

Universidade Federal de São Carlos
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais
Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva



Marcus Vinícius da Silva Agua Duarte

História natural, morfometria e atributos funcionais das aranhas cavernícolas
brasileiras das famílias Telemidae Fage, 1913 e Ochyroceratidae Fage, 1912
(Araneomorphae)

Orientadora: Dra. Maria Elina Bichuette

Co-orientador: Dr. Jonas Eduardo Gallão

São Carlos, 2026

Universidade Federal de São Carlos
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais
Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva



Marcus Vinícius da Silva Agua Duarte

História natural, morfometria e atributos funcionais das aranhas
cavernícolas das famílias Telemidae Fage, 1913 e Ochyroceratidae
Fage, 1912 (Araneomorphae)

Dissertação apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e
Recursos Naturais (PPG-ERN) como
parte dos requisitos para a obtenção do
título de Mestre em Ciências na área de
Ecologia e Recursos Naturais sob
orientação da Prof^a Dr^a Maria Elina
Bichuette e co-orientação do Prof. Dr.
Jonas Eduardo Gallão.

São Carlos, 2026

Duarte, Marcus Vinícius da Silva Agua

História natural, morfometria e atributos funcionais das
aranhas cavernícolas das famílias Telemidae Fage, 1913
e Ochyroceratidae Fage, 1912 (Araneomorphae) /
Marcus Vinícius da Silva Agua Duarte -- 2026.
195f.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de São
Carlos, campus São Carlos, São Carlos
Orientador (a): Maria Elina Bichuette
Banca Examinadora: Antonio Domingos Brescovit, Abel
Pérez González
Bibliografia

1. Ecologia de Paisagem (Cap.1). 2. Ecologia de
Populações (Cap.2). 3. Ecologia de Comunidades (Cap.3).
I. Duarte, Marcus Vinícius da Silva Agua. II. Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática
(SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Arildo Martins - CRB/8 7180

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva

Laboratório de Estudos Subterrâneos

Folha de aprovação

Assinatura dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Mestrado do candidato Marcus Vinícius da Silva Agua Duarte, realizada em 23/02/2026:

Profa. Dra. Maria Elina Bichuette – Presidente da Banca de Defesa

Universidade Federal de São Carlos

Dr. Antonio Domingos Brescovit

Instituto Butantan, Universidade de São Paulo

Dr. Abel Pérez González

Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a todas as pessoas que batalham diariamente para a conservação do meio ambiente e, principalmente, para proteção das cavernas.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha orientadora, Profa. Dra. Maria Elina Bichuette, por me acolher desde a graduação e continuar contribuindo para meu crescimento pessoal e profissional agora na pós-graduação. Muito obrigado por sempre me inspirar com sua paixão pela espeleobiologia e pela ciência, e por sempre transmitir sua sabedoria e principalmente sua força! Também sou muito grato por todo carinho, todo apoio, toda confiança e por todas oportunidades que a senhora me oferece, com a senhora aprendi e aprendo todo dia como construir o conhecimento científico de maneira ética e profissional;

Agradeço ao meu coorientador Prof. Dr. Jonas Eduardo Gallão por todo carinho e auxílio no projeto, através de aporte intelectual, curadoria da coleção zoológica, ajuda com o contato com outros profissionais da área, e, principalmente, pela inspiração no trabalho com o maravilhoso grupo dos aracnídeos de caverna;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais por todo suporte e estrutura que possibilitam a minha formação como pós-graduando;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de Mestrado, conforme Programa de Demanda Social – DS, anexo à Portaria nº 76, de 14 de abril de 2010, e da Portaria nº 133, de 10 de julho de 2023;

Ao TCCE ICMBio/Vale No. 02/2020 pelo financiamento à pesquisa via compensação espeleológica acordado pela Vale S.A. e ICMBio, com administração operacional via IABS, que permitiu a coleta dos materiais utilizados na pesquisa;

A todos os coletores e guias que participaram das coletas dos espécimes que possibilitaram a execução deste trabalho, também agradeço aos membros do Laboratório de Estudos Subterrâneos envolvidos por todo processamento e organização e curadoria dos materiais coletados e depositados na coleção zoológica do LES;

Agradeço ao Dr. Antônio Brescovit por me receber em sua coleção científica no Laboratório Especial de Coleções Zoológicas (LECZ), por toda paciência e

carinho durante a visita técnica, e pelo empréstimo dos espécimes utilizados nas análises e produção do Capítulo 3.

Agradeço ao ex-técnico do Laboratório de Estudos Subterrâneos, Rafael Augusto Sotana de Souza, por todo companheirismo no laboratório, todas conversas construtivas no âmbito profissional e da vida, e por todo auxílio no dia-a-dia ao longo do projeto;

Agradeço aos meus atuais colegas e amigos do Laboratório de Estudos Subterrâneos, Misael Neto, Rafael Jansen; em especial a Laura Ferreira e Amanda Micelli, por todo carinho e por todos momentos. Agradeço também aos que hoje não fazem mais parte da equipe, mas que mantenho como amigos para a vida: Mariáh Polido, Kaique Soares, Gustavo Petreca, Jéssica Gallo, Emilly Silva, Maria Fernanda Zancheta, e Bianca Zuccherelli;

Agradeço principalmente à minha mãe Isabel Cristina da Silva, pois sempre foi minha base, minha motivação e minha segurança; sem a senhora eu jamais estaria onde estou e jamais seria o ser humano decente que a senhora fez questão de educar e saber escolher o lado certo das coisas;

Gostaria também de agradecer ao meu pai Marco Antônio Agua Duarte, por toda companhia e ajuda nos últimos anos, e por todos momentos de felicidade, em especial nossa visita ao Museu de Zoologia da USP, foi incrível! Ao meu irmãozinho Marcio Andrei da Silva Pereira Barbosa, que hoje já é maior que eu e cresce cada vez mais, te amo meu eterno pequeno (e vê se para de crescer tanto kkkkkk), continue sendo essa pessoa carinhosa e atenciosa;

Um agradecimento especial a Letícia Rodrigues Mendes, que apareceu em minha vida do meio para o fim do mestrado, virou tudo de ponta cabeça como uma grande tempestade e depois trouxe uma calmaria que nunca senti antes. Me mostrou que eu posso e mereço ser amado e que a vida a dois é muito mais linda e colorida. Obrigado por todo apoio, companheirismo, por todos momentos, e, principalmente, por me fazer acreditar em mim mesmo nos dias mais difíceis. Você é o amor da minha vida e quero construir uma vida e uma família com você.

Gostaria de agradecer a todos os amigos que fiz ao longo dessa jornada, em especial ao Bruno Hofstatter, Pedro Galvão (eterno Russão), Julia Ghidelli (que

carinhosamente chamo de Jujubi), Suzana Fernandes, Giovane Ziotti, Victor Morbeck, Lorena Rey, João Silvestre, Luisa Silva, Gabriel Devecchi, Emanuel Vitor, André Luiz Santos, Edeilton Silva, Francisco Sassi, Yan Gonçalves, Bruno Graça, Ana Eliza Martins, Leonardo Bayer e Renato Souza.

"Life finds a way." – do filme Jurassic Park de 1993

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Mapa de distribuição potencial do gênero <i>Pinelema</i> na região Neotropical	56
Figura 2 - Mapa de distribuição potencial de <i>P. elinae</i> em regiões com ocorrência de cavernas e alta adequação de habitat na América do Sul	57
Figura 3 - Teste de <i>Jackknife</i> para verificação do impacto das variáveis ambientais sobre o modelo de distribuição atual de <i>Pinelema</i>	58
Figura 4 - Curvas de resposta de <i>Pinelema</i> à variável precipitação no trimestre quente (BIO-18)	59
Figura 5 - Curvas de resposta de <i>Pinelema</i> à variável temperatura no trimestre mais chuvoso (BIO-8)	59
Figura 6 - Curvas de resposta de <i>Pinelema</i> à variável amplitude média diurna de temperatura (BIO-2)	60
Figura 7 - Curvas de resposta de <i>Pinelema</i> à variável sazonalidade da precipitação (BIO-15)	60
Figura 8 - Curvas de resposta de <i>P. elinae</i> à variável precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO-16)	61
Figura 9 - Curvas de resposta de <i>P. elinae</i> à variável precipitação do trimestre mais frio (BIO-19)	62
Figura 10 - Curvas de resposta de <i>P. elinae</i> à variável altitude (ELEV)	62
Figura 11 – Mapas de distribuição potencial de <i>Pinelema</i> para a região Neotropical ao longo das eras geológicas. A – Último Máximo Glacial; B – Período Holoceno; C – Época atual	63
Figura 12 - Mapa de distribuição potencial de <i>P. elinae</i> em regiões com ocorrência de cavernas e alta adequação de habitat na América do Sul, ao longo das eras geológicas, sendo: A – Último Máximo Glacial; B – Período Holoceno; C – Época atual	64
Figura 13 - Curvas de resposta de <i>P. elinae</i> à variável precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO-16), para o período da última era glacial	65
Figura 14 - Curvas de resposta de <i>P. elinae</i> à variável precipitação do trimestre mais frio (BIO-19), para o período da última era glacial	65

- Figura 15** - Curvas de resposta de *P. elinae* à variável precipitação do trimestre chuvoso (BIO-16), para o período Holoceno_____ 66
- Figura 16** - Curvas de resposta de *P. elinae* à variável precipitação no trimestre mais frio (BIO-19), para o período Holoceno_____ 67
- Figura 17** - Gráfico de contingência mostrando as alterações no uso do solo da região da Serra do Ramalho, estado da Bahia, entre os anos de 2008 (à esquerda) e 2023 (à direita)_____ 68
- Figura 18** – Mapa de distribuição potencial de *P. elinae* em regiões com ocorrência de cavernas e alta adequação de habitat na América do Sul, sendo: A – Época atual; B – Futuro, entre 2061 a 2080, conforme cenário SSP5-8.5 (Desenvolvimento Movido a Combustíveis Fósseis)_____ 70
- Figura 19** – Mapa do Brasil com as regiões de mais de 50% de adequação de habitat para ocorrência de populações do gênero *Pinelema*, conjuntamente com as áreas de uso antrópico do solo e áreas de proteção ambiental registradas pela IUCN_____ 71
- Figura 20** – Mapa de distribuição das populações de *P. elinae* selecionadas para este estudo na área cárstica da Serra do Ramalho no estado da Bahia____ 106
- Figura 21** – Fotografias de um macho adulto de *Pinelema elinae*, ilustrando os marcos anatômicos e as medidas adotadas nas análises de morfometria linear e geométrica. A – Vista dorsal; B – Vista ventral; C – Pedipalpo direito em vista prolateral. CC corresponde ao comprimento da carapaça (*landmarks* 1–11); LC à largura máxima da carapaça (região entre as pernas II e III, próxima aos *landmarks* 6 e 16); CE ao comprimento do esterno (*landmarks* 1–7); LE à largura máxima do esterno (região central de inserção da perna II, entre os *landmarks* 4–5 e 9–10); CP ao comprimento do pedipalpo; P1 ao comprimento da primeira perna. Pontos vermelhos indicam os *landmarks*; linhas tracejadas pretas representam as medidas lineares; o contorno pontilhado em laranja representa os *semilandmarks* utilizados na morfometria geométrica de contorno_____ 110
- Figura 22** – Fotografias de indivíduos adultos de *P. elinae* em ambiente natural. A – Lapa do Boqueirão; B – Gruna Água Clara; C – Lapa do Boqueirão com aumento e enfoque na *P. elinae*; D – Gruna Água Clara com aumento e enfoque em *P. elinae*. Setas vermelhas nas fotos sem aumento indicam onde estão os indivíduos de *P. elinae*._____ 116

Figura 23 – Fotografias de espécimes de *P. elinae* em diferentes estádios de desenvolvimento e sexos. A – Juvenil, vista dorsal; B – Juvenil, vista ventral; C – Fêmea, vista dorsal; D – Fêmea, vista ventral; E – Macho, vista dorsal; F – Macho, vista ventral_____ 118

Figura 24 – Gráfico de PCoA mostrando a variação das medidas lineares de *P. elinae* entre cavidades. Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo)_____ 120

Figura 25 – Análise discriminante (LDA) entre machos e fêmeas de *P. elinae* a partir dos dados lineares. Machos em cinza-escuro e fêmeas em cinza-claro_____
_____ 121

Figura 26 – Regressão linear entre o tamanho dos apêndices (pernas I a IV e pedipalpo, escala logarítmica) e o comprimento da carapaça (escala logarítmica) em machos e fêmeas de *P. elinae*_____ 123

Figura 27 – Análise discriminante (LDA) entre populações de *P. elinae* a partir dos dados lineares. Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo)_____ 124

Figura 28 – Gráfico de Componentes Principais (PCA) a partir dos componentes assimétricos do esterno de indivíduos de *P. elinae*. O contorno cinza representa a forma média do esterno, enquanto o contorno preto mostra as alterações referentes aos extremos de cada eixo dos componentes de variação____ 126

Figura 29 – Contribuição de cada autovalor, obtido pela PCA, para a variação na forma da carapaça_____ 127

Figura 30 – Gráfico de PCA a partir dos componentes simétricos da carapaça, mostrando as modificações na forma entre as seguintes cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno cinza representa a forma média da carapaça, enquanto o contorno preto mostra as alterações referentes aos extremos de cada eixo de variação_____ 128

Figura 31 – Contribuição de cada autovalor, obtido pela PCA, para a variação na forma do esterno_____ 129

Figura 32 – Gráfico de PCA a partir dos componentes simétricos do esterno, mostrando as modificações na forma entre as seguintes cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno cinza representa a forma média do esterno, enquanto o contorno preto mostra as alterações referentes aos extremos de cada eixo de variação_____ 130

Figura 33 – Gráfico de Análise Discriminante da carapaça entre os sexos de *P. elinae*, com machos em azul escuro e fêmeas em vermelho. O contorno preto representa as alterações nos extremos de cada eixo de variação, enquanto o contorno cinza representa a forma do extremo oposto_____ 131

Figura 34 – Gráfico de Análise Discriminante do esterno entre os sexos de *P. elinae*, com machos em azul escuro e fêmeas em vermelho. O contorno preto representa as alterações referentes aos extremos de cada eixo dos componentes de variação, enquanto o contorno cinza representa a forma do extremo oposto do eixo_____ 132

Figura 35 – Gráfico de Variação Canônica (CVA) com as diferenças na carapaça entre as populações de *P. elinae* das cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno cinza representa a forma média da carapaça, enquanto o contorno preto representa a duplicação das alterações dos extremos de cada eixo de variação canônica_____ 133

Figura 36 – Gráfico de Variação Canônica (CVA) com as diferenças no esterno entre as populações de *P. elinae* das cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno cinza representa a forma média do esterno, enquanto o contorno preto representa a duplicação das alterações dos extremos de cada eixo de variação canônica_____ 135

Figura 37 – Contribuição de cada autovalor, obtido pela PCA, para a variação na forma do pedipalpo_____ 137

Figura 38 – Gráfico de Componentes Principais (PCA) a partir do contorno do pedipalpo, mostrando as modificações na forma entre as seguintes cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno

preto representa a forma média do pedipalpo, enquanto as setas indicam a direção da variação em cada extremo dos eixos principais_____ 138

Figura 39 – Gráfico de Componentes Principais (PCA) a partir do contorno das estruturas do bulbo do pedipalpo, mostrando as modificações na forma entre as seguintes cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo)_____ 139

Figura 40 – Árvore de consenso para a relação entre as populações de *P. elinae* da Serra do Ramalho, obtida a partir das diferenças entre as populações derivadas das análises de morfometria linear, morfometria geométrica baseada em marcos anatômicos (carapaça e esterno) e morfometria geométrica baseada em contorno (pedipalpo). Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo)_____ 141

Figura 41 – Mapa de distribuição das OTUs utilizadas na análise dos traços funcionais. Em verde estão as morfoespécies troglóbias, em amarelo as morfoespécies troglófilas e em azul as morfoespécies epígeas. O retângulo vermelho representa o recorte da Figura 42, com as espécies do centro do estado de Minas Gerais_____ 166

Figura 42 – Mapa de distribuição das OTUs da região central do estado de Minas Gerais utilizadas na análise dos traços funcionais. Em verde estão as morfoespécies troglóbias, em amarelo as morfoespécies troglófilas e em azul as morfoespécies epígeas_____ 167

Figura 43 – Traços funcionais contínuos selecionados para as análises. A – Ilustração de um macho de *Ochyrocera brumadinho* em vista dorsal; B – Ilustração de uma fêmea de *Ochyrocera brumadinho* em vista ventral. CC representa o comprimento da carapaça; LC representa a largura da carapaça; P1 representa o comprimento da perna 1 (medida foi aferida da coxa até o tarso para todas as pernas); ALE representa o diâmetro do olhos lateral-anteriores; AME representa o diâmetro dos olhos médio-anteriores; PLE representa o diâmetro dos olhos lateral-posteriores; CE representa o comprimento do esterno; LE representa a largura do esterno; Fang representa o comprimento do agulhão inoculador de veneno. Escala de 0,5 mm_____ 168

Figura 44 – Comparação dos traços funcionais categóricos utilizados nas análises. A – Ilustração de *Ochyrocera brumadinho* em vista dorsal, de forma a representar OTUs com pigmentação e presença de olhos (círculo amarelo); B – Ilustração de *Ochyrocera dorinha* em vista dorsal, de forma a representar OTUs despigmentados e com ausência de olhos (círculo vermelho). Escala de 0,5 mm

169

Figura 45 – Análise de Coordenadas Principais (PCoA) baseada na matriz de dissimilaridade funcional calculada pela distância de Gower, considerando os traços funcionais das OTUs. As OTUs estão organizadas conforme sua classificação dentro da proposta de Schiner-Racovitza (1904): organismos epígeos (EP-Azul), organismos troglóbios (TB-Verde) e organismos troglófilos (TF-Amarelo)

174

Figura 46 – Dendrograma funcional obtido com método de UPGMA, a partir dos traços funcionais mensurados para cada uma das OTUs analisadas. Em verde (triângulo) estão as OTUs troglóbias, em amarelo (quadrado) as troglófilas e em azul (círculo) as epígeas

175

Figura 47 – A – Boxplot dos valores de FD observados (ponto vermelho) e valores de FD obtidos em um modelo de distribuição nula com 999 permutações. B - Valores de SES (Standardized Effect Size of Functional Diversity)

176

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Alterações no uso do solo para a região da Serra do Ramalho, estado da Bahia_____	68
Tabela 2 - Alterações no uso do solo nos arredores da Lapa do Boqueirão, município de Carinhanha, estado da Bahia_____	69
Tabela 3 – Caracteres morfométricos de <i>Pinelema elinae</i> entre juvenis (sub-adultos ou um instar antes) e adultos (machos e fêmeas juntos)_____	117
Tabela 4 – Médias, desvios-padrão, valores mínimos e máximos para medidas lineares de adultos de <i>P. alinae</i> conforme o sexo_____	119
Tabela 5 – Médias, desvios-padrão, valores mínimos e máximos para medidas lineares de adultos de <i>P. alinae</i> conforme a população/cavidade_____	119
Tabela 6 – Teste pareado entre populações de <i>Pinelema elinae</i> , com valores de p da correlação de Bonferroni (parte superior) e valores de F (parte inferior)	125
Tabela 7 – Teste pareado entre as populações de <i>Pinelema elinae</i> , para a forma da carapaça, com valores de p (parte superior) e distâncias de Mahalanobis (parte inferior)_____	134
Tabela 8 – Teste pareado entre as populações de <i>Pinelema elinae</i> , para a forma do esterno, com valores de p (parte superior) e distâncias de Mahalanobis (parte inferior)_____	136
Tabela 9 – Teste pareado entre as populações de <i>Pinelema elinae</i> , com valores de p do teste de Adonis (parte superior) e valores de F (parte inferior)____	140
Tabela 10 – OTUs analisadas e mensuradas_____	165
Tabela 11 – Valores médios e desvios padrões dos traços funcionais mensurados para cada OTU_____	172

LISTA DE ABREVIações

ITCZ – Zona de Convergência Intertropical

STDFs – Florestas Tropicais Sazonalmente Secas

OTUs – Unidades Taxonômicas Operacionais

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	23
OBJETIVOS DA DISSERTAÇÃO	30
ÁREA DE ESTUDO	30
Referências	34
CAPÍTULO 1	40
1.1 Introdução	43
1.2 Objetivos	47
1.3 Material e métodos	48
1.3.1 Distribuição geográfica potencial	48
DADOS DE LOCALIDADE	48
DADOS CLIMÁTICOS	48
CORREÇÃO DE VIÉS ESPACIAL	50
SELEÇÃO DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS	51
MODELAGEM	51
CONFECÇÃO DOS MAPAS	53
ANÁLISES DE USO DO SOLO NA REGIÃO	54
1.4 Resultados	54
Modelo de distribuição e contribuição das variáveis abióticas sobre a distribuição atual do gênero	54
Reconstrução histórica	62
Uso antrópico do solo e áreas protegidas	67
1.5 Discussão	71
SOBRE A DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE <i>PINELEMA</i> NO NEOTRÓPICO	71
O QUE O PASSADO NOS MOSTRA?	74
URGÊNCIA NOS ATOS DE CONSERVAÇÃO	77
1.6 Conclusões	81
Referências	83
CAPÍTULO 2	99
2.1 Introdução	102
2.2 Objetivos	105
2.3 Material e métodos	106
2.3.1 Área de estudo	106
2.3.2 Amostragem	107
2.3.3 História Natural	108
2.3.4 Medidas Lineares (morfometria clássica)	109
2.3.5 Morfometria Geométrica	111
MARCOS ANATÔMICOS	111
CONTORNOS (SEMILANDMARKS)	111
OBTENÇÃO DE IMAGENS	112
2.3.6 Análise dos Dados	113
MORFOMETRIA LINEAR	113
MORFOMETRIA GEOMÉTRICA BASEADA EM MARCOS ANATÔMICOS	113
MORFOMETRIA GEOMÉTRICA BASEADA EM	

	CONTORNO	114
2.4	Resultados	115
2.4.1	História Natural de <i>Pinelema elinae</i>	115
2.4.2	Morfometria Linear	118
	<i>Medidas lineares obtidas</i>	118
	<i>Dimorfismo sexual de Pinelema elinae em relação ao tamanho</i>	121
	<i>Diferenças populacionais de Pinelema elinae em relação ao tamanho</i>	123
2.4.3	Análises de Morfometria Geométrica baseada em Marcos Anatômicos	125
	<i>Dimorfismo sexual de Pinelema elinae em relação à forma corporal</i>	130
	<i>Diferenças populacionais de Pinelema elinae em relação à forma corporal</i>	132
2.4.4	Análises de Morfometria Geométrica baseada em contorno (Semilandmark)	136
	<i>Diferenças populacionais de Pinelema elinae em relação ao contorno do pedipalpo</i>	138
2.4.5	Árvore de relação entre as populações	140
2.5	Discussão	141
	SOBRE A HISTÓRIA NATURAL DE PINELEMA ELINAE	141
	SOBRE AS POPULAÇÕES DE PINELEMA ELINAE DA SERRA DO RAMALHO	143
2.6	Conclusões	146
	Referências	148
	CAPÍTULO 3	156
3.1	Introdução	159
3.2	Objetivos	162
3.3	Material e Métodos	163
3.3.1	Área de estudo	163
3.3.2	Material	164
3.3.3	Amostragem	164
3.3.4	Obtenção dos traços funcionais	167
3.3.5	Análise dos dados	169
3.4	Resultados	170
3.5	Discussão	176
3.6	Conclusões	180
	Referências	182
	DISCUSSÃO GERAL	189
	CONCLUSÃO GERAL	191
	Referências	193

RESUMO

Os ecossistemas subterrâneos constituem ambientes altamente seletivos, atuando como filtros ambientais rigorosos em razão da limitação energética, da baixa disponibilidade de recursos alimentares e da reduzida capacidade de suporte. Apesar dessas restrições, esses ambientes abrigam uma biodiversidade singular, caracterizada por elevados níveis de endemismo e por organismos altamente especializados, portadores de atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais associados à vida em condições de escuridão permanente e estabilidade microclimática. Entre os artrópodes subterrâneos, as aranhas destacam-se como um dos grupos mais ricos e abundantes, com especial representatividade das famílias Telemidae e Ochyroceratidae em cavernas do mundo. Contudo, a maioria dos estudos envolvendo esses grupos apresenta enfoque predominantemente taxonômico e descritivo, havendo escassez de abordagens voltadas à ecologia, à estrutura populacional e à funcionalidade, aspectos essenciais para a compreensão de processos evolutivos e para o planejamento de ações de conservação.

