist of the terrestrial isopods of the new world. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(1): 1 – 72.
- PINTO-DA-ROCHA, R. 1995. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 39(6): 61 – 173.
- SCHMIDT, C. & LEISTIKOW, A. 2001. Catalogue of genera of the terrestrial Isopoda (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). *Steenstrupia*, 28 (1): 1–118.
- SCHMIDT, C. 2003. Contribution to the phylogenetic system of the Crinocheta (Crustacea. Isopoda). Part 2. (Oniscoidea to Armadillidiidae). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde. Zoologische Reihe*, 79: 1-204.
- SCHMALFUSS, H. 2003. World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 654: 1 – 296.
- SOUZA, L. A.; ARAÚJO, J. A. & CAMPOS-FILHO, I. S. 2011. The genus *Trichorhina* Budde-Lund in Brazil, with description of seven new species (Isopoda, Oniscidea, Platyarthridae). *Iheringia*, 101(3): 239 – 261.
- SOUZA-KURY, L. A. 1998. Malacostraca – Peracarida. Isopoda. Oniscidea. In: YOUNG, P. S. (ed). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Museu Nacional (Série Livros n. 6), Rio de Janeiro, pp. 653 – 674.
- SOUZA, L. A.; FERREIRA, R. L. & SENNA, A. R. 2015. Amphibious shelter-builder Oniscidea species from the New World with description of a new subfamily, a new genus and a new species from Brazilian Cave (Isopoda, Synocheta, Styloniscidae). *Plos One*, 10(5): e0115021.



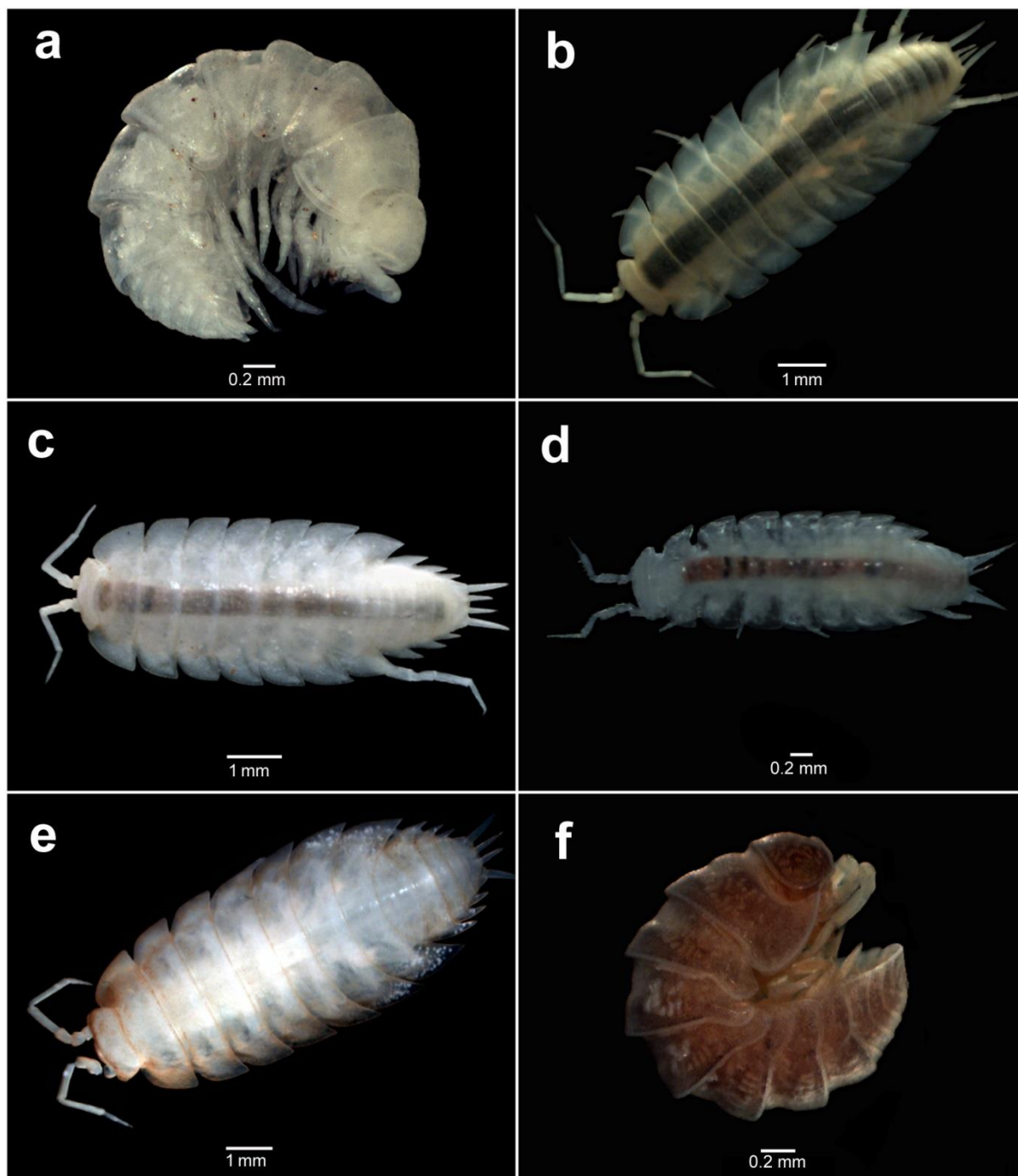
- SOUZA, L. A.; SENNA, A. R. & KURY, A. B. 2010. A new species and first record of *Gabunillo* Schmalzfuss & Ferrara, 1983 (Isopoda, Oniscidea, Armadillidae) from the Neotropics. *Zootaxa*, 2677: 1–14.
- TAITI, S. 2003. Crustacea: Isopoda: Oniscidea (woodlice). In: GUNN, J. (ed.) *Encyclopedia of Caves and Karst Science*. Taylor and Francis Group, London, pp. 547 - 550.
- TRAJANO, E. 1993. Historia espeleológica – a review of biospeleology in Brazil. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*, 27: 18 – 23.
- TRAJANO, E. 2010. Políticas de conservação e critérios ambientais: princípios, conceitos e protocolos. *Estudos Avançados*, 24(68): 135 – 146.
- TRAJANO, E. 2000. Cave faunas in the Atlantic Tropical Rain Forest: composition, ecology and conservation. *Biotropica*, 32: 882 – 893.
- TRAJANO, E. & BICHUETTE, M. E. 2010. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. *Subterranean Biology*, 7: 1 – 16.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. & BATALHA, M. A. 2012. Estudos ambientais em cavernas: os problemas da coleta, da identificação, da inclusão e dos índices. *Espeleo-Tema*, 23: 13-22.
- TRAJANO, E. & GNASPINI-NETTO, P. 1991. Composição da fauna cavernícola brasileira com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. *Revista Brasileira de Zoologia*, 7(3): 383 – 407.
- VANDEL, A. 1964. *Biospéologie: la biologie des animaux cavernicoles*. Gauthier-Villars: Paris.