Essa dissertação teve como objetivo investigar a distribuição geográfica, a variação morfológica e os atributos funcionais de aranhas cavernícolas neotropicais das famílias Telemidae e Ochyroceratidae, com ênfase no gênero *Pinelema* e na espécie troglóbia *Pinelema elinae*. Para isso, foram integradas abordagens de história natural, modelagem de distribuição potencial baseada em máxima entropia, análises morfométricas lineares e geométricas, bem como avaliações comparativas da diversidade de traços funcionais entre espécies troglóbias, troglófilas e epígeas.

Os resultados da modelagem de distribuição potencial indicaram que a ocorrência do gênero *Pinelema*, e em especial *P. elinae*, é fortemente influenciada por variáveis climáticas associadas à estabilidade térmica e hídrica, destacando-se a sazonalidade da temperatura e variáveis relacionadas à precipitação. As projeções paleoclimáticas sugeriram uma distribuição potencial fragmentada durante o Último Máximo Glacial e no Holoceno, reforçando hipóteses de isolamento histórico e elevada vulnerabilidade das populações subterrâneas. As análises espaciais evidenciaram ainda que grande parte das

áreas com alta adequação ambiental encontra-se sob intensa pressão antrópica, frequentemente fora de unidades formais de conservação.

As análises morfométricas das populações de *Pinelema elinae* da Serra do Ramalho revelaram dimorfismo sexual significativo e diferenças morfológicas entre populações, sugerindo processos de diferenciação associados ao isolamento entre as cavernas.

As análises de diversidade de traços funcionais revelaram padrões contrastantes entre as categorias ecológico-evolutivas analisadas. As morfoespécies troglóbias apresentaram os maiores valores de diversidade funcional, bem como uma tendência consistente à sobredispersão funcional em relação aos modelos nulos, indicando elevada heterogeneidade de traços e forte diferenciação no espaço funcional multivariado. Esse padrão sugere a atuação de processos de particionamento de nichos, possivelmente associados à especialização em micro-habitats e à exploração diferencial de recursos no ambiente subterrâneo. As morfoespécies troglófilas exibiram valores intermediários de diversidade funcional, sem desvios significativos em relação à expectativa aleatória, enquanto as morfoespécies epígeas apresentaram menor diversidade funcional e agrupamento de traços, refletindo a predominância do filtro ambiental imposto pelas condições da superfície.

De forma integrada, os resultados evidenciam que a distribuição, a morfologia e os atributos funcionais das aranhas estudadas são moldados por uma combinação de fatores ambientais, históricos e evolutivos, reforçando o papel do isolamento subterrâneo como motor de diferenciação biológica e ressaltando a importância da conservação dos ecossistemas cavernícolas.

Palavras-chave: Ecologia; Distribuição Potencial; Morfometria Linear; Morfometria Geométrica; Diversidade Funcional.

ABSTRACT

Subterranean ecosystems constitute highly selective environments, acting as strong environmental filters due to energetic limitation, low food availability, and reduced carrying capacity. Despite these constraints, such environments harbor a singular biodiversity, characterized by high levels of endemism and by highly specialized organisms exhibiting morphological, physiological, and behavioral traits associated with life under permanent darkness and microclimatic stability. Among subterranean arthropods, spiders stand out as one of the richest and most abundant groups, with particular representation of the families Telemidae and Ochyroceratidae in caves of the world. However, most studies on these groups have been predominantly taxonomic and descriptive, with a notable lack of research addressing ecological aspects, population structure, and functional attributes, which are essential for understanding evolutionary processes and for guiding conservation strategies.

This dissertation aimed to investigate the geographic distribution, morphological variation, and functional attributes of Neotropical cave-dwelling spiders of the families Telemidae and Ochyroceratidae, with emphasis on the genus *Pinelema* and the troglobitic species *Pinelema elinae*. To achieve this, an integrative approach was employed, combining natural history data, potential distribution modeling based on maximum entropy, linear and geometric morphometric analyses, and comparative assessments of functional trait diversity among troglobitic, troglophilic, and epigean species.

The results of the potential distribution modeling indicated that the occurrence of the genus *Pinelema*, and particularly *P. elinae*, is strongly influenced by climatic variables associated with thermal and hydric stability, especially temperature seasonality and precipitation-related variables. Paleoclimatic projections suggested a fragmented potential distribution during the Last Glacial Maximum and the Holocene, supporting hypotheses of historical isolation and high vulnerability of subterranean populations. Spatial analyses further revealed that a large proportion of areas with high environmental suitability is currently under intense anthropogenic pressure, often lying outside formally protected areas.

Morphometric analyses of *Pinelema elinae* populations from the Serra do Ramalho revealed significant sexual dimorphism and marked morphological differences among populations, suggesting differentiation processes associated with isolation among caves. Functional trait diversity analyses revealed contrasting patterns among the ecological–evolutionary categories examined. Troglotic morphospecies exhibited the highest functional diversity values and a consistent tendency toward functional overdispersion relative to null models, indicating high trait heterogeneity and strong differentiation within the multivariate functional space. This pattern suggests the influence of niche partitioning processes, potentially associated with specialization in microhabitats and differential resource use in subterranean environments. Troglitic morphospecies showed intermediate functional diversity values without significant deviations from random expectations, whereas epigean morphospecies displayed lower functional diversity and trait clustering, reflecting the predominance of environmental filtering imposed by surface conditions.

Overall, the results demonstrate that the distribution, morphology, and functional attributes of the studied spiders are shaped by a combination of environmental, historical, and evolutionary factors, reinforcing the role of subterranean isolation as a driver of biological differentiation and highlighting the importance of conserving Neotropical cave ecosystems.

Keywords: Ecology; Potential Distribution; Linear Morphometry; Geometric Morphometry; Functional Diversity.

INTRODUÇÃO GERAL

Os ecossistemas subterrâneos (meio hipógeo) compreendem um conjunto de espaços interconectados e heterogêneos no subsolo. Esses espaços variam em dimensão, desde microfissuras até grandes salões com dezenas de metros. Aqueles que permitem o acesso antrópico a esse meio são denominados “cavernas” (Howarth, 1983; Juberthie, 2000; Trajano & Bichuette, 2006). Os ambientes subterrâneos podem ser formados pela dissolução de rochas solúveis ou pela sedimentação de depósitos clásticos relativamente profundos (Juberthie, 2000), sendo preenchidos por água, formando aquíferos, lençóis freáticos e drenagens de nível de base ou por ar, originando cavernas, meio subterrâneo superficial e epicarste (zona superficial altamente fissurada e hidrologicamente ativa das rochas carbonáticas, que conecta o solo à rede cárstica profunda) (Juberthie, 2000; Culver & Pipan, 2019).

Os habitats cavernícolas podem ser tradicionalmente divididos em três zonas, conforme suas características físicas: (1) **zona de entrada**, região de transição entre o ambiente hipógeo e a superfície (epígeo), formando um ecótono (justaposição de diferentes ecossistemas); (2) **zona de penumbra**, onde ainda há incidência de luz, embora progressivamente atenuada; e (3) **zona profunda ou afótica**, caracterizada pela ausência permanente de luz, estabilidade dos fatores físicos e taxa de evaporação geralmente insignificante (Barr, 1968; Poulson & White, 1969; Howarth, 1983).

Em decorrência da ausência total e permanente de luz e, conseqüentemente, de organismos fotoautotróficos, o meio hipógeo tende a apresentar restrição energética e dependência da importação de recursos alimentares oriundos do meio superficial/epígeo, seja por fatores físicos ou biológicos (Trajano & Bichuette, 2006; Culver & Pipan, 2019). Assim, espera-se que os ecossistemas cavernícolas sejam oligotróficos, com baixa capacidade de suporte (Langecker, 2000; Romero, 2009; Moldovan, 2018; Culver & Pipan, 2019), com exceções, como algumas cavernas localizadas em regiões tropicais, onde o aporte de alimento pode ser abundante (Trajano & Bichuette, 2006).

A escassez alimentar, combinada a outras características ambientais, como elevada umidade relativa do ar e temperatura com pouca variação

circadiana e circanual (Poulson & White, 1969; Culver, 1982; Howarth, 1983; Barr & Holsinger, 1985), faz com que as cavernas atuem como filtros ambientais, nos quais nem todas as espécies conseguem efetivamente colonizá-las (Cardoso, 2012). Essa colonização e o subsequente estabelecimento populacional são possíveis apenas por táxons que apresentam “pré-adaptações”, ou exaptações, favoráveis à sobrevivência nesse ambiente subterrâneo, como a orientação não predominantemente visual e o hábito alimentar generalista (Arnold, 1994; Trajano & Bichuette, 2006).

Apesar disso, sabe-se que esses habitats abrigam uma diversidade biológica notável e peculiar, caracterizada por originalidade faunística, alta taxa de endemismo e isolamento filogenético, decorrentes de eventos evolutivos únicos (Gibert & Deharveng, 2002; Trajano & Bichuette, 2006; Gallão & Bichuette, 2015; Trajano *et al.*, 2016; Culver & Pipan, 2019). A biodiversidade subterrânea costuma ser classicamente categorizada segundo a classificação ecológico-evolutiva de Schiner-Racovitza (1907), que propõe três categorias principais para a fauna subterrânea. Tal classificação tem sido, ao longo dos anos, alvo de críticas e reformulações. Atualmente, uma das redefinições mais aceitas é a de Trajano (2012), que preserva os conceitos fundamentais e incorpora o modelo de população fonte-sumidouro, sistema no qual habitats de alta qualidade sustentam populações viáveis e exportam indivíduos para habitats de baixa qualidade, que não conseguem manter populações estáveis sem essa imigração. Assim, a fauna subterrânea é classificada da seguinte forma:

- **Trogloxenos:** organismos com populações-fonte localizadas na superfície (epígeo), cujos indivíduos utilizam recursos do ambiente subterrâneo. Dentro desta categoria, os *trogloxenos obrigatórios* são aqueles cujos indivíduos dependem simultaneamente de recursos epígeos e hipógeos para completar seu ciclo de vida, mantendo, portanto, um fluxo constante entre esses ambientes. Exemplos representativos incluem morcegos e os opiliões *Serracutisoma spelaeum* Mello-Leitão, 1932;
- **Troglófilos:** organismos com populações-fonte tanto na superfície (epígeo) quanto no ambiente subterrâneo (hipógeo), sendo que alguns indivíduos se deslocam regularmente entre esses ambientes. Esse

movimento garante fluxo gênico entre populações e, conseqüentemente, a introgressão de genes selecionados pelo regime epígeo em populações subterrâneas (e vice-versa). Como exemplos dessa categoria, destacam-se diplópodes do gênero *Pseudonannolene* Silvestri, 1895, além de diversos aracnídeos e insetos;

- **Troglóbios:** organismos com populações-fonte exclusivamente subterrâneas, geralmente apresentando especializações morfológicas, fisiológicas ou comportamentais decorrentes do isolamento em um ambiente de escuridão permanente, características denominadas *trogloformas* (Christiansen, 1962; Trajano, 1993; Wilkens, 2010). Entre os representantes dessa categoria estão poríferos (e.g., *Rackia cavernicola* Volkmer-Ribeiro, Bichuette & Machado, 2010), gastrópodes (e.g., *Potamolithus troglobius* Simone & Moracchioli, 1999), crustáceos (e.g., *Megagidiella azul* Koenemann & Holsinger, 1999; *Aegla cavernicola* Turkey, 1972), aracnídeos (e.g., *Tmesiphantes hypogaeus* Bertani, Bichuette & Pedroso, 2013), insetos (e.g., *Coarazuphium cessaima* Gnaspini, Vanin & Godoy, 1998) e peixes (e.g., *Pimelodella kronei* (Ribeiro, 1907)).

Vale destacar que alguns troglóbios podem ocasionalmente ser encontrados em áreas superficiais (epígeas), configurando populações-sumidouro. Esses indivíduos são, em geral, carregados por fatores físicos ou em busca de recursos alimentares, mas não conseguem estabelecer populações viáveis no ambiente epígeo, estando, portanto, fadados ao desaparecimento (Trajano, 2012).

Um dos processos evolutivos mais amplamente documentados em ecossistemas subterrâneos é a radiação adaptativa, caracterizada pela divergência evolutiva de membros de uma linhagem em uma ampla variedade de formas adaptativas (Futuyma, 1998; Losos, 2010; Losos & Mahler, 2010). Esse fenômeno, comumente observado em habitats isolados, leva populações a apresentarem divergências em características de história natural, idade e grau de diversificação em traços morfológicos (Losos & Miles, 2002), em resposta a mudanças na disponibilidade de recursos, como o surgimento de novos nichos ou a escassez de recursos anteriormente abundantes. Tal diversificação

promove a maximização da adaptação para exploração de nichos específicos (Schluter, 2000; Losos, 2010; Losos & Mahler, 2010), fazendo com que comunidades subterrâneas, mesmo derivadas de espécies epígeas, apresentem diferenças notáveis em comparação com as comunidades de superfície (Trajano & Cobolli, 2012). Essas comunidades são compostas por espécies altamente especializadas, dotadas de características fenotípicas (atributos funcionais) que possibilitam seu estabelecimento e desenvolvimento em um ambiente hostil (Culver & Pipan, 2019).

As cavernas carbonáticas são os tipos mais conhecidos de cavidades subterrâneas, tanto pela vasta ocorrência dessas formações ao redor do mundo quanto pela elevada diversidade de grupos zoológicos que nelas habitam (White & Culver, 2012). Estima-se que aproximadamente 200 mil km² do território brasileiro sejam compostos por áreas cársticas, formadas principalmente por sistemas cavernosos complexos, muitos ainda inexplorados (Gilbert *et al.*, 1994; Auler *et al.*, 2001). Além disso, o território brasileiro abriga diversas áreas com potencial espeleológico em diferentes litologias, como rochas de quartzito, granito, arenito e até mesmo em minério de ferro (Auler *et al.*, 2001; Ruchkys *et al.*, 2015).

Embora existam diversos estudos sobre cavernas brasileiras, a maioria concentra-se em aspectos geológicos, sendo em menor número aqueles voltados à biologia subterrânea (Cruz *et al.*, 2005; Willems *et al.*, 2008). No entanto, o acelerado crescimento das atividades mineradoras, aliado a alterações na legislação e às lacunas existentes no conhecimento da biodiversidade hipógea, contribuiu, nas últimas décadas, para o aumento do interesse por estudos em bioespeleologia no Brasil (e.g., Souza, 2012; Souza-Silva *et al.*, 2012; Dimitrov *et al.*, 2013; Cordeiro *et al.*, 2014; Ferreira *et al.*, 2015; Souza-Silva & Ferreira, 2015, 2016; Fernandes *et al.*, 2016; Cizauskas, 2017; Zepon & Bichuette, 2017; Gallão & Bichuette, 2015, 2018; Gallo & Bichuette, 2019). Como resultado, foram descritas, até o momento, mais de 200 espécies troglomórficas/troglóbias no país (Gallão & Bichuette, 2018; M. E. Bichuette, com. pess.), além de um considerável aumento no acervo de organismos cavernícolas depositados em coleções zoológicas.

Entre os grupos mais comumente encontrados em cavernas, os aracnídeos destacam-se por sua frequência, riqueza e abundância, figurando entre os principais representantes em inventários de fauna subterrânea (Trajano & Bichuette, 2010; Trajano *et al.*, 2016). Tal destaque provavelmente se deve ao fato de os aracnídeos representarem o segundo maior grupo de animais do mundo (Foelix, 2011) e, sobretudo, a certas características marcantes do grupo: são predadores generalistas, capazes de capturar uma grande variedade de presas, dependem pouco da visão para locomoção e alimentação, e geralmente apresentam hábitos criptobióticos (Harvey, 2003; Trajano & Bichuette, 2010; Pekár *et al.*, 2012). Além disso, muitos grupos de aracnídeos demonstram notável resistência à escassez de recursos (Nakamura, 1987; Riechert & Harp, 1987). Esse conjunto de características favorece sua ocorrência em ecossistemas hipógeos, sendo um dos grupos com maior frequência e número de especializações à vida subterrânea (troglomorfismos) (Mammola & Isaia, 2017).

As aranhas formam a sétima ordem mais biodiversa do mundo (Cardoso, 2012), com mais de 53.700 espécies e 4.500 gêneros descritos, distribuídos em 139 famílias (World Spider Catalog, 2026). São consideradas um dos grupos mais bem-sucedidos do ponto de vista evolutivo e ecológico, sendo encontradas em praticamente todos os habitats terrestres (Turnbull, 1973; Garrison *et al.*, 2016; Mammola & Isaia, 2017). Nos ambientes hipógeos, esse padrão se repete: as aranhas cavernícolas constituem o grupo mais rico e abundante de artrópodes subterrâneos (Reddell, 2012), com distribuição em quase todos os continentes, exceto na Antártida (Mammola & Isaia, 2017).

A primeira aranha troglóbia descrita foi *Stalita taenaria* Schiødte, 1847 (família Dysderidae), caracterizada por traços troglomórficos marcantes e coletada na caverna de Postojna, na Eslovênia. Já para o Brasil, o primeiro espécime troglóbio registrado pertence à família Hahniidae, coletada em 1968 na Gruta da Tapagem (Caverna do Diabo) por Pierre Strinati e depositada no Museu de História Natural de Genebra da Suíça (Brignoli, 1972; Zampaulo & Prous, 2022), sem descrição formal até o momento. A partir dessas descobertas, houve um aumento gradual no número de especialistas interessados no estudo das aranhas troglomórficas, com o objetivo de compreender os processos de

colonização e isolamento desses táxons. Como resultado, atualmente são conhecidas mais de 1.000 espécies de aranhas especializadas ao meio subterrâneo, distribuídas em pelo menos 48 famílias (Mammola & Isaia, 2017).

Existe um potencial considerável para a descoberta e descrição de novos táxons, especialmente em regiões remotas e pouco exploradas, como as áreas tropicais (Mammola & Isaia, 2017). No contexto neotropical, Trajano & Bichuette (2010) destacaram que, das 55 famílias de aranhas registradas na época para a região, 33 ocorriam em cavernas brasileiras. Atualmente, é conhecido para o Brasil, cerca de 280 espécies e 42 famílias com representantes registrados no meio subterrâneo, destas 10 famílias com espécies troglóbias (Cizauskas, 2017; Gallão & Bichuette, 2018; Zampaulo & Prous, 2022), evidenciando tanto a alta biodiversidade aracnídea do país quanto o grande potencial do patrimônio espeleológico nacional para novas descobertas taxonômicas e para a ampliação do conhecimento sobre a fauna cavernícola neotropical.

As famílias Telemidae Fage, 1913, e Ochyroceratidae Fage, 1912 pertencem ao grupo das aranhas araneomorfas — caracterizadas por quelíceras em disposição *labidognatha* (orientadas lateralmente, com movimento em pinça transversal) — e ao clado *Synspermiata*, que se distingue pela ausência placa epiginal externa (estrutura esclerotizada na genitália feminina). Essas duas famílias, juntamente com Leptonetidae Simon, 1890, compunham o clado Leptonedoidea Simon, 1890 (Ramírez, 2000; Dunlop & Penney, 2011), posteriormente reestruturado com a separação filogenética da Leptonetidae em relação às demais (Wheeler *et al.*, 2017).

Trata-se de aranhas de pequeno porte, geralmente com seis olhos, baixa capacidade de dispersão e, por consequência, elevado grau de endemismo. São frequentemente associadas a ambientes hipógeos, com diversas espécies estritamente subterrâneas (troglóbias), frequentemente exibindo traços troglomórficos, como redução ou ausência de olhos, perda de pigmentação e alongamento dos apêndices (Pérez-González *et al.*, 2016; Zhao *et al.*, 2020).

A família Ochyroceratidae Fage, 1912, em especial a subfamília Ochyroceratinae, compreende aranhas de coloração brilhante, variando entre

tons de roxo, azul e verde, que habitam ambientes crípticos e úmidos de florestas tropicais ou cavernas situadas dentro e ao redor da zona tropical (Pérez-González *et al.*, 2016). Atualmente, o grupo inclui 9 gêneros e 184 espécies, distribuídas em países da Ásia, África, América do Norte e América do Sul. No Brasil, a família está representada pelos gêneros *Speocera* Berland, 1914, com 11 espécies válidas, e *Ochyrocera* Simon, 1892, com 22 espécies válidas (World Spider Catalog, 2026), sendo este último amplamente registrado em cavernas, com populações tanto troglófilas quanto troglóbias (ver Brescovit *et al.*, 2018; Castanheira *et al.*, 2019; Brescovit *et al.*, 2021).

A família Telemidae Fage, 1913, por sua vez, conta atualmente com 113 espécies distribuídas em 16 gêneros (World Spider Catalog, 2026). São aranhas tipicamente pequenas, com pernas proporcionalmente muito alongadas em relação ao corpo. A maioria das espécies é restrita a cavernas cársticas, embora algumas ocorram também em florestas tropicais (Zhao *et al.*, 2020). Sua distribuição geográfica concentra-se principalmente na Ásia e na África, com registros esparsos na Europa e no Neotrópico (Brescovit *et al.*, 2023). Na América Latina, há apenas três espécies descritas, pertencentes aos gêneros *Telema* Simon, 1882, *Kinku* Dupérré & Tapia, 2015 e *Pinelema* Wang & Li, 2012 (World Spider Catalog, 2026).

No Brasil, até recentemente, havia apenas um registro bibliográfico da presença do gênero *Usofila* Keyserling, 1891 (Telemidae) na Gruta Lapa do Bode, em Itaetê (Bahia) (Gnaspini & Trajano, 1994), sem, no entanto, a existência de espécimes depositados em coleções zoológicas que permitissem sua identificação ou descrição formal. A situação mudou com a recente descrição de *Pinelema elinae* Brescovit, Gallão & Cizauskas, 2023, a primeira espécie troglóbia formalmente descrita da família Telemidae no país. Essa espécie foi registrada em sete cavernas de duas regiões cársticas distintas da Bahia: **Chapada Diamantina** (Gruta do Lapão e Gruta Veio de Aurélio) e **Serra do Ramalho** (Gruta do Engrunado, Lapa do Boqueirão, Gruta da Água Clara, Gruta Pedroso Cassiano e Gruta das Três Cobras) (Brescovit *et al.*, 2023).

Embora os estudos sobre a família Telemidae sejam relativamente bem desenvolvidos para a Ásia e América do Norte, esses trabalhos são predominantemente de caráter taxonômico e descritivo (ver Wang & Li, 2016;

Song *et al.*, 2017; Zhao *et al.*, 2018a, 2018b; Zhao, Li & Zhang, 2020). Entretanto, pouco se conhece sobre a estrutura e a dinâmica populacional desse grupo altamente endêmico, especialmente na região neotropical, onde o número reduzido de registros limita o avanço do conhecimento ecológico e evolutivo. Com a descoberta recente de sete populações conhecidas de *Pinelema elinae* no Brasil, abre-se um cenário promissor para estudos voltados à compreensão das relações populacionais e padrões de diversidade intraespecífica.

Dessa forma, o presente trabalho teve como objetivos realizar: (1) uma análise da distribuição potencial do gênero *Pinelema* e da espécie *P. elinae* na região neotropical (Capítulo 1); (2) análises morfométricas entre as populações de *P. elinae* da região da Serra do Ramalho (Capítulo 2); e (3) uma análise de traços funcionais de aranhas da família Ochyroceratidae e Telemidae, comparando espécies troglóbias, troglófilas e epígeas, que ocorrem nos estados da Bahia e Minas Gerais (Capítulo 3). Estas abordagens visam responder questões como:

- Existem no Neotrópico outras regiões com potencial para a ocorrência de novas espécies do gênero *Pinelema*?
- Quais fatores abióticos influenciam a distribuição dessas aranhas?
- Existe **dimorfismo sexual** na espécie *P. elinae*?
- Existem **diferenças morfológicas** entre as populações de *P. elinae* da Serra do Ramalho?
- Há modificações em **traços funcionais** decorrentes do isolamento e da adaptação ao ambiente subterrâneo?

ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi conduzido em duas importantes regiões cársticas (Chapada Diamantina e Serra do Ramalho) do estado da Bahia, Brasil, inseridas no contexto geológico do Cráton do São Francisco, uma das principais unidades tectônicas estáveis da América do Sul (Almeida, 1977; Alkmin *et al.*, 1993).

Embora ambas as regiões estejam inseridas no domínio estrutural do Cráton do São Francisco, não há evidências geomorfológicas ou hidrogeológicas que indiquem conectividade subterrânea direta entre os sistemas cársticos da Chapada Diamantina e da Serra do Ramalho. As duas áreas pertencem a compartimentos geomorfológicos distintos, separados por extensas áreas não carbonáticas e por diferentes sistemas de drenagem superficial (Almeida, 1977; Alkmin *et al.*, 1993).

Sob uma perspectiva geológica de longa duração, ambas compartilham história tectono-sedimentar relacionada à evolução neoproterozóica da Bacia do São Francisco. Entretanto, a compartimentalização estrutural, a dissecação erosiva e a evolução independente dos sistemas de drenagem indicam que os maciços carbonáticos funcionam como unidades hidrogeológicas isoladas (Klimchouk, 2000; Ford & Williams, 2007).

Chapada Diamantina

A Chapada Diamantina localiza-se na região central do estado da Bahia e integra o setor norte da Serra do Espinhaço, constituindo um sistema orogênico proterozóico associado à borda oriental do Cráton do São Francisco (Almeida, 1977; Uhlein *et al.*, 1998). As cavernas estudadas encontram-se inseridas principalmente na Formação Trombador (composta predominantemente por arenitos silicificados, em áreas de grandes altitudes, e calcário, em altitudes mais baixas), dentro do contexto geomorfológico da Serra do Sincorá e Serra do Espinhaço do Supergrupo Espinhaço (Guimarães *et al.*, 2008; Pereira *et al.*, 2017; Brecovit *et al.*, 2023).

O desenvolvimento de cavidades em arenito configura sistemas classificados como “pseudocarste”, nos quais a gênese das cavernas está associada à dissolução localizada, erosão mecânica, colapsos gravitacionais e forte controle estrutural por fraturas e planos de fraqueza (Jennings, 1985; Ford & Williams, 2007). Diferentemente dos sistemas carbonáticos clássicos, esses ambientes apresentam menor abundância de espeleotemas e condutos mais irregulares, com forte influência da estrutura tectônica regional.

Nas áreas com ocorrência de rochas carbonáticas, o desenvolvimento cárstico ocorre por dissolução química da matriz carbonática, formando condutos mais amplos e sistemas subterrâneos integrados, conforme os modelos clássicos de espeleogênese freática e vadosa (Palmer, 1991; Klimchouk, 2000). A geomorfologia regional é marcada por planaltos elevados, escarpas estruturais e vales encaixados, com drenagem controlada por lineamentos estruturais herdados da evolução tectônica proterozoica (Uhlein *et al.*, 1998).

As formações vegetais no entorno incluem Campos de Altitude e remanescentes da Mata Atlântica, e o clima local é tropical semiárido, com forte sazonalidade pluviométrica e invernos marcadamente secos, que influenciam diretamente os pulsos de recarga hídrica e a dinâmica ecológica subterrânea (Aparecido *et al.*, 2016; Brescovit *et al.*, 2023).

Serra do Ramalho

A Serra do Ramalho situa-se no sudoeste do estado da Bahia, abrangendo os municípios de Coribe, Feira da Mata, Carinhanha e Serra do Ramalho. Ela constitui um dos mais extensos complexos cársticos do Brasil, desenvolvido em rochas carbonáticas do Grupo Bambuí (Brescovit *et al.*, 2023), depositadas durante o Neoproterozóico na Bacia do São Francisco (Alkmim *et al.*, 1993; Alkmim & Martins-Neto, 2001).

Geomorfologicamente, trata-se de um planalto carbonático intensamente carstificado, com presença de dolinas, uvalas, sumidouros e extensos sistemas de cavernas. A dissolução do calcário ao longo de fraturas, planos de estratificação e zonas de cisalhamento favoreceu o desenvolvimento de redes subterrâneas complexas e condutos horizontalizados associados a paleoníveis de base (White, 1988; Ford & Williams, 2007).

O sistema apresenta elevado grau de maturidade geomorfológica, com cavernas frequentemente associadas a paleossistemas de drenagem e reorganizações da rede hidrográfica vinculadas à evolução do Rio São Francisco (Alkmim & Martins-Neto, 2001). A região posiciona-se na margem esquerda da bacia do médio São Francisco, sendo sua dinâmica subterrânea influenciada por oscilações do nível de base e variações paleoclimáticas quaternárias.

O entorno da região é caracterizado predominantemente por vegetação de Caatinga, intercalada com florestas mesofíticas e xeromórficas, além de fragmentos de Cerrado. O clima local é tropical seco, com inverno seco e precipitação média anual em torno de 640 mm, o que influencia os processos de infiltração e a recarga dos aquíferos cársticos (Köppen, 1948; Bichuette & Rizzato, 2012; Brescovit *et al.*, 2023).

REFERÊNCIAS

- ALKMIM, F. F.; BRITO NEVES, B. B.; ALVES, J. A. C. Arcabouço tectônico do Cráton do São Francisco: uma revisão. *Em*: MISI, A.; DOMINGUEZ, J. M. L. **O Cráton do São Francisco**. Salvador: SBG/CPM, 1993. p. 45–62.
- ALKMIM, F. F.; MARTINS-NETO, M. A. A Bacia Intracratônica do São Francisco: Arcabouço estrutural e cenários evolutivos. *Em*: PINTO, C. P.; MARTINS-NETO, M. A. **Bacia do São Francisco: Geologia e Recursos Naturais**. Belo Horizonte: SBG-MG, 2001. p. 9–30.
- ALMEIDA, F. F. M. O Cráton do São Francisco. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 7, p. 349–364, 1977.
- APARECIDO, L. E. DE O. et al. Köppen, Thornthwaite and Camargo climate classifications for climatic zoning in the State of Paraná, Brazil. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 40, n. 4, p. 405–417, ago. 2016.
- ARNOLD, E. N. Investigating the origins of performance advantage: adaptation, exaptation and lineage effects. *Em*: EGGLETON, P.; VANE-WRIGHT, R. I. (Eds.). **Phylogenetics and Ecology**. London: Academic Press, 1994. p. 123–167.
- AULER, A.; RUBBIOLI, E.; BRANDI, R. **As Grandes Cavernas do Brasil**. 1. ed. Belo Horizonte: Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas, 2001. v. 1.
- BARR, T. C. Cave Ecology and the Evolution of Troglodites. *Em*: **Evolutionary Biology**. Boston, MA: Springer US, 1968. p. 35–102.
- BARR, T. C.; HOLSINGER, J. R. Speciation in Cave Faunas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1, p. 313–337, nov. 1985.
- BICHUETTE, M. E.; RIZZATO, P. P. 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, n. 1, 12 set. 2012.
- BRESCOVIT, A. D. et al. Four new species of the genus *Ochyrocera* (Araneae, Ochyroceratidae) from iron caves of the state of Minas Gerais, with the description of the third anophthalmic species from Brazil. **Subterranean Biology**, v. 41, p. 43–68, 2021.
- BRESCOVIT, A. D.; CIZAUSKAS, I.; MOTA, L. P. Seven new species of the spider genus *Ochyrocera* from caves in floresta nacional de carajás, PA, Brazil (araneae, ochyroceratidae). **ZooKeys**, v. 2018, n. 726, p. 87–130, 2018.
- BRESCOVIT, A. D.; GALLÃO, J. E.; CIZAUSKAS, I. A new species of *Pinelema* Wang & Li, 2012, a relictual telemid spider inhabiting caves in Brazil (Araneae, Telemidae). **Zootaxa**, v. 5383, n. 3, p. 352–364, 12 dez. 2023.

- BRIGNOLI, P. M. Sur quelques araignées cavernicoles d'Argentine, Uruguay, Brésil et Venezuela récoltées par le Dr P. Strinati (Arachnida, Araneae). **Revue Suisse de Zoologie**, v. 79, p. 361–385, 1972.
- CARDOSO, P. Diversity and community assembly patterns of epigean vs. troglobiont spiders in the Iberian Peninsula. **International Journal of Speleology**, v. 41, n. 1, p. 83–94, jan. 2012.
- CASTANHEIRA, P. DE S. et al. Three new species of *Ochyrocera* (Araneae, Ochyroceratidae) from Southeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 4657, n. 3, 20 ago. 2019.
- CHRISTIANSEN, K. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Mémoires Spelunca**, v. 2, p. 76–78, 1962.
- CIZAUSKAS, I. **Análise da diversidade funcional e dos padrões de riqueza de aranhas cavernícolas do Brasil e um modelo de mapeamento**. Mestrado em Zoologia—São Paulo: Universidade de São Paulo, 2017.
- CORDEIRO, L. M.; BORGHEZAN, R.; TRAJANO, E. Subterranean biodiversity in the Serra da Bodoquena karst area, Paraguay river basin, Mato Grosso do Sul, Southwestern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 3, set. 2014.
- CRUZ, F. W. et al. Insolation-driven changes in atmospheric circulation over the past 116,000 years in subtropical Brazil. **Nature**, v. 434, n. 7029, p. 63–66, mar. 2005.
- CULVER, D. C. **Cave Life. Evolution and Ecology**. Cambridge, Massachusetts and London, England: Harvard University Press, 1982.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats (2 nd)**. 2. ed. New York: Oxford University Press, 2019.
- DIMITROV, D.; ASTRIN, J. J.; HUBER, B. A. Pholcid spider molecular systematics revisited, with new insights into the biogeography and the evolution of the group. **Cladistics**, v. 29, n. 2, p. 132–146, 2 abr. 2013.
- DUNLOP, J. A.; PENNEY, D. Order Araneae Clerck, 1757. Em: ZHANG, Z. P. (Ed.). **Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**. [s.l.] Zootaxa, 2011. p. 149–153.
- FERNANDES, C. S.; BATALHA, M. A.; BICHUETTE, M. E. Does the Cave Environment Reduce Functional Diversity? **PLOS ONE**, v. 11, n. 3, p. e0151958, 22 mar. 2016.
- FERREIRA, R. L. et al. Spatial and temporal fluctuations of the abundance of Neotropical cave-dwelling moth *Hypena* sp. (Noctuidae, Lepidoptera) influenced by temperature and humidity. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 47–60, 24 jul. 2015.
- FOELIX, R. **Biology of Spiders**. New York: Oxford University Press, 2011. v. 3.
- FORD, D.; WILLIAMS, P. **Karst Hydrogeology and Geomorphology**. [s.l.] Wiley, 2007.

- FUTUYMA, D. J. **Evolutionary Biology**. 3. ed. [s.l.] Sinauer Associates, 1998.
- GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Taxonomic distinctness and conservation of a new high biodiversity subterranean area in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 87, n. 1, p. 209–217, 1 mar. 2015.
- GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, v. 746, p. 1–23, 2018.
- GALLO, J. S.; BICHUETTE, M. E. O que mudou na distribuição dos diplópodes *Pseudonannolene* SILVESTRI, 1895 nas cavernas do Brasil 18 anos após da sinopse de Trajano e colaboradores (2000) ? **Espeleo-Tema**, v. 29, n. 1, p. 41–55, 2019.
- GARRISON, N. L. et al. Spider phylogenomics: untangling the Spider Tree of Life. **PeerJ**, v. 4, p. e1719, 23 fev. 2016.
- GIBERT, J.; DEHARVENG, L. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. **BioScience**, v. 56, n. 6, p. 473–481, 1 jun. 2002.
- GILBERT, J.; DANIELPOL, D. L.; ATANFORD, J. **Groundwater Ecology**. 1. ed. New York: Academic Press, 1994. v. 1.
- GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 38, p. 549–584, 1 jan. 1994.
- GUIMARÃES, J. T.; SANTOS, R. A.; MELO, R. C. **Geologia da Chapada Diamantina Ocidental (Projeto Ibitiara-Rio de Contas)**. Série Arquivos Abertos, v. 31, p. 1–68, 2008.
- HARVEY, M. S. **Catalogue of the Smaller Arachnid Orders of the World**. [s.l.] CSIRO Publishing, 2003.
- HOWARTH, F. G. Ecology of Cave Arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 28, n. 1, p. 365–389, jan. 1983.
- JENNINGS, J. N. **Karst Geomorphology**. New York: Oxford: Basil Blackwell, 1985.
- JUBERTHIE, C. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. Em: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). **Ecosystems of the World, Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2000. p. 17–39.
- JURASSIC PARK. Direção: Steven Spielberg. Produção de Kathleen Kennedy e Gerald R. Molen. Estados Unidos: Universal Studios, 1993. DVD.
- KLIMCHOUK, A. B. Speleogenesis under deep-seated and confined settings. Em: KLIMCHOUK, A.; FORD, D.; PALMER, A.; DREYBRODT, W. **Speleogenesis: Evolution of Karst Aquifers**. [s.l.] National Speleological Society, 2000. p. 244–260.

KÖPPEN, W. **Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra**. Pánuco: Fondo de 1993 Cultura Economica, 1948.

LANGECKER, T. G. The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. Em: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. 1. ed. Amsterdam: Elsevier, 2000. v. 1.

LOSOS, J. B. Adaptive Radiation, Ecological Opportunity, and Evolutionary Determinism. **The American Naturalist**, v. 175, n. 6, p. 623–639, jun. 2010.

LOSOS, J. B.; MAHLER, D. L. Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. Em: **Evolution Since Darwin: The First 150 Years**. [s.l: s.n.]. 2010, p. 381–420.

MAMMOLA, S.; ISAIA, M. Spiders in caves. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1853, p. 20170193, 26 abr. 2017.

MOLDOVAN, O. T.; KOVÁČ, L.; HALSE, S. **Cave Ecology**. Cham: Springer International Publishing, 2018. v. 235

NAKAMURA, K. Hunger and Starvation. Em: NENTWIG, W. (Ed.). **Ecophysiology of Spiders**. Berlim: Springer, 1987. p. 287–295.

PALMER, A. N. Origin and morphology of limestone caves. **GSA Bulletin**, v. 103, n. 1, p. 1–21, 1991. Disponível em: <[https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1991\)103<0001:OAMOLC>2.3.CO](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1991)103<0001:OAMOLC>2.3.CO)>.

PEKÁR, S.; CODDINGTON, J. A.; BLACKLEDGE, T. A. Evolution of stenophagy in spiders (ARANEAE): evidence based on the comparative analysis of spider diet. **Evolution**, v. 66, n. 3, p. 776–806, mar. 2012.

PEREIRA, R. F.; ROCHA, A. J. D.; PEDREIRA, A. J.; ETCHEVARNE, C.; NOLASCO, M.; PASCOAL-JUNIOR, P. S.; TORLAY, R. **Geoparque Serra do Sincorá, BA: proposta**. Companhia Pesquisa de Recursos Minerais [CPRM], Salvador: pp. 90, 2017. Available from url: <<https://rigeo.cprm.gov.br/handle/doc/18230>>. Accessed on 2025-01-26.

PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; RUBIO, G. D.; RAMÍREZ, M. J. Insights on vulval morphology in Ochyroceratinae with a rediagnosis of the subfamily and description of the first Argentinean species (Araneae: Synspermiata: Ochyroceratidae). **Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology**, v. 260, p. 33–44, jan. 2016.

POULSON, T. L.; WHITE, W. B. The Cave Environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971–981, 5 set. 1969.

RAMÍREZ, M. J. Respiratory system morphology and the Phylogeny of Haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae). **Journal of Arachnology**, v. 28, n. 2, p. 149–157, 2000.

REDDELL, J. R. Spiders and Related Groups. Em: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier, 2012. p. 786–797.

RIECHERT, S. E.; HARP, J. M. Nutritional ecology of spiders. Em: SLANSKY JR., F.; RODRIGUEZ, J. G. (Eds.). **Nutritional ecology of insects, mites and spiders**. New York: John Wiley & Sons, 1987. p. 645–672.

ROMERO, A. **Cave Biology**. [s.l.] Cambridge University Press, 2009.

RUCHKYS, Ú. DE A. et al. **Patrimônio espeleológico em rochas ferruginosas: propostas para sua conservação no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais**. 1. ed. [s.l.] Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2015.