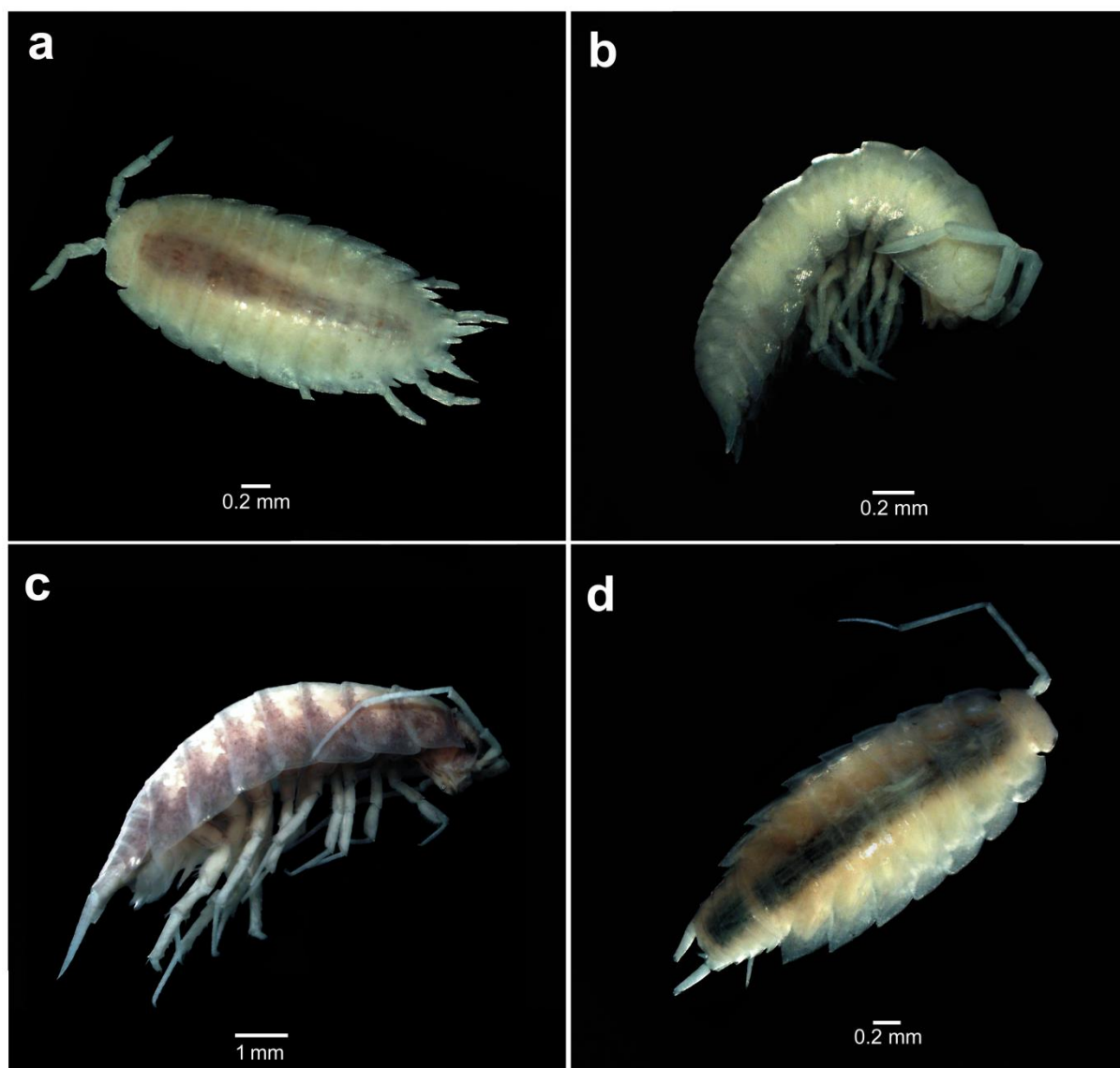
## **V. ANEXO**

## ANEXO I