SCHLUTER, D. **The Ecology of Adaptive Radiation**. 1. ed. [s.l.] Oxford Series in Ecology and Evolution, 2000. v. 1

SONG, Y. et al. Three new species of Pinelema from caves in Guangxi, China (Araneae, Telemidae). **ZooKeys**, v. 692, p. 83–101, 21 ago. 2017.

SOUZA, M. F. V. R. **Diversidade de invertebrados subterrâneos da região de Cordisburgo, Minas Gerais: subsídios para a definição de cavernas prioritárias para a conservação e para o manejo biológico de cavidades turísticas**. Dissertação de Mestrado—Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2012.

SOUZA-SILVA, M. et al. Transport and consumption of organic detritus in a neotropical limestone cave. **Acta Carsologica**, v. 41, n. 1, 1 maio 2012.

SOUZA-SILVA, M.; LOPES FERREIRA, R. Cave invertebrates in Espírito Santo state, Brazil: a primary analysis of endemism, threats and conservation priorities. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 79–102, 14 ago. 2015.

SOUZA-SILVA, M.; LOPES FERREIRA, R. The first two hotspots of subterranean biodiversity in South America. **Subterranean Biology**, v. 19, p. 1–21, 19 jul. 2016.

TRAJANO, E. A review of biospeleology in Brazil. **Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología**, v. 27, p. 18–23, 1993.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. Em: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. [s.l.] Elsevier, 2012. v. 2.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. **Biologia Subterrânea: introdução**. São Paulo: Redespeleo Brasil, 2006. v. 1.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, v. 7, p. 1–16, 2010.

TRAJANO, E.; COBOLLI, M. Evolution of Lineages. Em: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. Oxford: Academic Press, 2012. p. 295–304.

- TRAJANO, E.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 10, p. 1805–1828, 11 set. 2016.
- TURNBULL, A. L. Ecology of the True Spiders (Araneomorphae). **Annual Review of Entomology**, v. 18, n. 1, p. 305–348, jan. 1973.
- UHLEIN, A.; TROMPETTE, R. R.; EGYDIO-SILVA, M. Proterozoic rifting and closure, SE border of the São Francisco Craton, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 11, n. 2, p. 191–203, mar. 1998.
- WANG, C.; LI, S. Four new species of the spider genus *Pinelema* (ARANEAE, TELEMIDAE) from caves in south China. **Ecologica Montenegrina**, v. 7, p. 546–566, 14 dez. 2016.
- WHEELER, W. C. et al. The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. **Cladistics**, v. 33, n. 6, p. 574–616, 12 dez. 2017.
- WHITE, W. B. **Geomorphology and Hydrology of Karst Terrains**. New York: Oxford University Press, 1988.
- WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. [s.l.] Elsevier, 2012. v. 2.
- WILKENS, H. Genes, modules and the evolution of cave fish. **Heredity**, v. 105, n. 5, p. 413–422, 13 nov. 2010.
- WILLEMS, L. et al. Karst in sandstones and quartzite of Minas Gerais, Brazil. **Cadernos do laboratório xeológico de Laxe**, v. 33, p. 127–138, 2008.
- WORLD SPIDER CATALOG (2026). **World Spider Catalog**. Version 27.0. Natural History Museum Bern, disponível em: <<http://wsc.nmbe.ch>>. Acesso em: 27 de fevereiro de 2026. doi: 10.24436/2.
- ZAMPAULO, R.A.; PROUS, X. **Fauna Cavernícola do Brasil**. Belo Horizonte, MG, VALE, 2022.
- ZEPON, T.; BICHUETTE, M. E. Influence of substrate on the richness and composition of neotropical cave fauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, n. 3, p. 1615–1628, 1 jul. 2017.
- ZHAO, H. et al. Seven new species of *Pinelema* from Vietnam (Araneae, Telemidae). **ZooKeys**, v. 734, p. 13–42, 5 fev. 2018a.
- ZHAO, H. et al. Taxonomic study of the *Pinelema bailongensis* species group with descriptions of six new species from China (Araneae, Telemidae). **ZooKeys**, v. 784, p. 7–57, 12 set. 2018b.
- ZHAO, H.; LI, S.; ZHANG, A. Taxonomic revision of Telemidae (Arachnida, Araneae) from East and Southeast Asia. **ZooKeys**, v. 933, p. 15–93, 18 maio 2020.

CAPÍTULO 1

Modelagem da distribuição potencial e cenários de conservação
para a aranha troglóbia *Pinelema elinae* Brescovit, Gallão &
Cizauskas, 2023 (Telemididae) no Neotrópico: evidências
paleoclimáticas e ameaças atuais

RESUMO

A família Telemidae (Araneae) representa um grupo de fauna subterrânea altamente endêmica e considerada relictas no Brasil. Até recentemente, não havia registros de espécies no país, até a descrição da espécie troglóbia *Pinelema elinae*, que trouxe o primeiro registro oficial da família. Neste estudo, foi realizada a modelagem de distribuição potencial por meio do algoritmo de máxima entropia (MaxEnt), com o objetivo de estimar a distribuição de *P. elinae* e do gênero *Pinelema* na América do Sul. Além disso, foram realizadas modelagens para reconstrução histórica com base em dados paleoclimáticos do Último Máximo Glacial (LGM) e do início do período Holoceno, bem como previsões de distribuição futura do grupo com base no cenário SSP5-8.5. Os resultados obtidos indicam padrões de fragmentação na distribuição tanto do gênero quanto da espécie durante o período glacial e Holoceno, sugerindo que os microrefúgios climáticos — em especial os ambientes subterrâneos — foram fundamentais para a persistência das populações durante os períodos de maior instabilidade climática. Ademais, o modelo preditivo identificou áreas com maior adequabilidade ambiental para a persistência de populações fora de unidades de conservação, localizadas em regiões altamente impactadas por ações antrópicas (e.g., Serra do Ramalho). Esses achados destacam a urgência na implementação de estratégias de conservação voltadas para os ambientes cársticos, principalmente em áreas com alta probabilidade de ocorrência de *P. elinae*.

Palavras-chave: Modelagem de distribuição, Aranhas cavernícolas, Neotrópico, Caatinga, Políticas de conservação.

ABSTRACT

The Telemidae (Araneae) family represents a highly endemic and relict subterranean fauna group in Brazil. Until recently, there were no records of species in the country, until the description of the troglobitic species *Pinelema elinae*, which brought the first official record of the family. In this study, potential distribution modeling was performed using the maximum entropy algorithm (MaxEnt), with the aim of estimating the distribution of *P. elinae* and the genus *Pinelema* in South America. In addition, modeling was performed for historical reconstruction based on paleoclimatic data from the Last Glacial Maximum (LGM) and the beginning of the Holocene period, as well as predictions of future distribution of the group based on the SSP5-8.5 scenario. The results obtained indicate patterns of fragmentation in the distribution of both the genus and the species during the glacial period and Holocene, suggesting that climatic microrefugia — especially subterranean environments — were fundamental for the persistence of populations during periods of greater climatic instability. Furthermore, the predictive model identified areas with greater habitat suitability for the persistence of populations outside of conservation units, located in regions highly impacted by human actions (e.g., Serra do Ramalho). These findings highlight the urgency of implementing conservation strategies aimed at karst environments, especially in areas with a high probability of occurrence of *P. elinae*.

Keywords: Distribution modeling, Cave spiders, Neotropics, Caatinga, Conservation policies.

1.1 INTRODUÇÃO

O meio subterrâneo, ou hipógeo, compreende um conjunto de espaços interconectados e de diferentes dimensões no subsolo (Howarth, 1983; Juberthie, 2000; Trajano & Bichuette, 2006; Culver & Pipan, 2019). Entre suas características mais marcantes destacam-se a elevada umidade relativa do ar e a ausência total e permanente de luz (Poulson & White, 1969; Culver, 1982; Howarth, 1983; Barr & Holsinger, 1985), fatores que atuam como filtros ambientais importantes na seleção das espécies (Cardoso, 2012).

O ambiente hipógeo e sua fauna associada são extremamente sensíveis a modificações antrópicas, como poluição química, desmatamento nas proximidades, turismo desregulado e atividades de mineração. Espécies estritamente subterrâneas, conhecidas como troglóbias, frequentemente apresentam altos índices de endemismo, pequenos tamanhos populacionais e baixa capacidade de recuperação, o que as torna particularmente vulneráveis à extinção — muitas vezes antes mesmo de serem descobertas e descritas. Esses fatores evidenciam a urgência da conservação do patrimônio espeleológico (Poulson, 1964; Schneider & Culver, 2004; Zagmajster *et al.*, 2014; Gallão & Bichuette, 2018; Culver & Pipan, 2019).

De acordo com a legislação brasileira vigente, o Decreto nº 6.640, de 7 de novembro de 2008 (Brasil, 2008), regulamentado pela Instrução Normativa nº 2, de 30 de agosto de 2017, define como cavernas de máxima relevância para conservação aquelas que: (i) abrigam espécies listadas como ameaçadas de extinção, segundo os critérios da IUCN; (ii) possuem troglóbios **endêmicos ou relictos**; (iii) apresentam troglóbios **raros**; e/ou (iv) sustentam **comunidades com interações ecológicas únicas** (Gallão & Bichuette, 2018).

Em função da crescente pressão por alterações em decretos e leis, impulsionadas pelo avanço de atividades econômicas como mineração e geração de energia, os estudos em espeleobiologia têm se tornado cada vez mais frequentes (e.g., Souza, 2012; Souza-Silva *et al.*, 2012; Dimitrov *et al.*, 2013; Cordeiro *et al.*, 2014; Ferreira *et al.*, 2015; Souza-Silva & Ferreira, 2015,

2016; Fernandes *et al.*, 2016a; Cizauskas, 2017; Zepon & Bichuette, 2017; Gallão & Bichuette, 2015, 2018; Gallo & Bichuette, 2019).

Entre os grupos mais frequentemente registrados e estudados em cavernas, os aracnídeos destacam-se por sua elevada frequência, riqueza e abundância (Trajano & Bichuette, 2010; Trajano *et al.*, 2016). Essas características decorrem, em parte, do fato de serem predadores generalistas, capazes de capturar uma grande variedade de presas, além de dependerem pouco da visão durante a locomoção e a captura de alimentos (Harvey, 2003; Trajano & Bichuette, 2010; Pekár *et al.*, 2012). Tais atributos favorecem sua presença em ecossistemas hipógeos, onde muitas espécies apresentam especializações à vida subterrânea, conhecidas como troglomorfismos (Mammola & Isaia, 2017).

As aranhas são consideradas um dos grupos mais bem-sucedidos do ponto de vista evolutivo e ecológico (Turnbull, 1973; Garrison *et al.*, 2016; Mammola & Isaia, 2017). No meio subterrâneo, representam o grupo mais rico e abundante de artrópodes (Reddell, 2012), com mais de 1.000 espécies já registradas com algum grau de adaptação ao ambiente hipógeo (Mammola & Isaia, 2017). No Brasil, das famílias de aranhas registradas para o Neotrópico, 42 ocorrem em cavernas (Trajano & Bichuette, 2010; Cizauskas, 2017; Gallão & Bichuette, 2018; Zampaulo & Prous, 2022).

A família Telemidae Fage, 1913 compreende pequenas aranhas araneomorfas (com quelíceras labidognatas), caracterizadas por possuírem apenas seis olhos ou ausência total deles, pernas extremamente longas em relação ao corpo e alto grau de endemismo populacional. Muitas de suas espécies apresentam forte associação com habitats subterrâneos, sendo frequentemente restritas a cavernas e exibindo características troglomórficas, como redução ou ausência completa dos olhos e hipopigmentação (Zhao *et al.*, 2020).

A distribuição geográfica da família concentra-se predominantemente em regiões tropicais próximas à linha do Equador, com ocorrência principalmente nos continentes asiático e africano. No Brasil, até recentemente, havia apenas o registro do gênero *Usofila* Keyserling, 1891, contudo sem espécimes

oficialmente depositados em coleções científicas que permitissem sua descrição formal ou identificação segura (Gnaspini & Trajano, 1994; Brescovit et al., 2023).

A recente descrição da espécie *Pinelema elinae* Brescovit, Gallão & Cizauskas, 2023 representa o primeiro registro formal da família Telemidæ no Brasil. Atualmente, a distribuição conhecida da espécie abrange duas regiões distintas do estado da Bahia: (i) a **Chapada Diamantina**, com registros em duas cavernas siliciclásticas situadas no interior do Parque Nacional da Chapada Diamantina; e (ii) a **Serra do Ramalho**, com registros em cinco cavernas carbonáticas localizadas em três municípios inseridos na área cárstica regional (Brescovit et al., 2023). Apesar de todas as populações terem sido atribuídas à mesma espécie no estudo original de descrição, a ocorrência de populações em duas regiões sem evidências geomorfológicas ou hidrogeológicas que indiquem conectividade contraria as premissas biogeográficas amplamente aceitas para espécies troglóbias, caracterizadas por distribuição restrita e elevado grau de isolamento populacional (veja Trajano, 2012). Assim, considera-se plausível que essas populações estejam reprodutivamente isoladas, o que levanta a hipótese de que possam representar linhagens independentes, possivelmente espécies distintas ainda não formalmente reconhecidas.

A Serra do Ramalho é considerada uma das regiões mais relevantes para a biologia subterrânea no Brasil, abrigando uma diversidade expressiva de espécies troglóbias pertencentes a diferentes grupos taxonômicos, como planárias, aracnídeos, coleópteros, isópodes, anfípodes e peixes, entre outros. Trata-se de um reconhecido *hotspot* de biodiversidade hipógea no país (Trajano et al., 2016; M.E. Bichuette, com. pess.). No entanto, a região carece de proteção legal e políticas públicas de conservação, estando atualmente sob forte pressão devido à expansão de atividades antrópicas não sustentáveis e ao interesse de empreendimentos minerários (Gallão & Bichuette, 2018; Brescovit et al., 2023).

Por se tratar de uma espécie relictica e obrigatoriamente subterrânea (troglóbia), *P. elinae* possui elevada relevância para a conservação das cavernas onde ocorre, podendo atuar como espécie guarda-chuva e, assim, contribuir para a criação de uma Unidade de Conservação voltada à proteção da área cárstica da Serra do Ramalho (Gallão & Bichuette, 2018; Brescovit et al., 2023). No entanto, em razão de sua descoberta e descrição recentes, ainda há

escassez de informações sobre sua distribuição geográfica, história de vida e ecologia. Este cenário, aliado ao registro de espécimes da Chapa Diamantina dentro de unidade de conservação – os quais apresentam indícios de pertencerem a outra espécie, conforme evidenciado anteriormente – resultou em sua categorização como LC (menor preocupação), segundo os critérios da lista de fauna ameaçada da IUCN (ICMBIO, 2025).

Nesse contexto, os Modelos de Nicho Ecológico (*Ecological Niche Models*, ENMs) vêm sendo amplamente utilizados para estimar a amplitude da distribuição de espécies, com base na predição de áreas ecologicamente adequadas à sua ocorrência. Esses modelos têm se mostrado ferramentas valiosas para a identificação de espécies raras ou ameaçadas, bem como para a definição de áreas prioritárias para conservação (Austin, 2002; Araújo *et al.*, 2004; Soberón & Peterson, 2005; Guisan *et al.*, 2006; Gaia *et al.*, 2020).

Os ENMs utilizam algoritmos matemáticos que, a partir de registros de ocorrência de uma ou mais espécies, combinados a dados ambientais e climáticos, predizem os requisitos ecológicos que compõem o nicho das espécies estudadas, e, por consequência, identificam áreas com condições ambientais semelhantes (Anderson *et al.*, 2003; Phillips *et al.*, 2006; Gaia *et al.*, 2020; Meshgi *et al.*, 2024).

Dentre os algoritmos disponíveis, o de Máxima Entropia (MaxEnt) tem se destacado por sua eficiência e simplicidade de aplicação, sendo capaz de gerar modelos robustos e confiáveis mesmo com pequenos tamanhos amostrais e ausência de dados negativos (ausência da espécie). Além disso, o MaxEnt permite o uso simultâneo de variáveis contínuas e categóricas, o que o torna altamente versátil em estudos de modelagem de nicho (Xiong *et al.*, 2004; Wisz *et al.*, 2008; Yuan *et al.*, 2015; Gaia *et al.*, 2020; Meshgi *et al.*, 2024). Como resultado, o MaxEnt tem sido amplamente aplicado na modelagem de distribuição de organismos subterrâneos (e.g., Bryson *et al.*, 2014; Camp *et al.*, 2014; Naranjo *et al.*, 2014; Ferreira *et al.*, 2016; Mammola & Leroy, 2018), incluindo aranhas subterrâneas (e.g., Mammola *et al.*, 2015; Mammola, 2017; Mammola *et al.*, 2018).

Diante disso, o presente trabalho tem como objetivo realizar a modelagem da distribuição potencial do gênero *Pinelema* e de *P. elinae* na região Neotropical, utilizando o algoritmo de máxima entropia. Busca-se identificar os fatores abióticos que influenciam sua distribuição, bem como áreas com potencial de ocorrência, de modo a contribuir para estratégias de conservação da espécie e das regiões em que ela ocorre.

1.2 OBJETIVOS

O presente estudo tem como objetivo geral avaliar a distribuição potencial do gênero *Pinelema* e da espécie *Pinelema elinae* na região Neotropical, com base em dados ambientais atuais, paleoclimáticos e projeções futuras, de forma a subsidiar estratégias de conservação. Para isso, são definidos os seguintes objetivos específicos:

- Identificar áreas com nichos ecológicos potencialmente adequados à ocorrência de populações do gênero *Pinelema* e de *P. elinae*, por meio da aplicação de modelos de distribuição baseados no algoritmo de máxima entropia (MaxEnt);
- Reconstruir a dinâmica histórica da distribuição do grupo, considerando os períodos da Última Era Glacial (*Last Glacial Maximum*) e do início do Holoceno;
- Determinar as variáveis ambientais mais impactantes na delimitação do nicho ecológico do grupo, permitindo compreender seus requisitos ambientais fundamentais;
- Identificar possíveis riscos ambientais decorrentes do uso antrópico do solo na região cárstica da Serra do Ramalho, com enfoque nos arredores da localidade-tipo de *P. elinae*;
- Desenvolver um modelo preditivo a partir de um cenário de mudanças climáticas e degradação de habitat, de forma a identificar áreas prioritárias para a conservação de *P. elinae* frente às alterações ambientais projetadas.

1.3 MATERIAL E MÉTODOS

1.3.1 Distribuição geográfica potencial

Dados de localidade

As ocorrências das espécies do gênero *Pinelema* foram obtidas por meio de revisão bibliográfica nos artigos originais de descrição taxonômica disponíveis na plataforma World Spider Catalog (World Spider Catalogue, 2024). Um total de 68 registros de ocorrência foram compilados para o gênero, em sua maioria na região Paleártica, enquanto a *Pinelema elinae* foi representada por sete registros confirmados, todos restritos à região nordeste do Brasil. A lista completa de espécies e suas respectivas localidades está apresentada no Apêndice A.

Os pontos de ocorrência correspondem às entradas das cavernas, e o potencial deslocamento horizontal entre as coordenadas de entrada e os microhabitats subterrâneos reais é reconhecido como uma limitação inerente à extração de dados ambientais baseados na superfície, mas veja Mammola & Leroy 2018.

Portanto, dois conjuntos de dados foram analisados independentemente: um conjunto de dados em nível de gênero, projetado para caracterizar o amplo espaço ambiental ocupado pelas espécies de *Pinelema*; e um conjunto de dados em nível de espécie com foco exclusivo em *P. elinae*, reconhecendo explicitamente seu tamanho de amostra extremamente limitado e distribuição endêmica.

Dados climáticos

As variáveis ambientais utilizadas para a modelagem de nicho foram obtidas no R versão 4.4.1 (R Core Team, 2024) executado no RStudio v2024.04.2. (RStudio Team, 2024. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>), utilizando os pacotes *geodata* (Hijmans, 2025) e *rpaleoclim* (Brown *et al.*, 2018), todos padronizados para uma resolução espacial de 2,5 minutos de grau e projeção geográfica EPSG:4326 (WGS84).

As variáveis para as condições climáticas atuais foram baixadas do banco de dados WorldClim v2.1 (Fick & Hijmans, 2017), utilizando a função *worldclim_global* do pacote *geodata*. Foram extraídas 19 variáveis bioclimáticas (BIO1–BIO19) e a variável de elevação (ELEV), descritas a seguir:

- BIO-1 = Temperatura média anual
- BIO-2 = Amplitude média diurna de temperatura
- BIO-3 = Isotermalidade
- BIO-4 = Sazonalidade da temperatura
- BIO-5 = Temperatura máxima do mês mais quente
- BIO-6 = Temperatura mínima do mês mais frio
- BIO-7 = Amplitude anual da temperatura
- BIO-8 = Temperatura média do trimestre mais chuvoso
- BIO-9 = Temperatura média do trimestre mais seco
- BIO-10 = Temperatura média do trimestre mais quente
- BIO-11 = Temperatura média do trimestre mais frio
- BIO-12 = Precipitação anual
- BIO-13 = Precipitação do mês mais chuvoso
- BIO-14 = Precipitação do mês mais seco
- BIO-15 = Sazonalidade da precipitação
- BIO-16 = Precipitação do trimestre mais chuvoso
- BIO-17 = Precipitação do trimestre mais seco
- BIO-18 = Precipitação do trimestre mais quente
- BIO-19 = Precipitação do trimestre mais frio
- ELEV = Altitude

Para as análises temporais, as condições paleoclimáticas foram obtidas do banco de dados PaleoClim (Brown *et al.*, 2018) usando o pacote *rpaleoclim*. As variáveis bioclimáticas para o Último Máximo Glacial (LGM, ~21 mil anos) (Karger *et al.*, 2017) e o Holoceno Médio (~8,3 e 4,2 mil anos atrás) (Fordham *et al.*, 2017) foram recuperadas e posteriormente harmonizadas com a grade atual para consistência espacial. As camadas do PaleoClim são derivadas de simulações paleoclimáticas estatisticamente reduzidas com base em modelos de circulação geral acoplados atmosfera-oceano e fornecem reconstruções ecologicamente significativas das condições climáticas passadas.

As projeções climáticas futuras (2061–2080) foram obtidas da base de dados WorldClim CMIP6 usando o pacote *geodata*. As mesmas dezenove

variáveis bioclimáticas foram baixadas para quatro Modelos de Circulação Geral (GCMs): HadGEM3-GC31-LL, MIROC6, CNRM-CM6-1 e MRI-ESM2-0, sob o cenário de altas emissões SSP5-8.5 (“Desenvolvimento movido a combustíveis fósseis”) (Riahi *et al.*, 2017). Todas as camadas foram reamostradas para 2,5 minutos de grau usando interpolação bilinear para corresponder à grade climática atual. Uma projeção de conjunto foi gerada pela média das variáveis bioclimáticas entre os GCMs, reduzindo a incerteza entre os modelos e capturando uma estimativa mais robusta da adequação climática futura.

Embora os organismos que habitam cavernas experimentem condições microclimáticas amortecidas e relativamente estáveis, as variáveis climáticas de superfície exercem influência direta no ambiente hipógeo por meio de troca de calor, dinâmica de infiltração e processos hidrológicos de longo prazo. Consequentemente, variáveis bioclimáticas epígeas foram utilizadas como indicadores indiretos, porém ecologicamente significativos, da estabilidade ambiental em escala regional, seguindo práticas estabelecidas na modelagem da biodiversidade subterrânea (Mammola & Leroy, 2018). As interpretações, portanto, restringem-se a padrões de adequação climática em larga escala, em vez de tolerâncias fisiológicas em pequena escala.

Correção de viés espacial

Para reduzir o viés espacial associado a registros redundantes, foi aplicado um *spatial thinning* com distância mínima de 5 km entre os pontos de ocorrência, utilizando a função *thin* do pacote *spThin* (Aiello-Lammens *et al.*, 2015) no R.

Um total de 100 réplicas foram geradas, e a réplica que reteve o maior número de ocorrências, respeitando o critério de distância mínima, foi selecionada para análises subsequentes. Esse procedimento minimizou o agrupamento espacial, preservando o máximo de informações possível, uma consideração crítica para táxons com dados de ocorrência limitados.

Após esse procedimento, um total de 57 ocorrências foram mantidas para o gênero *Pinelema* e seis registros para *P. elinae*.

Seleção de variáveis ambientais

Para evitar multicolinearidade entre variáveis, foi conduzida análise de Fator de Inflação da Variância (VIF) com o pacote *usdm* (Naimi *et al.*, 2014). Para o gênero *Pinelema*, um limiar de VIF de 3 foi adotado como critério de exclusão (Zuur *et al.*, 2010). No entanto, devido ao número extremamente limitado de registros de ocorrência disponíveis para *Pinelema elinae* ($n = 6$), um limiar menos restritivo ($VIF = 8$) foi aplicado para reter um conjunto minimamente informativo de preditores para a calibração do modelo e evitar a exclusão excessiva de variáveis ecologicamente significativas, uma limitação conhecida da seleção baseada em VIF em amostras pequenas (Wisz *et al.*, 2008; Dormann *et al.*, 2013). As variáveis restantes foram então submetidas à análise de correlação de Spearman para garantir ainda mais a independência estatística, e as variáveis com correlação superior a 0,8 foram filtradas, priorizando-se aquelas com correlações mais baixas em relação às demais. As matrizes de correlação foram visualizadas utilizando o pacote *ggcorrplot* (Kassambara, 2023). Após os procedimentos de filtragem, as variáveis retidas para a modelagem foram BIO-2, BIO-7, BIO-8, BIO-15, BIO-18 e BIO-19 para o gênero *Pinelema*, e BIO-16, BIO-18, BIO-19 e altitude para *P. elinae*.

Modelagem

A modelagem de distribuição potencial foi realizada com o algoritmo de Entropia Máxima (MaxEnt; Phillips *et al.*, 2004, 2006), que estima a probabilidade de ocorrência, através de grades de adequação de habitat (Elith *et al.*, 2011), baseado em dados de distribuição conhecidos e variáveis abióticas associadas, além de permitir o uso simultâneo de variáveis contínuas e categóricas, o que o torna altamente versátil em estudos de modelagem de nicho (Xiong *et al.*, 2004; Wisz *et al.*, 2008; Yuan *et al.*, 2015; Gaia *et al.*, 2020; Meshgi *et al.*, 2024).

Duas estratégias de modelagem independentes foram adotadas para levar em conta as diferenças na extensão espacial, tamanho da amostra e pressupostos biológicos entre os conjuntos de dados:

(1) Modelo em nível de gênero (*Pinelema*)

O modelo em nível de gênero teve como objetivo caracterizar a ampla faixa climática ocupada pelas espécies de *Pinelema*, aranhas encontradas principalmente na região Paleártica, ocorrendo predominantemente em cavernas, com exceção de algumas espécies que ocorrem em florestas tropicais úmidas (Zhao *et al.*, 2020). Devido à ampla extensão geográfica do gênero e à ausência de uma hipótese bem fundamentada sobre os limites históricos de dispersão ou áreas acessíveis nessa escala taxonômica, nenhuma área de calibração explícita (M *sensu* Barve *et al.*, 2011) foi definida antes da calibração do modelo. Consequentemente, os pontos de *background* foram amostrados em toda a extensão espacial das camadas ambientais.

Os modelos foram calibrados usando classes de feições lineares, quadráticas e do tipo *hinge*, com um multiplicador de regularização (RM) de 2,0, equilibrando a flexibilidade do modelo e o risco de sobreajuste para tamanhos amostrais moderados (Warren & Seifert, 2011; Merow *et al.*, 2013). Dez réplicas foram executadas usando validação cruzada, com 70% dos registros de ocorrência usados para treinamento e 30% para teste do modelo.

(2) Modelo em nível de espécie (*Pinelema elinae*)

Dado o número extremamente limitado de registros de ocorrência disponíveis para *P. elinae* (n = 6), foi adotada uma estratégia de modelagem conservadora. Os modelos foram restritos apenas a classes de feições lineares, com um multiplicador de regularização (RM) de 4,0, minimizando o sobreajuste e melhorando a transferibilidade do modelo sob condições de baixo tamanho amostral (Pearson *et al.*, 2007; Breiner *et al.*, 2018).

Embora uma área de calibração biologicamente informada (M), baseada em restrições geológicas e espeleológicas, tenha sido inicialmente considerada, as execuções preliminares do modelo resultaram em baixo poder discriminatório e fraco desempenho, provavelmente devido à restrição excessiva do *background* ambiental em combinação com o tamanho amostral extremamente reduzido. Dessa forma, nenhuma área de calibração explícita (M *sensu* Barve *et al.*, 2011) foi aplicada antes da calibração do modelo para *P. elinae*, e os pontos de *background* foram amostrados em toda a extensão espacial das camadas ambientais, seguindo as recomendações para espécies raras quando áreas de

calibração muito restritas levam a modelos subajustados (Wisz *et al.*, 2008; Merow *et al.*, 2013).

Trinta réplicas de *bootstrap* foram geradas sem particionar os dados de ocorrência em subconjuntos de treinamento e teste, uma estratégia recomendada para modelagem de presença sob condições de tamanho amostral muito reduzido.

Para ambos os conjuntos de dados, os pontos de fundo ($n = 10.000$) foram gerados automaticamente pelo MaxEnt dentro das respectivas extensões de calibração. O desempenho do modelo foi avaliado usando o índice contínuo de Boyce (Hirzel *et al.*, 2006), uma métrica especificamente projetada para modelos de distribuição de espécies com base apenas na presença e particularmente adequada para análises que envolvem dados de ocorrência limitados. A importância das variáveis foi avaliada usando análises de *jackknife*, com cautela em relação à interpretabilidade devido à potencial colinearidade residual entre os preditores.

Os modelos foram desenvolvidos usando o *software* MaxEnt versão 3.4.4 (Phillips *et al.*, 2025) e os valores do índice de Boyce foram calculados em R usando a função *ecospat.boyce* implementada no pacote *ecospat* (Broennimann *et al.*, 2026). As saídas do cloglog do MaxEnt foram importadas como camadas raster e as coordenadas de ocorrência foram usadas como pontos de avaliação. Os valores de adequação do habitat foram automaticamente agrupados em classes e a relação entre as razões previstas e esperadas e os gradientes de adequação foi avaliada usando a correlação de classificação de Spearman, que corresponde ao valor do índice de Boyce.

Confecção dos mapas

Os arquivos de saída (.asc) do MaxEnt foram importados para a plataforma QGIS v3.36 (QGIS Development Team, 2024) para produção de mapas e pós-processamento espacial. Para restringir as projeções finais a áreas com potencial para habitats subterrâneos, os mapas de adequação foram posteriormente mascarados usando uma camada de adequação cárstica gerada pela combinação de formações rochosas sedimentares da América do Sul

(excluindo o Brasil) e o mapa oficial de potencial de cavernas do Brasil da plataforma ICMBio/CECAV (<https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/centros-de-pesquisa/cavernas/publicacoes/mapa-de-potencialidades-de-ocorrencia-de-cavernas-no-brasil/dados-mapade-potencialidades-de-ocorrencia-de-cavernas-no-brasil.zip/view>). Essa filtragem espacial pós-modelagem garantiu que as previsões fossem limitadas a áreas geologicamente plausíveis, evitando restrições excessivas durante a calibração do modelo. Além disso, apenas áreas com mais de 50% de adequação de habitat para a ocorrência da espécie foram selecionadas.

Camadas espaciais adicionais incluíram áreas protegidas do UNEP-WCMC e IUCN (2024), unidades de conservação brasileiras (CNUC; GOV, 2025; <https://dados.gov.br/dados/conjuntos-dados/unidadesdeconservacao>) e dados de uso da terra da Coleção 9 do MapBiomas (Projeto MapBiomas, 2024).

Análises de uso do solo na região

A dinâmica do uso do solo foi avaliada para a região da Serra do Ramalho, que abriga a maior concentração de registros de *P. elinae* (Brescovit *et al.*, 2023). Mapas anuais de uso do solo de 2008 e 2023 foram obtidos do Projeto MapBiomas (Coleção 9). Um buffer euclidiano de 5 km foi gerado ao redor da coordenada de entrada da caverna Lapa do Boqueirão (localidade-tipo da espécie) para avaliar as pressões antropogênicas locais.

A extração e análise de raster foram realizadas em R usando os pacotes *OpenLand* (Exavier & Zeilhofer, 2024), *terra* (Hijmans, 2024) e *dplyr* (Wickham *et al.*, 2023). As transições de uso do solo foram resumidas por meio de tabelas de contingência e calculadas por matrizes de mudança de áreas ocupadas entre 2008 e 2023.

1.4 Resultados

Modelo de distribuição e contribuição das variáveis abióticas para a distribuição atual de *Pinelema* e *P. elinae*

Os modelos de distribuição potencial gerados com o MaxEnt apresentaram alta consistência preditiva quando avaliados por meio do índice contínuo de Boyce. O modelo desenvolvido para o gênero *Pinelema* exibiu desempenho excelente, com índice de Boyce igual a 0,92, indicando uma forte relação positiva entre a adequabilidade do habitat prevista e as ocorrências da espécie. Para *Pinelema elinae*, o modelo apresentou um índice de Boyce de 0,69, indicando desempenho preditivo moderado a bom, apesar do número restrito de registros de ocorrência disponíveis para a espécie.

A projeção do modelo com base na ocorrência global de espécies do gênero *Pinelema* resultou em um mapa de distribuição potencial com baixa adequabilidade de habitat para o grupo na região Neotropical (Figura 1). Por outro lado, o modelo específico para *P. elinae*, ao considerar apenas regiões com adequabilidade acima de 50% e sobreposição com áreas cársticas, revelou uma distribuição potencial que abrange o norte, o centro-oeste, o sudeste e o nordeste do Brasil, o centro e o norte da Venezuela, o norte da Colômbia e da Guiana, o oeste do Equador e partes da Bolívia, do Peru, do Paraguai e da Argentina. (Figura 2).

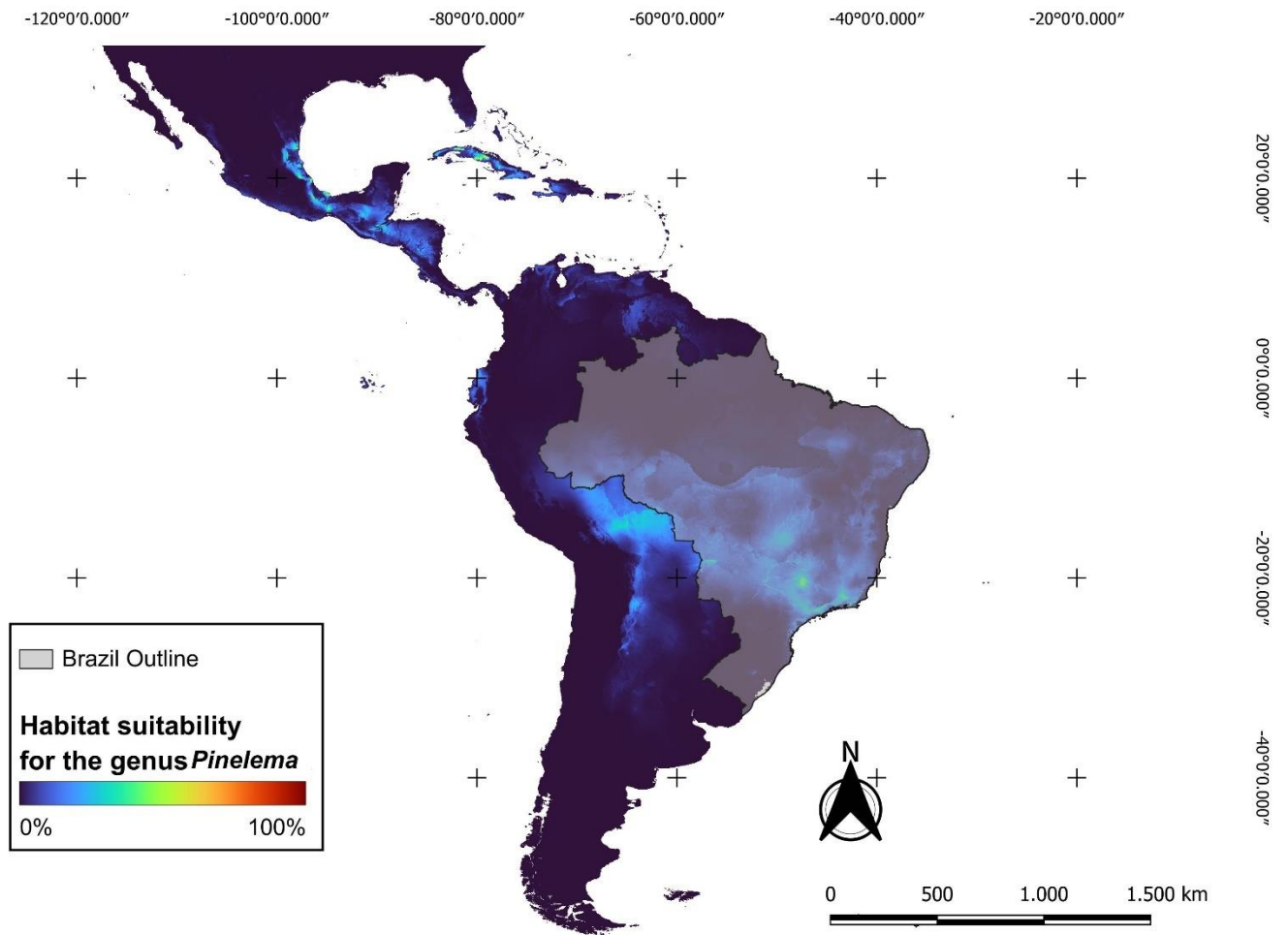


Figura 1: Mapa de distribuição potencial de *Pinelema* na região Neotropical.

No Brasil o modelo previu distribuição potencial de *P. elinae* em 21 unidades federativas (Amazonas, Rondônia, Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Sergipe, Bahia, Tocantins, Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Rio Grande do Sul), com maior adequabilidade nas regiões Norte e Centro-Oeste, notadamente nos estados do Tocantins e Mato Grosso. Os pontos de ocorrência da espécie na Chapada Diamantina encontram-se em zonas de baixa adequabilidade (~50%) prevista pelo modelo, o que condiz com os baixos índices de abundância registrados nas cavidades dessa região (Figura 2).

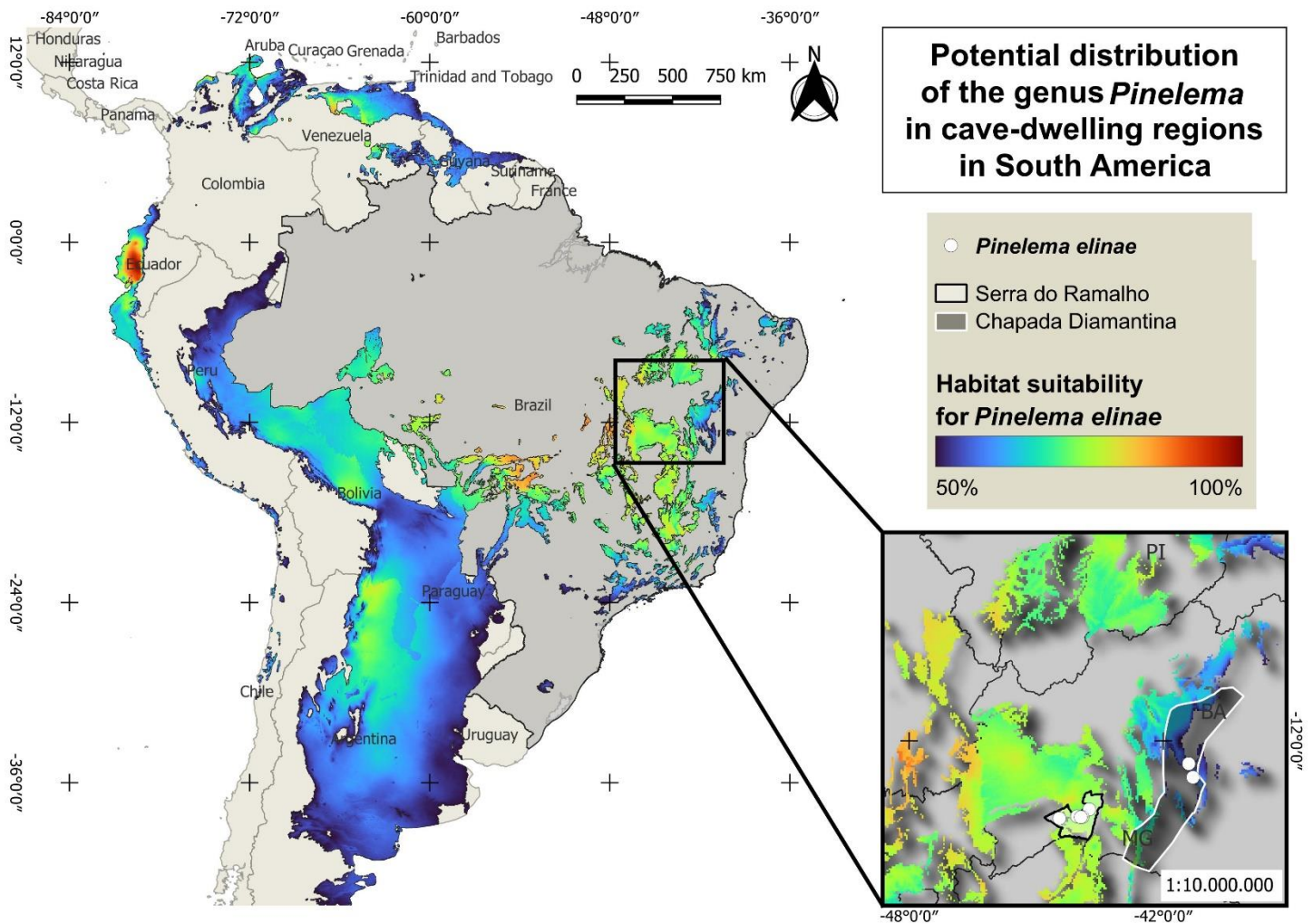


Figura 2: Mapa de distribuição potencial de *P. elinae* em regiões com ocorrência de cavernas e alta adequação de habitat na América do Sul.

A variável com maior contribuição percentual no modelo de *Pinelema* foi a precipitação no trimestre mais quente (BIO-18), com 66,8% da contribuição total, seguida pela sazonalidade da precipitação (BIO-15, 15,5%) e pela amplitude térmica diária média (BIO-2, 10,2%). A variável BIO-18 também demonstrou maior ganho do modelo quando utilizada isoladamente no teste de Jackknife, sendo a mais informativa individualmente. Em contrapartida, a exclusão de BIO-2 levou à maior perda de rendimento do modelo, indicando sua contribuição única (Figura 3).