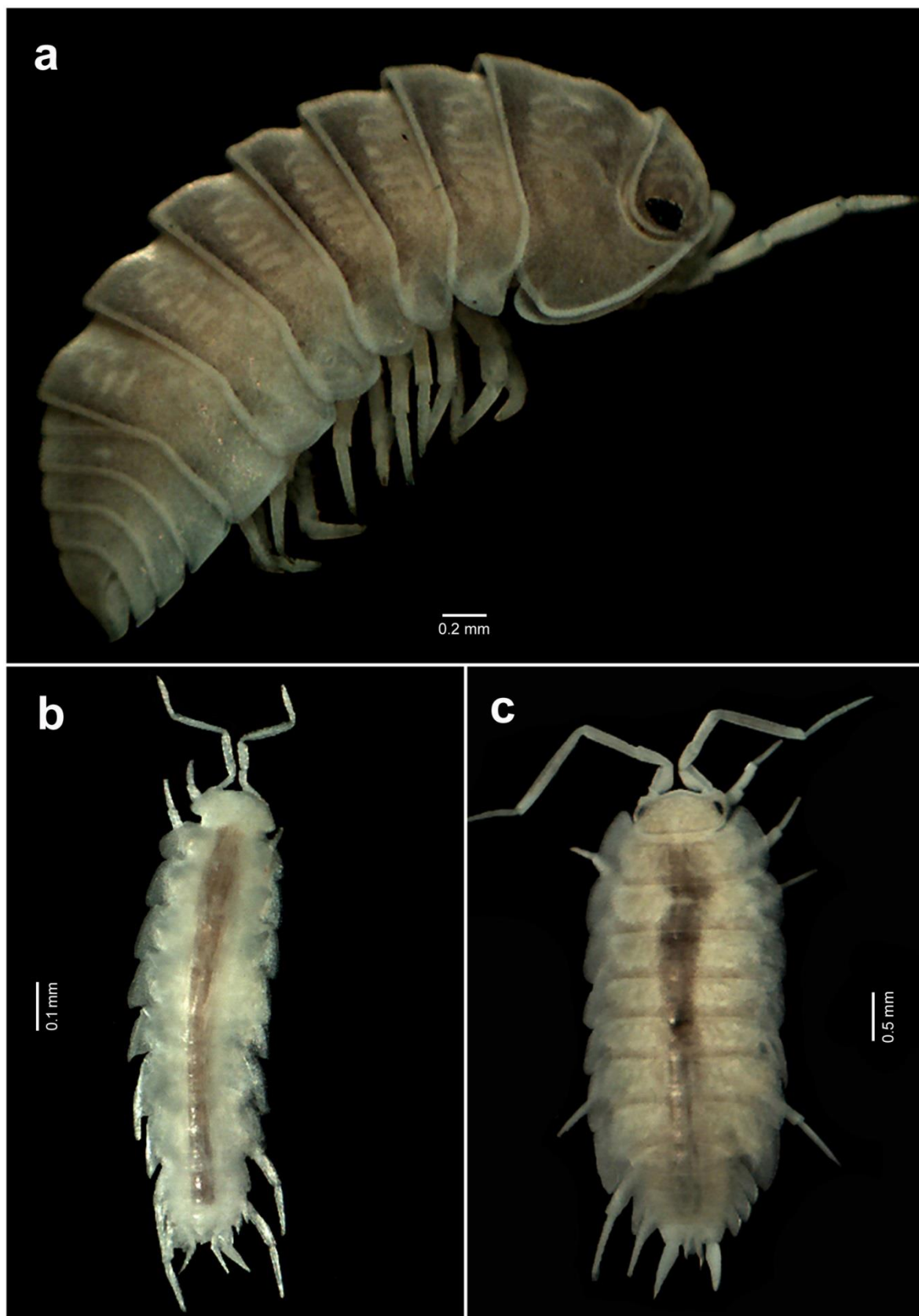
*Imagens das espécies troglomórficas ou possíveis novas espécies*