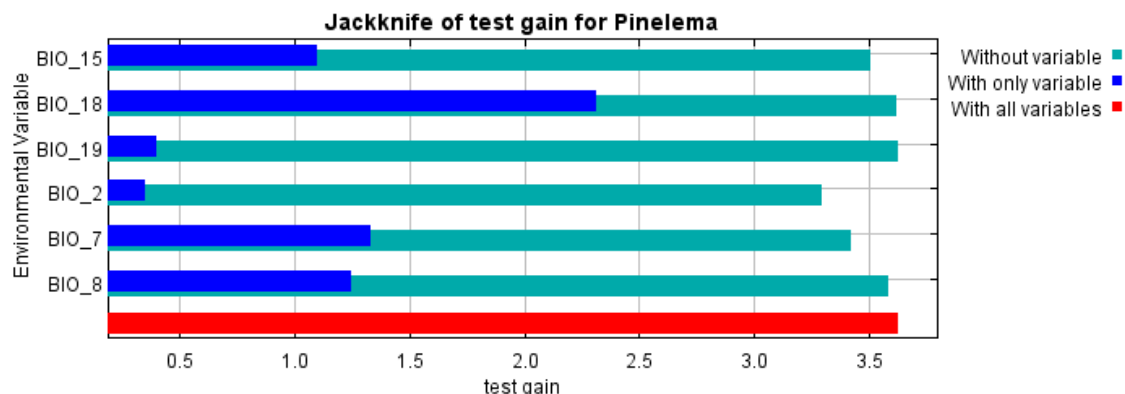


Figura 3: Teste de *Jackknife* para verificação do impacto das variáveis ambientais sobre o modelo de distribuição atual de *Pinelema*.

A análise por permutação apontou a temperatura média do trimestre mais úmido (BIO-8) como a variável com maior impacto (58,5%), seguida pela amplitude térmica anual (BIO-7, 16,3%) e por BIO-2 (15,6%). Apesar de sua baixa contribuição percentual (2,4%) no treinamento, a variável BIO-8 se mostrou crítica para o desempenho preditivo do modelo.

As curvas de resposta para as variáveis mais influentes indicaram um aumento exponencial da adequabilidade do habitat com o aumento da precipitação no trimestre quente (BIO-18), com faixa ótima entre 600 e 900 mm, seguido de declínio progressivo em valores superiores a 1000 mm de precipitação (Figura 4). Não se observou correlação linear entre as variáveis ambientais e a adequabilidade, porém foram encontradas faixas ótimas que sugerem preferência do grupo por temperaturas entre 23 e 27 °C durante o trimestre úmido (BIO-8, Figura 5), associadas a baixa amplitude térmica diária (BIO-2, Figura 6) e sazonalidade de precipitação reduzida (BIO-15, Figura 7).

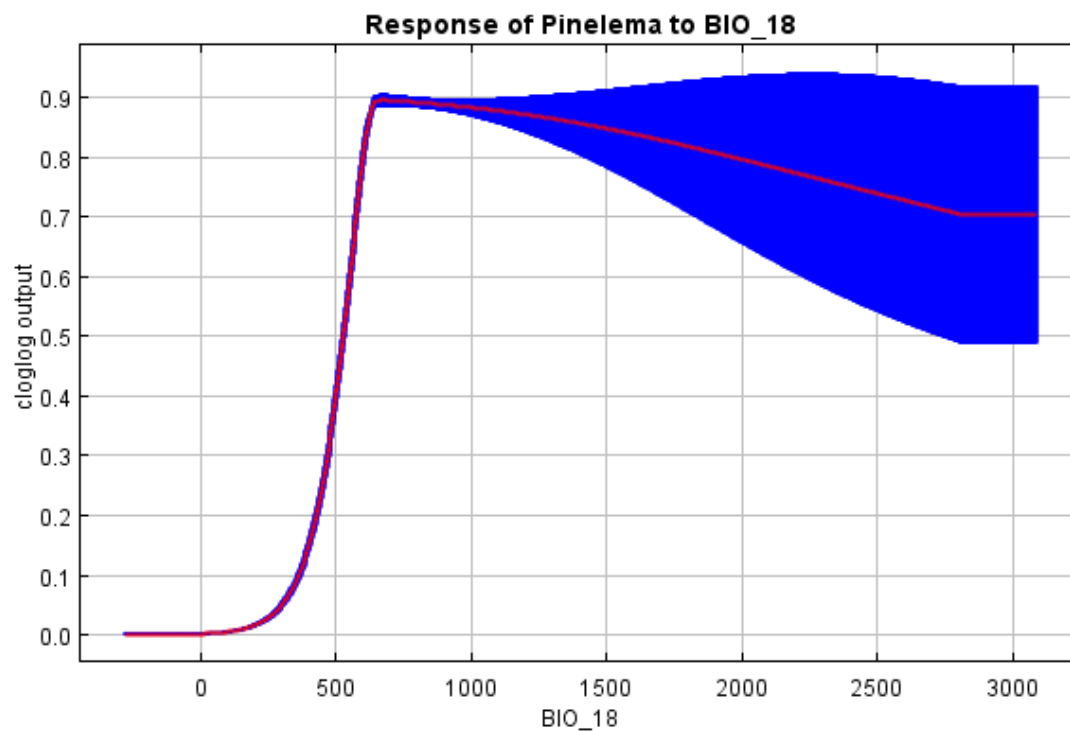


Figura 4: Curvas de resposta de *Pinelema* à variável precipitação no trimestre quente (BIO-18).

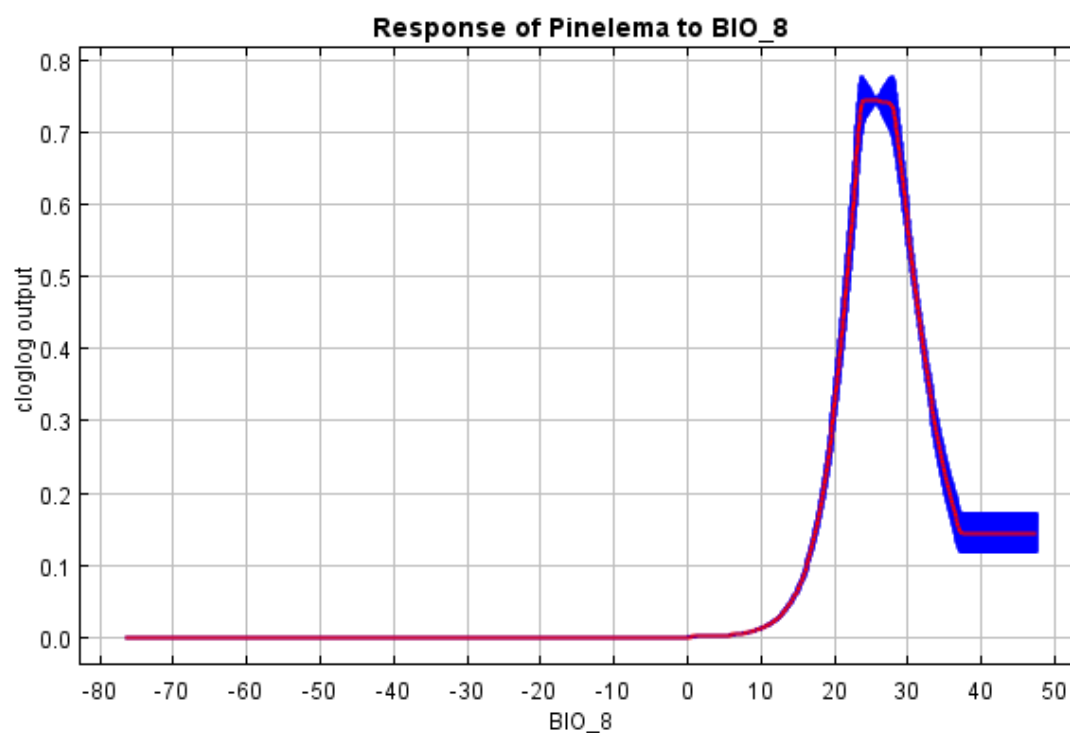


Figura 5: Curvas de resposta de *Pinelema* à variável temperatura no trimestre mais chuvoso (BIO-8).

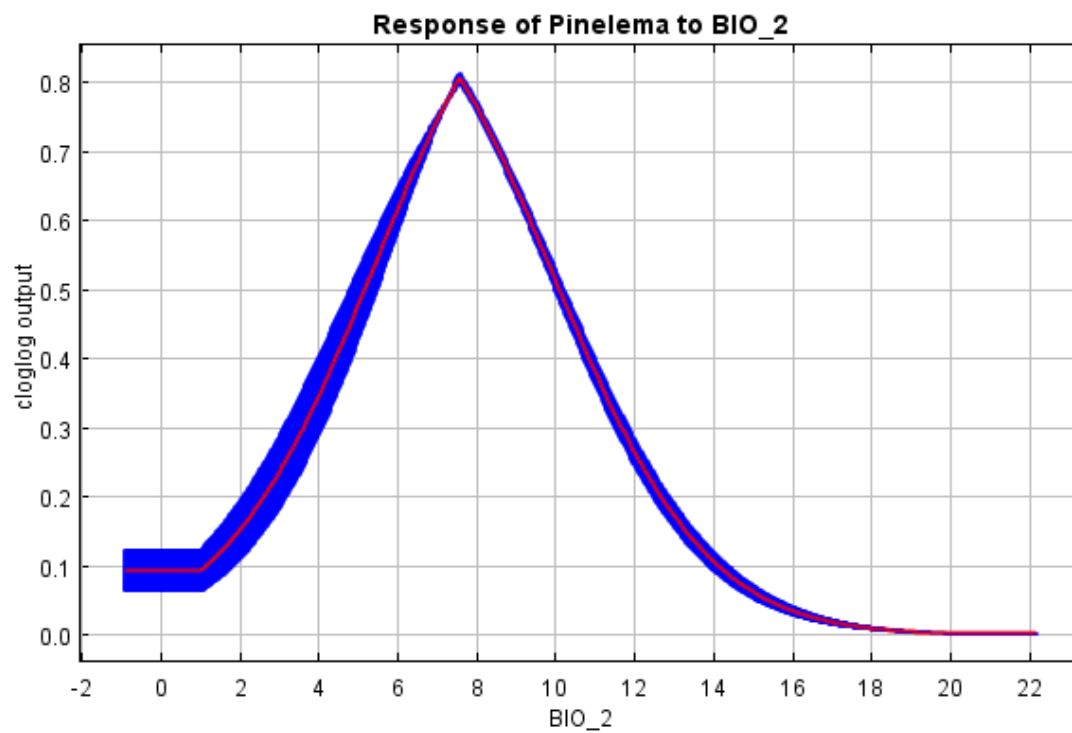


Figura 6: Curvas de resposta de *Pinelema* à variável amplitude média diurna de temperatura (BIO-2).

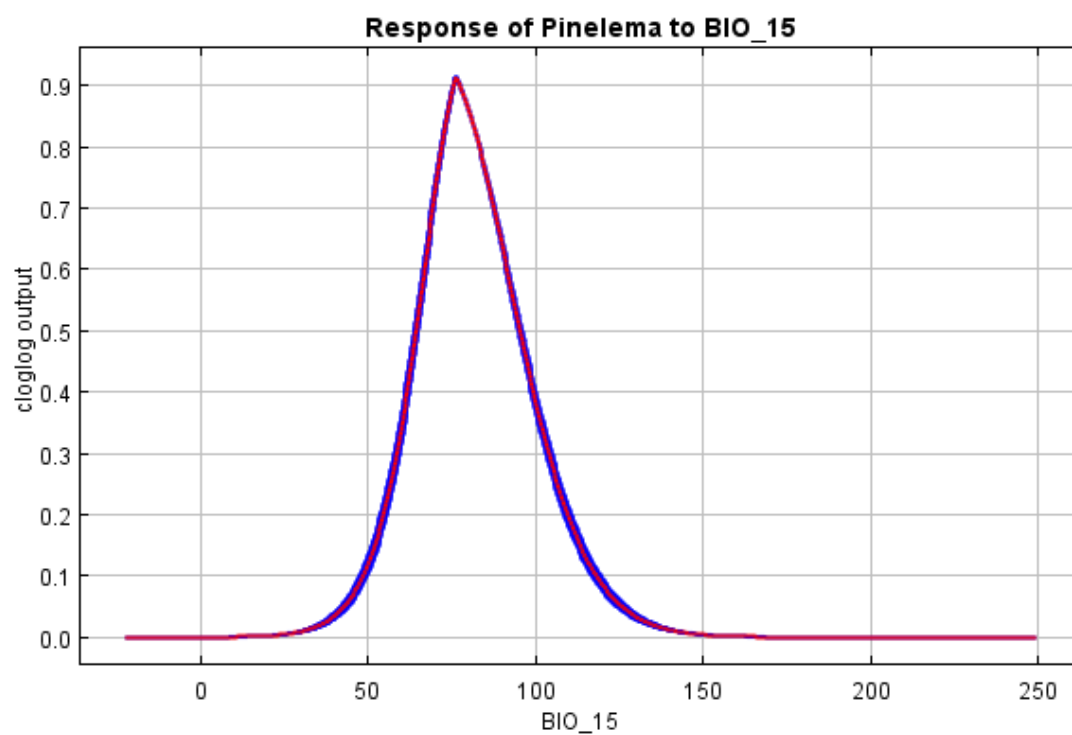


Figura 7: Curvas de resposta de *Pinelema* à variável sazonalidade da precipitação (BIO-15).

Para *P. elinae*, as variáveis com maior contribuição foram a precipitação no trimestre mais chuvoso (BIO-16), com 45,5%, a altitude (ELEV), com 32%, e a precipitação no trimestre mais frio (BIO-19), com 21,7%. A precipitação no trimestre mais quente (BIO-18) teve baixa contribuição (0,5%) e baixa importância na análise de permutação (4%). A análise de permutação destacou BIO-16 (57,8%), BIO-19 (25,5%) e ELEV (16,4%) como as variáveis com maior influência, reforçando sua importância ecológica para a espécie.

As curvas de resposta do modelo para a espécie, mostram uma correlação positiva entre a precipitação do trimestre mais úmido e a presença de *P. elinae* (Figura 8), especialmente em níveis de precipitação acima de 1.500 mm, e uma correlação negativa com a precipitação no trimestre mais frio (Figura 9) e com a altitude (Figura 10).

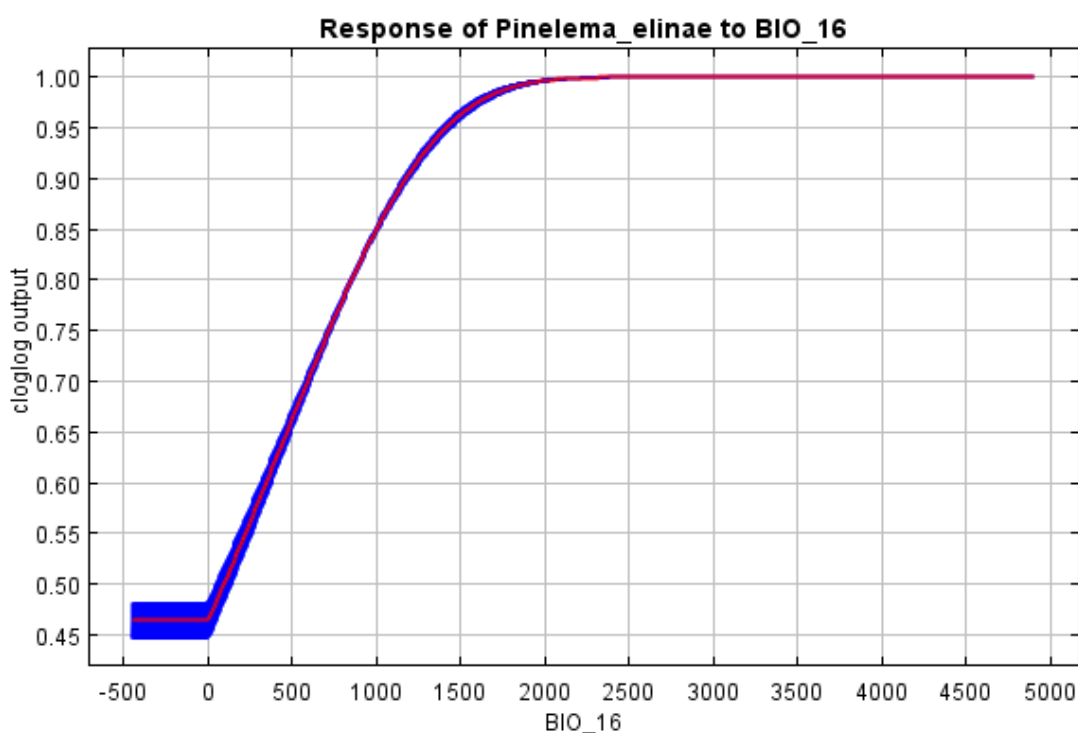


Figura 8: Curvas de resposta de *P. elinae* à variável precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO-16).

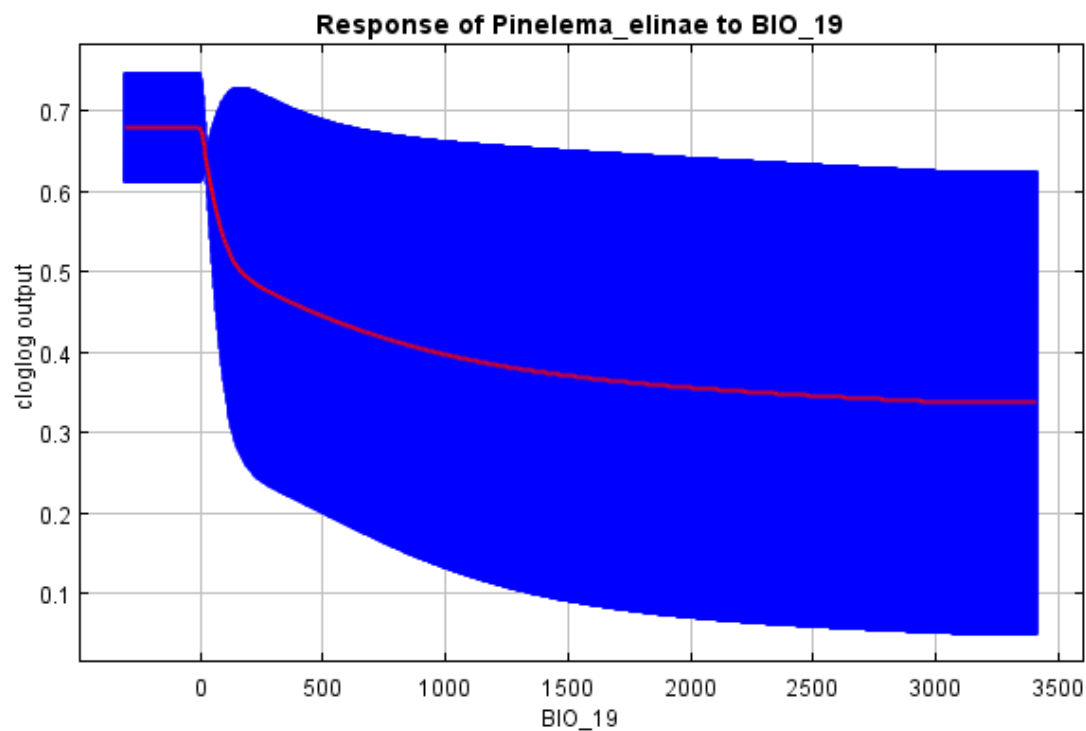


Figura 9: Curvas de resposta de *P. elinae* à variável precipitação do trimestre mais frio (BIO-19).

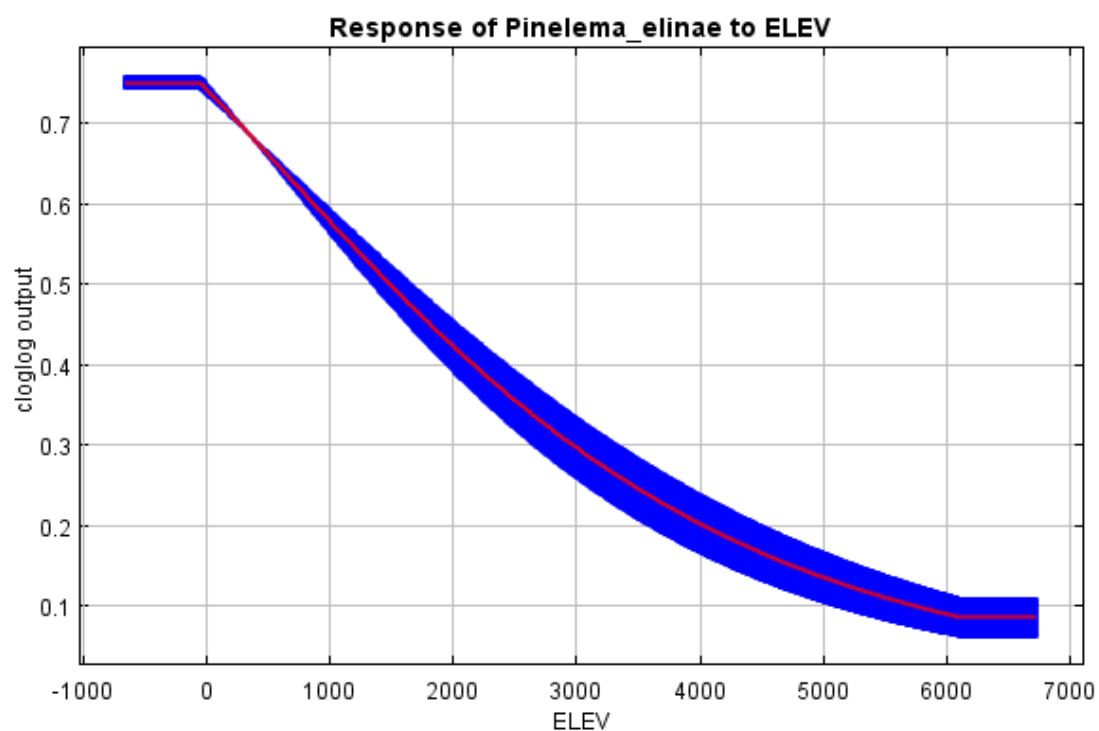


Figura 10: Curvas de resposta de *P. elinae* à variável altitude (ELEV).

Reconstrução Histórica

Durante o LGM e o Holoceno, não houve adequabilidade de habitat para *Pinelema* (Figura 11). No entanto, para *P. elinae*, os modelos indicaram possível existência de microrefúgios durante o LGM associados a regiões cavernícolas no Neotrópico, com distribuição fragmentada em quatro áreas isoladas: (1) região caribenha; (2) região entre a Bolívia e o Paraguai; (3) região entre a Argentina e o Uruguai; e (4) região nordeste do Brasil, especialmente na Serra do Ramalho, na Bahia. Com o fim da glaciação e início do Holoceno, a adequabilidade para *P. elinae* diminuiu, fragmentando-se ainda mais e restringindo-se à pequenas porções do Equador, Colômbia, Venezuela, Peru e Argentina (Figura 12-A).

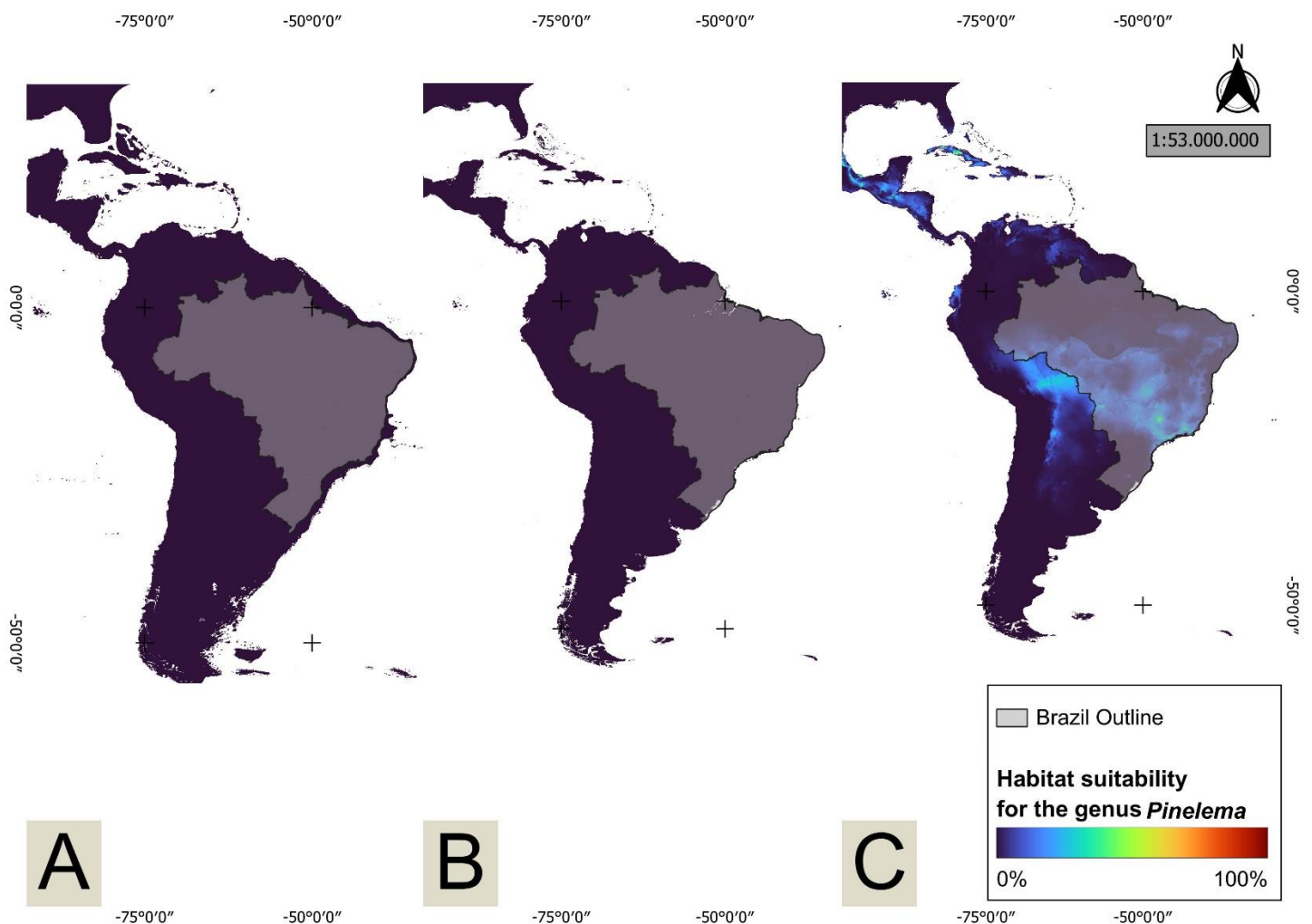


Figura 11: Mapas de distribuição potencial de *Pinelema* para a região Neotropical ao longo das eras geológicas. A – Último Máximo Glacial; B – Período Holoceno; C – Época atual.

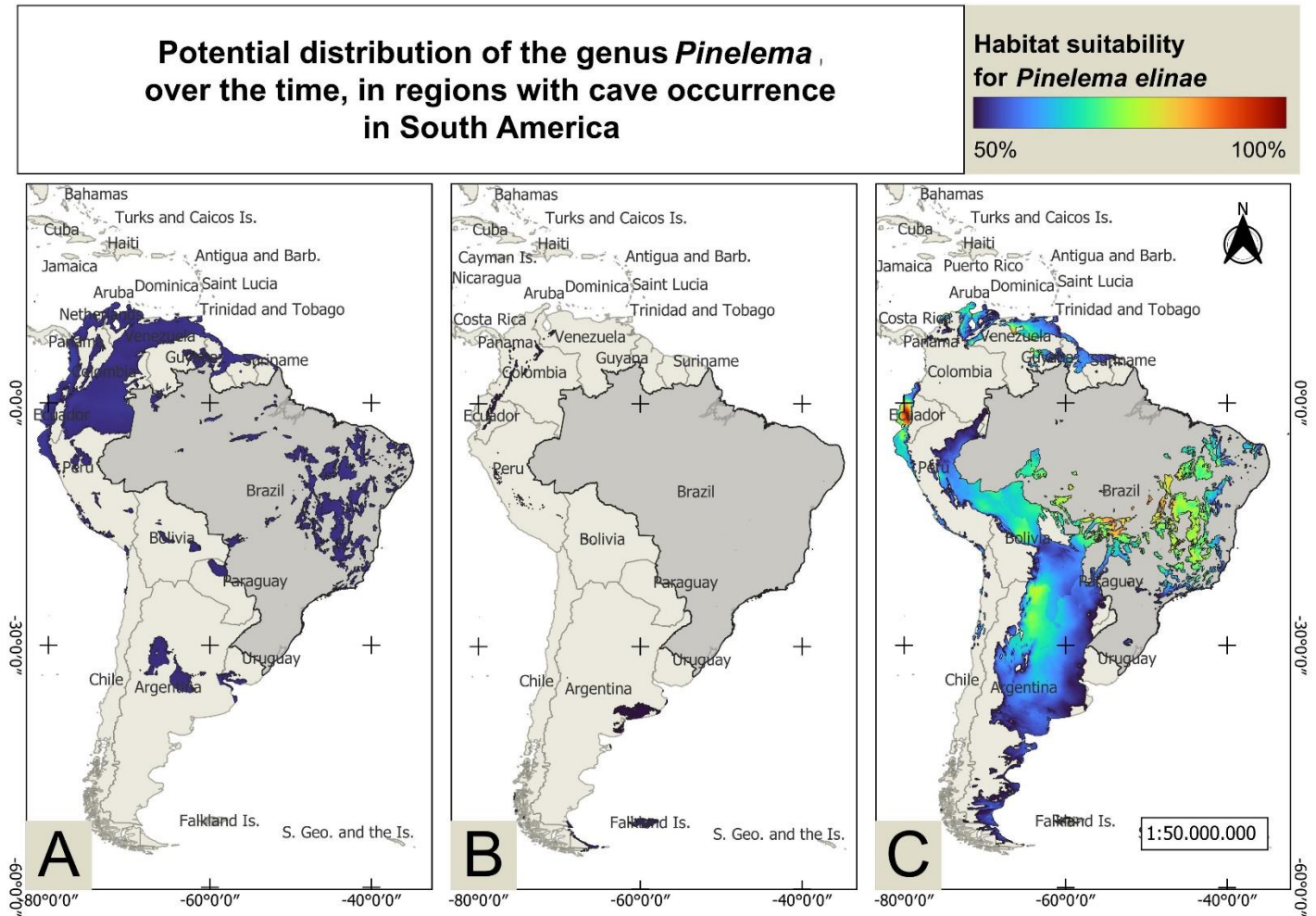


Figura 12: Mapa de distribuição potencial de *P. elinae* em regiões com ocorrência de cavernas e alta adequação de habitat na América do Sul, ao longo das eras geológicas, sendo: A – Último Máximo Glacial; B – Período Holoceno; C – Época atual.

Conforme os modelos, durante a Última Era Glacial, as variáveis que mais contribuíram para a distribuição de *P. elinae* foram: precipitação no trimestre mais chuvoso (BIO-16), com 84,8% de contribuição e 88,6% de importância por permutação, seguida da precipitação no trimestre mais frio (BIO-19), com 12,7% de contribuição e 10,6% de permutação.

As curvas de resposta indicaram correlação positiva entre BIO-16 e a ocorrência de *P. elinae* (Figura 13), e correlação negativa entre BIO-19 e a adequabilidade de habitat para a espécie (Figura 14).

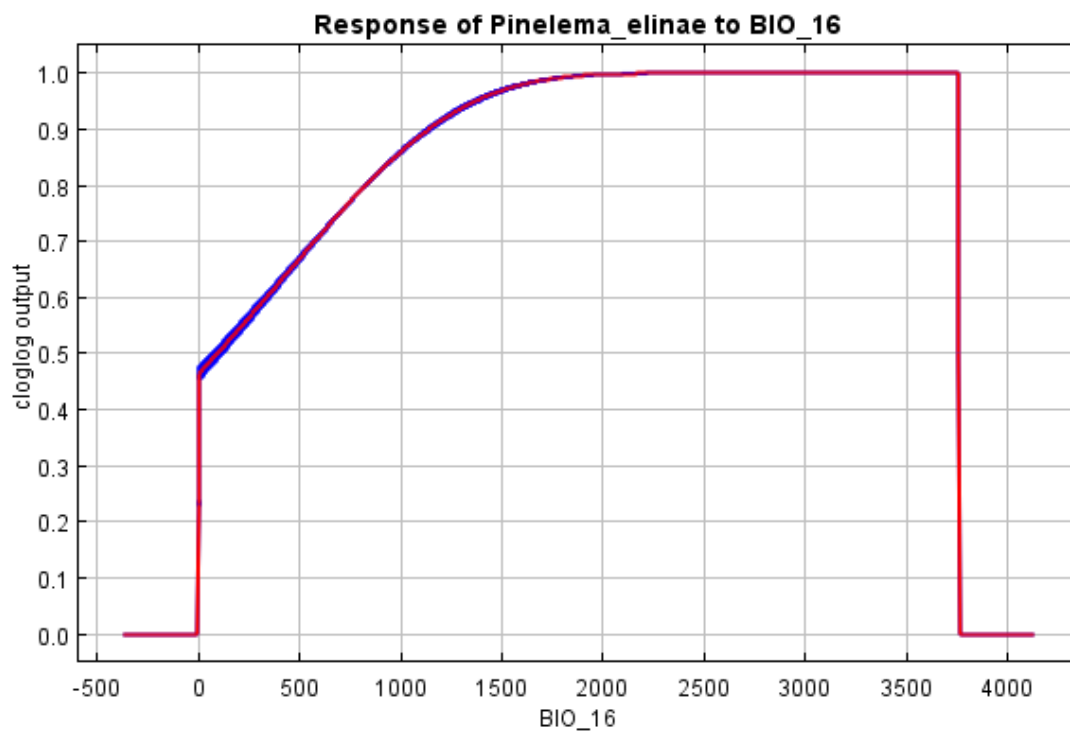


Figura 13: Curvas de resposta de *P. elinae* à variável precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO-16), para o período da última era glacial.

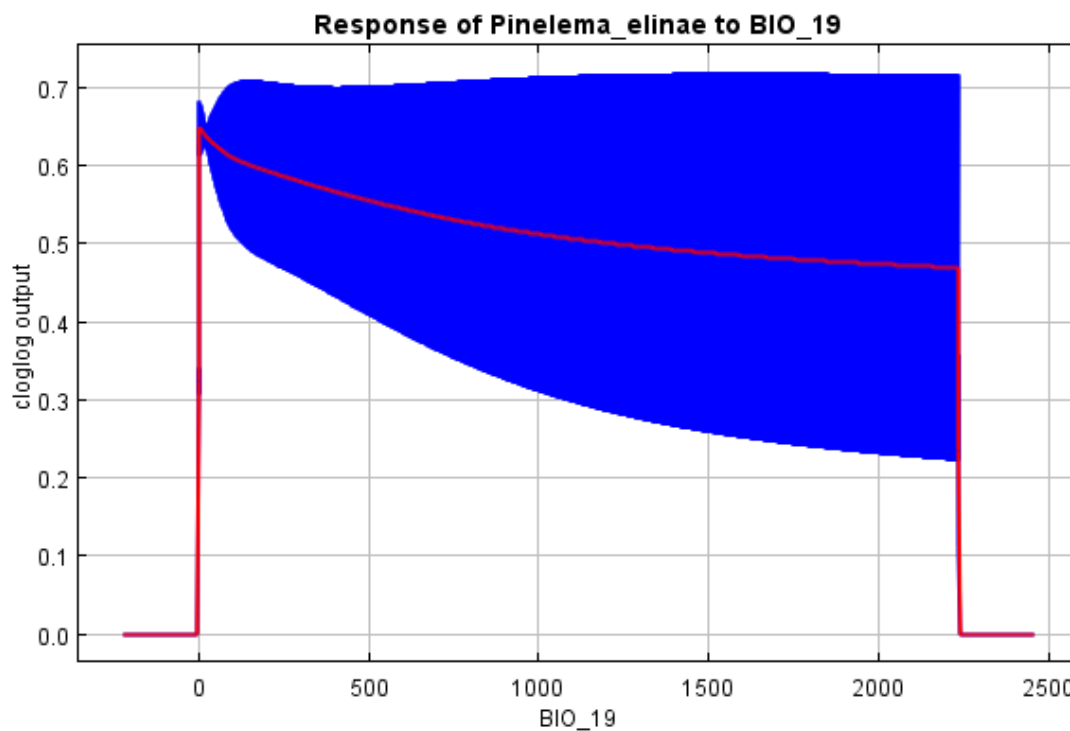


Figura 14: Curvas de resposta de *P. elinae* à variável precipitação do trimestre mais frio (BIO-19), para o período da última era glacial.

No Holoceno, as principais variáveis para o modelo de distribuição de *P. elinae* foi a precipitação do trimestre mais chuvoso (BIO-16), com 74,6% de contribuição e 65,4% de permutação, e a precipitação no trimestre mais frio (BIO-19), com 21,1% de contribuição e 31,3% de permutação.

As curvas de resposta revelaram padrões semelhantes aos observados no LGM: correlação positiva entre a adequabilidade de habitat e a precipitação no trimestre mais chuvoso (BIO-16, Figura 15) e correlação negativa com a precipitação no trimestre mais frio (BIO-19, Figura 16).

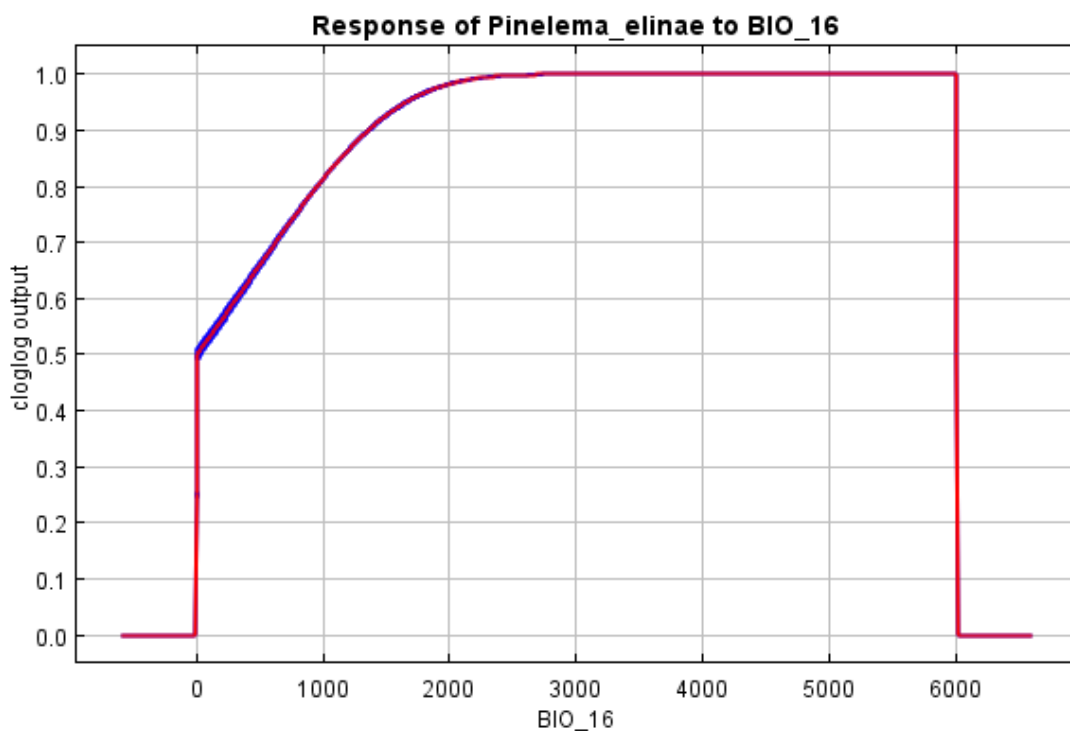


Figura 15: Curvas de resposta de *P. elinae* à variável precipitação do trimestre chuvoso (BIO-16), para o período Holoceno.

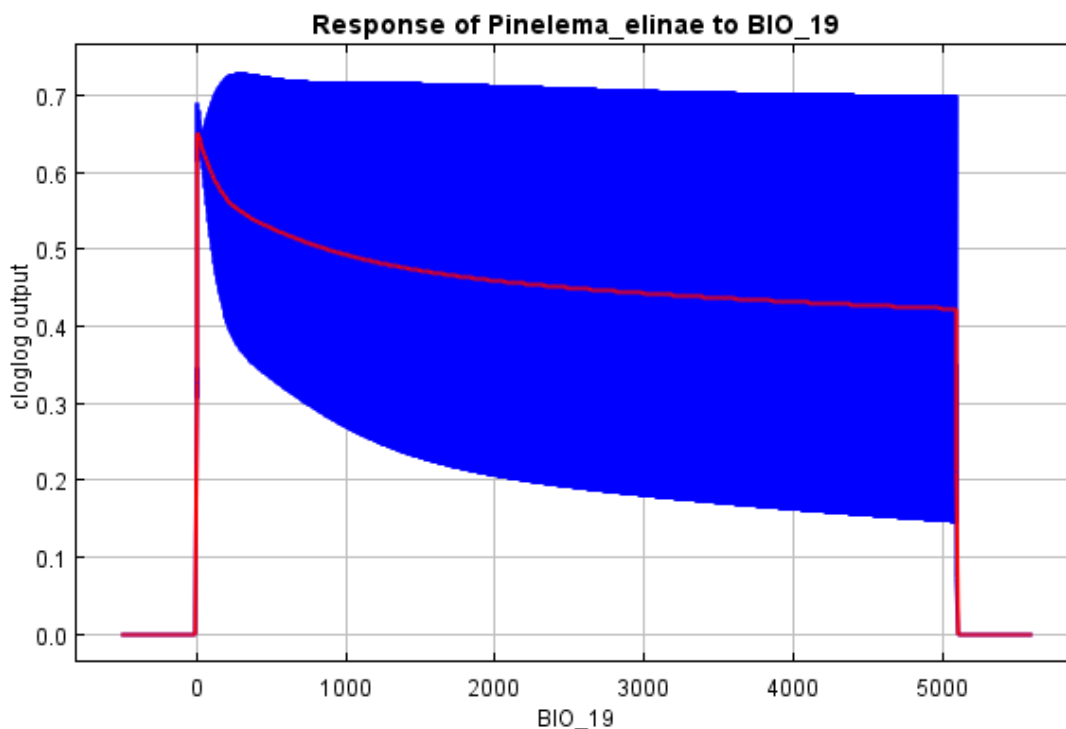


Figura 16: Curvas de resposta de *P. elinae* à variável precipitação no trimestre mais frio (BIO-19), para o período Holoceno.

Uso Antrópico do Solo, Projeções Futuras e Áreas Protegidas

A Serra do Ramalho, região com o maior número de cavidades registrando a ocorrência de *Pinelema elinae* e com a maior abundância de indivíduos coletados, foi analisada quanto às alterações no uso do solo entre os anos de 2008 (ano de publicação do Decreto nº 6.640) e 2023 (15 anos depois). Os resultados indicam uma redução aproximada de 4% (equivalente a 238 km²) das áreas florestadas e de cerca de 6% (4 km²) dos corpos hídricos superficiais. Notou-se também uma diminuição expressiva de aproximadamente 30% (218 km²) nas áreas não vegetadas, que incluem os afloramentos rochosos característicos da região (Tabela 1; Figura 17). Em contrapartida, observou-se um aumento significativo nas principais atividades antrópicas locais, com destaque para a expansão da agricultura em quase 140% (69 km²) e da pecuária em 14% (393 km²).