**FIGURA 1.** Exemplos troglomórficos coletados na Serra do Ramalho – BA. **a.** *Microsphaeroniscus* sp. 14; **b.** *Xangoniscus* sp. 47; **c.** *Xangoniscus aganju*; **d.** *Pectenoniscus* sp. 15; **e.** *Xangoniscus* sp. 53; **f.** Armadillidae gen. sp. 23.



**FIGURA 2.** Exemplos troglomórficos coletados em São Desidério **(a)** e na Chapada Diamantina – BA **(b, c, d)**. **a.** *Trichorhina* sp. 18; **b.** Scleropactidae gen. sp. 5; **c.** Philosciidae gen. sp. 6; **d.** Philosciidae gen. sp. 3.



**FIGURA 3.** Exemplos troglomórficos ou possíveis novas espécies coletados em São Domingos – GO. **a.** *Venezillo* sp. 34; **b.** *Styloniscidae* gen. sp. 35 (troglomórfico); **c.** *Dubioniscidae* gen. sp. 36 (troglomórfico).

## **VI. CONCLUSÕES**

## VI. CONCLUSÕES

- O clima seco e de altas temperaturas do entorno das cavernas atuou como filtro ecológico para os isópodes, restringindo não somente o número das espécies presentes fora, como também o de estratégias viáveis. Sendo assim, a habilidade de sobreviver, funcionalmente relacionada com evitação de predação e de dessecação, se mostrou uma estratégia relacionada mais com o ambiente epígeo. Esses desafios não estão presentes no meio hipógeo e, portanto, este último não é um filtro ecológico para isópodes.

- Definir cavernas como ambientes extremos ignora a grande diversidade de microhabitats que podem ser utilizados pelos organismos sob as condições de menor pressão de predação e risco de dessecação. A divergência encontrada nos traços funcionais dentro das cavernas está relacionada a esses fatores, e resulta de um ajuste fino nos nichos das espécies.

- Embora o uso de recursos por isópodes seja mais eficiente em meio hipógeo, há maior vulnerabilidade de processos da comunidade em caso de alterações na composição de espécies. Por tal motivo, nossos resultados podem ser considerados uma razão adicional para a conservação desses ambientes frágeis.

- Mesmo considerando-se que cada caverna é única, um padrão foi encontrado: praticamente todas elas possuem maior diversidade de espécies do que riqueza observada, o que resultou em baixa completude da comunidade. Ao contrário do que poderia parecer em um primeiro exame, essas condições não indicam perda ou extinção de espécies, porém são puramente reflexos dos padrões já conhecidos da biodiversidade subterrânea: há elevado endemismo e substituição de espécies por unidade de área.

- Analisando-se individualmente o quanto do banco de espécies ocorre em cada caverna, pudemos delimitar aquelas comunidades que, por conterem elevada proporção do banco de espécies presentes, merecem especial atenção para conservação. Essas cavernas podem atuar como mantenedoras das espécies do banco regional e, assim, serem fonte de indivíduos migrantes para outras cavernas da região as quais possam sofrer impactos e extinções locais.

- O reduzido número de espécies de isópodes por caverna gerou muitos pontos repetidos. Dessa forma não foi possível ajustar um modelo linear ou assintótico para concluirmos se as



comunidades subterrâneas estão influenciadas predominantemente por processos locais ou regionais. Essa questão ainda permanece em aberto.

- Pelo mesmo motivo, não houve diferença significativa entre os traços funcionais das espécies na diversidade negra e na riqueza observada. Portanto, ainda não sabemos se há relação entre as características ecológicas das espécies e sua exclusão de alguma caverna em que sua presença é esperada.

- Nossas amostragens mostraram um grande número de novos registros de isópodes e de possíveis novas espécies, muitas das quais ainda não avaliadas por especialista em função da enorme diversidade que tem sido e que ainda será encontrada a cada campanha de campo. Há, como agravante, um reduzido número de especialistas no grupo. Por tais motivos, nosso conhecimento da diversidade e da distribuição desses crustáceos em cavernas brasileiras ainda é fragmentário. Por outro lado, estes novos registros mostram a grande necessidade de estudos e recursos humanos no tema, com vistas à conservação desse ecossistema único.