Tabela 1: Alterações no uso do solo para a região da Serra do Ramalho, estado da Bahia.

Uso do Solo	Área Ocupada		Percentual
	2008	2023	
Agricultura	50 km ²	119 km ²	+ 138%
Área Florestal	5.373 km ²	5.135 km ²	- 4.43%
Áreas Não-Vegetadas	728 km ²	510 km ²	- 29.94%
Pastejo	2.805 km ²	3.198 km ²	+ 14%
Corpos Hídricos	62 km ²	58 km ²	- 6.45%

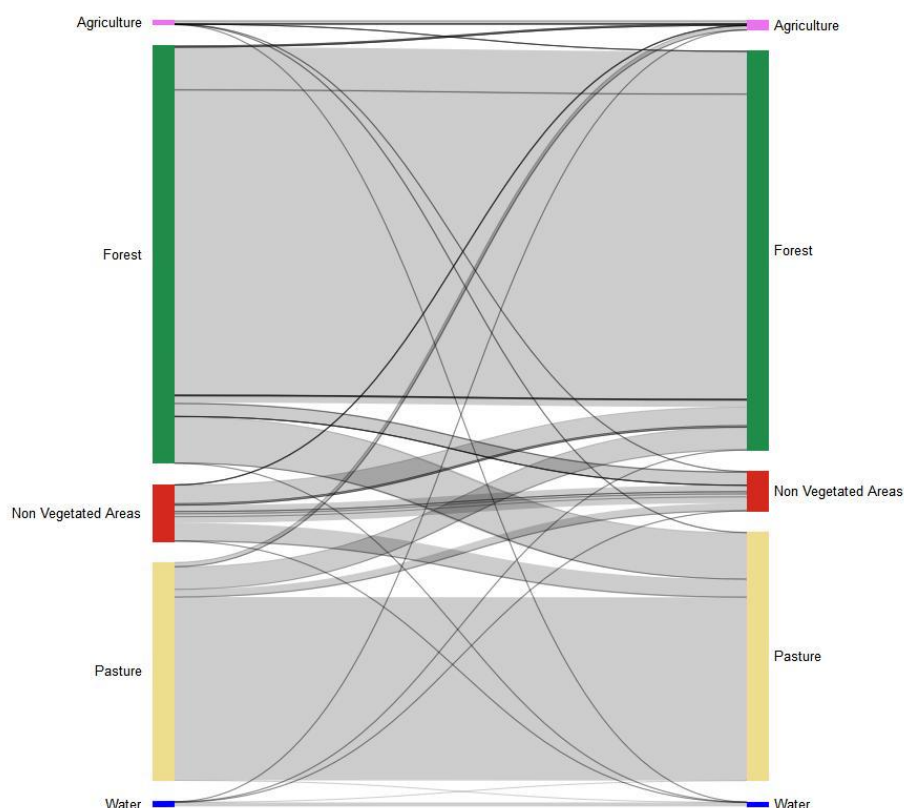


Figura 17: Gráfico de contingência mostrando as alterações no uso do solo da região da Serra do Ramalho, estado da Bahia, entre os anos de 2008 (à esquerda) e 2023 (à direita).

A análise do entorno da Lapa do Boqueirão (localidade-tipo de *P. elinae*), considerando um raio de 5 km ao redor da entrada, revelou mudanças pontuais no uso do solo. Embora tenha ocorrido uma discreta expansão de 0,05% (0,02 km²) na vegetação nativa e reduções de 55% (0,11 km²) na agricultura de subsistência e de 64% (2,95 km²) em usos antrópicos diversos, constatou-se um aumento na ocupação por pastagens (6,9%; 0,72 km²) e áreas urbanas (50%; 0,02 km²) no local. Além disso, observou-se uma redução de 0,2% (0,04 km²) de

afloramentos rochosos e o desaparecimento completo de corpos hídricos superficiais (Tabela 2).

Tabela 2: Alterações no uso do solo nos arredores da Lapa do Boqueirão, município de Carinhanha, estado da Bahia.

Uso do Solo	Área Ocupada		Percentual
	2008	2023	
Agricultura	0.20 km ²	0.09 km ²	- 55%
Área Florestal	41.35 km ²	41.37 km ²	+ 0.05%
Mosaico de Usos	4.58 km ²	1.63 km ²	- 64.4%
Áreas Urbanas	0.04 km ²	0.06 km ²	+ 50%
Pastejo	10.42 km ²	11.14 km ²	+ 6.9%
Afloramento Rochoso	19.72 km ²	19.68 km ²	- 0.2%
Corpos Hídricos	0.007 km ²	0 km ²	- 100%

Projeções futuras da distribuição potencial para *P. elinae*, sob o cenário climático SSP5-8.5 (Desenvolvimento movido a combustíveis fósseis), indicam que áreas com mais de 50% de adequabilidade de habitat estão concentradas, principalmente, nas regiões Centro-Oeste, Sudeste e Nordeste do Brasil (Figuras 18 e 19). Estas áreas estão associadas a locais com elevadas taxas de precipitação durante o trimestre mais chuvoso (BIO-16), variável que apresentou 84,4% de contribuição e 87,5% permutação no modelo.

Entretanto, apenas 17,6% dessas áreas adequadas (aproximadamente 18.690.470 km²) encontram-se atualmente inseridas em unidades de conservação legalmente instituídas (e.g., parques nacionais, reservas biológicas, monumentos naturais e estações ecológicas). Além disso, constata-se intensa pressão antrópica como agricultura, pecuária e mineração, especialmente, nas áreas com registros confirmados da espécie (Figura 19).

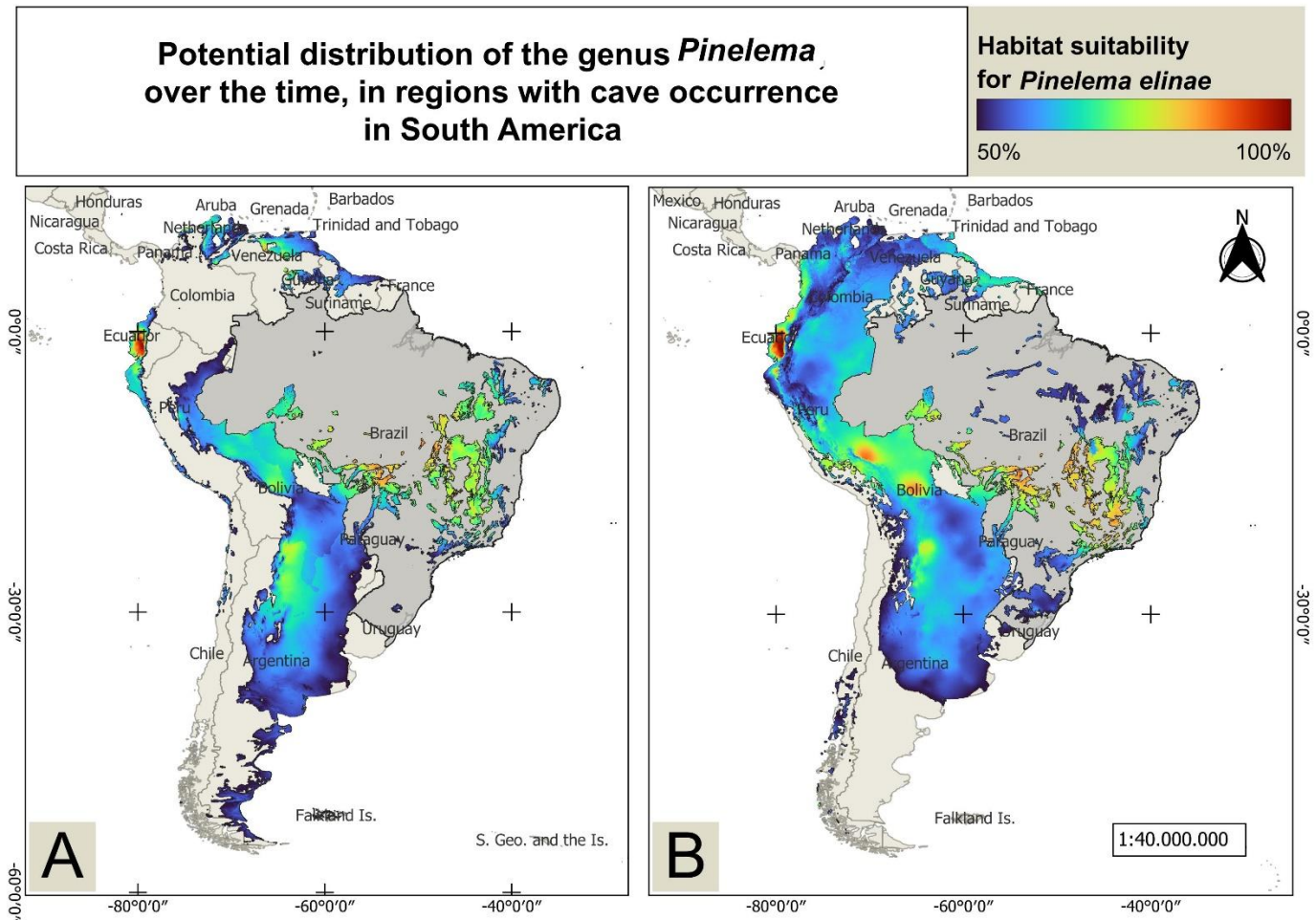


Figura 18: Mapa de distribuição potencial de *P. elinae* em regiões com ocorrência de cavernas e alta adequação de habitat na América do Sul, sendo: A – Época atual; B – Futuro, entre 2061 a 2080, conforme cenário SSP5-8.5 (Desenvolvimento Movido a Combustíveis Fósseis).

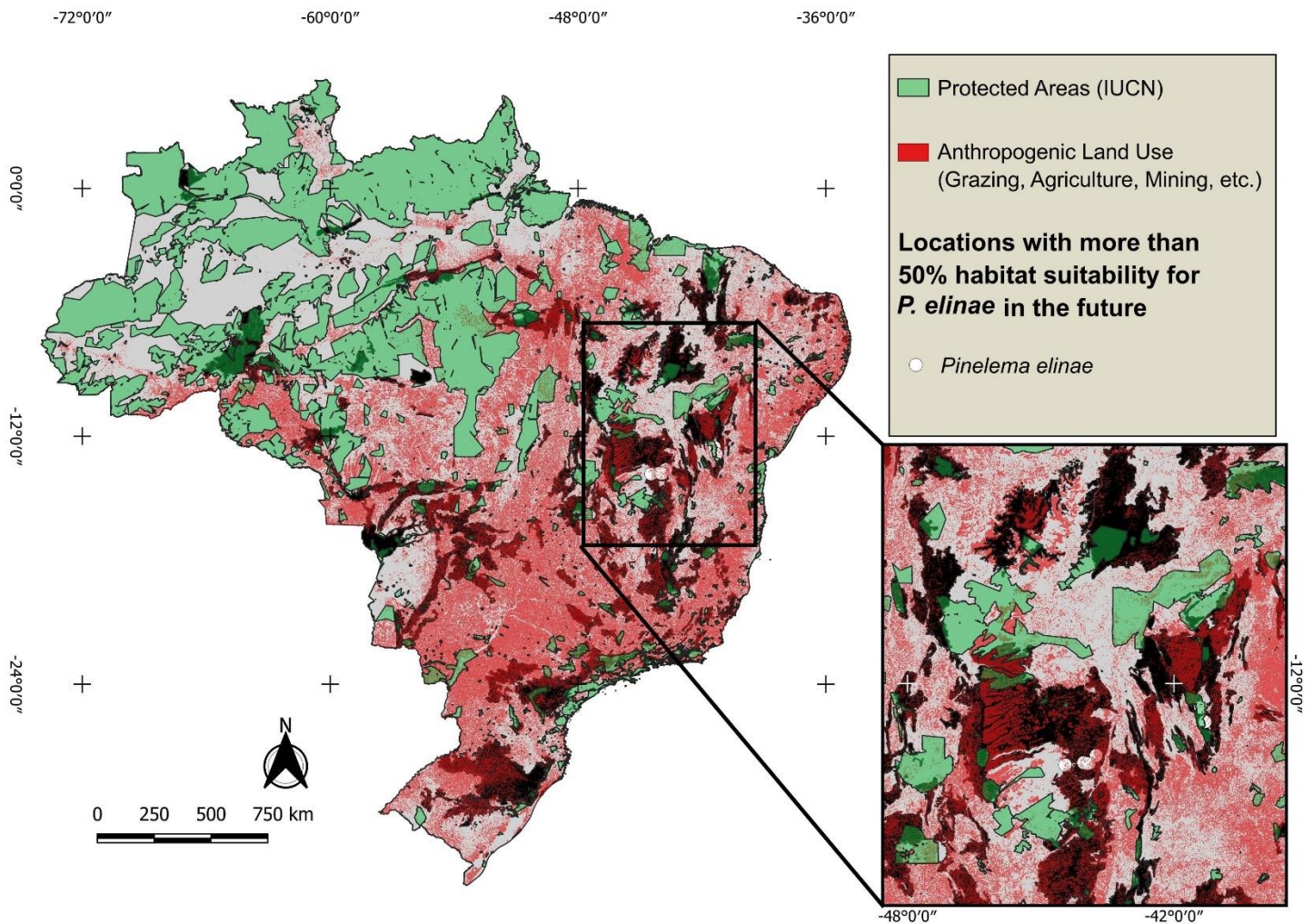


Figura 19: Mapa do Brasil com as regiões de mais de 50% de adequação de habitat para ocorrência de populações do gênero *Pinelema* no futuro (2061-2080 sob cenário SSP5-8.5), conjuntamente com as áreas de uso antrópico do solo e áreas de proteção ambiental registradas pela IUCN.

1.5 Discussão

Sobre a distribuição potencial de *Pinelema* no Neotrópico

Os modelos de distribuição potencial baseados em máxima entropia desenvolvidos para o gênero *Pinelema* apresentaram alta consistência preditiva quando avaliados por meio do índice contínuo de Boyce (Hirzel *et al.*, 2006). O elevado valor de Boyce obtido para o gênero indica uma forte relação positiva entre a adequabilidade do habitat prevista e as ocorrências observadas,

demonstrando que os modelos identificaram de forma eficaz áreas ambientalmente adequadas.

Para *Pinelema elinae*, o índice de Boyce foi inferior ao obtido para o modelo em nível de gênero, mas ainda assim indicou desempenho preditivo moderado a bom. Esse resultado é consistente com o esperado para espécies representadas por um número limitado de registros de ocorrência, para as quais a calibração e a avaliação dos modelos são inerentemente mais restritas (Elith *et al.*, 2006; Wisz *et al.*, 2008). Ainda assim, a associação positiva entre os gradientes de adequabilidade e a frequência de ocorrência sustenta a confiabilidade das predições geradas para *P. elinae*, especialmente quando interpretadas sob uma abordagem conservadora e exploratória.

Os resultados sugerem que a distribuição atual do gênero está associada a regiões com precipitação entre 600 e 900 mm no trimestre mais quente, baixa variação térmica diária e anual, e temperaturas médias entre 23 e 27 °C durante o período chuvoso. Para *P. elinae*, a principal variável preditora foi a precipitação no trimestre chuvoso, com preferência por áreas com mais de 1.500 mm e altitudes mais baixas. Essa divergência nos padrões climáticos preferenciais pode refletir um processo de segregação de nicho ancestral da espécie em relação aos demais representantes do gênero (Mammola & Isaia, 2014).

No contexto nacional, a maior distribuição potencial de *P. elinae* concentra-se nas regiões Norte e Centro-Oeste do Brasil, sugerindo que os registros previamente documentados na Serra do Ramalho e Chapada Diamantina (Brescovit *et al.*, 2023) representam remanescentes de populações historicamente isoladas. Além disso, os registros confirmados de coleta de espécimes na segunda região estão localizados em áreas classificadas pelo modelo como de baixa adequabilidade de habitat (~50%), o que corrobora a raridade da espécie em cavernas de natureza arenítica e siliciclástica da região (Brescovit *et al.*, 2023). O padrão observado reforça a necessidade de investigação dos fatores limitantes locais, como microclima subterrâneo e tipo de substrato, que passam despercebidos em análises macroecológicas envolvendo somente variáveis climáticas.

A elevada contribuição das variáveis BIO-2 (amplitude térmica diária) e BIO-7 (amplitude térmica anual), sugere que *Pinelema* apresenta sensibilidade a variações bruscas de temperatura, preferindo habitats com estabilidade térmica, característica típica de ambientes tropicais (Trewin, 2014). Este tipo de padrão também já foi observado em estudos com outros grupos de aranhas troglóbias (ver Mammola & Isaia, 2014).

A temperatura interna das cavernas reflete geralmente a média anual da temperatura epígea local (Moore & Nicholas, 1964), mas é modulada por fatores como fluxo de ar, fluxo hídrico e infiltração superficial (Mejía-Ortíz *et al.*, 2020). Dessa forma, os resultados obtidos sustentam a hipótese de que alterações na temperatura atmosférica superficial impactam diretamente o ambiente subterrâneo (Perrier *et al.*, 2005; Tobin *et al.*, 2013; Lunghi *et al.*, 2017; Mammola & Isaia, 2018; Mammola *et al.*, 2019; Cardoso *et al.*, 2024), em detrimento da condução térmica direta através das frestas entre as rochas (Domínguez-Villar *et al.*, 2013; Mammola *et al.*, 2019).

Esses achados também corroboram a hipótese de que espécies estritamente subterrâneas tendem a ter perfil estenotérmico, ou seja, possuem estreita faixa de tolerância térmica, operando de forma eficiente apenas em condições térmicas estáveis (Huey & Kingsolver, 1989). Isso se deve ao seu histórico evolutivo associado a ambientes com baixa variabilidade térmica e alta estabilidade (Mermillod-Blondin *et al.*, 2013; Di Lorenzo & Galassi, 2017; Mammola *et al.*, 2019; Mejía-Ortíz *et al.*, 2020). Esta especialização resulta na perda de mecanismos de termorregulação e de plasticidade metabólica (Huey & Kingsolver, 1989; Novak *et al.*, 2014; Raschmanová *et al.*, 2015), tornando as espécies particularmente vulneráveis a desvios térmicos significativos do seu ótimo fisiológico, podendo levar à perda irreversível de funções sistêmicas e à inibição da atividade enzimática (Hochachka & Somero, 2002; Di Lorenzo & Galassi, 2017).

Ainda que as relações entre a fisiologia dos animais e o ambiente subterrâneo permaneçam em parte controversas (ver Mammola *et al.*, 2019), o padrão de estenotermia observado justifica a ocupação preferencial de zonas mais profundas das cavernas por espécies do gênero (Wang & Ran, 1998; Zhu & Chen, 2002; Tong & Li, 2008a; 2008b; Chen & Zhu, 2009; Lin Pham & Li, 2009;

Wang & Li, 2010; Lin & Li, 2010; Wang & Li, 2012; 2016; Song *et al.*, 2017; Zhao *et al.*, 2018a; 2018b; Zhao, Li & Zhang, 2020; Chen *et al.*, 2021), onde a amplitude térmica é reduzida (1–2 °C), como resultado do desacoplamento térmico entre ambientes epígeos e hipógeos, e ao atraso ("lag-time") no transporte de sinal térmico (Mammola *et al.*, 2019; Mejía-Ortíz *et al.*, 2020).

A correlação positiva entre a adequabilidade de habitat para *P. elinae* e a precipitação no trimestre chuvoso (BIO-16) — que no Brasil corresponde ao período entre dezembro e março — destaca a relevância da umidade constante para a sobrevivência de artrópodes troglóbios. Devido à alta permeabilidade cuticular e baixa resistência à dessecação (Hadley *et al.*, 1981; Howarth, 1980, 1983), esses organismos requerem ambientes com umidade relativa próxima da saturação, frequentemente encontrados em zonas cársticas com altas taxas de infiltração hídrica da superfície.

A correlação negativa observada com os níveis de precipitação nos meses mais frios (BIO-19) pode refletir a vulnerabilidade de *P. elinae* a grandes variações térmicas. Durante o trimestre mais frio (correspondente à estação seca) é sugerido que a estabilidade ambiental no interior das cavernas exerce efeitos mais intensos sobre as comunidades subterrâneas (Cardoso *et al.*, 2024). Logo, a precipitação reduzida nesse período minimiza o impacto da convecção de calor pelas águas de percolação, garantindo maior estabilidade da temperatura no interior das cavernas (de Freitas & Littlejohn, 1987; Covington *et al.*, 2011; Mammola *et al.*, 2019).

A variável de altitude (ELEV) também apresentou contribuição significativa, refletindo a tendência de especialização altitudinal em espécies subterrâneas, muitas vezes confinadas a faixas topográficas onde ocorrem sistemas subterrâneos estáveis (Mammola *et al.*, 2018). A distribuição potencial de *P. elinae* parece, assim, condicionada a um conjunto restrito de fatores topográficos e pluviométricos, o que reforça seu status de endemismo e a elevada vulnerabilidade da espécie.

O que o passado nos mostra?

A reconstrução da distribuição potencial de *Pinelema elinae* em dois períodos paleoclimáticos — o Último Máximo Glacial (LGM, há cerca de 21 mil anos) e o Holoceno Médio (8,3 a 4,2 mil anos atrás) — forneceu *insights* relevantes sobre as influências climáticas na sobrevivência da espécie na região neotropical. Nossos resultados sugerem que houve fragmentação da distribuição da espécie durante o LGM e principalmente durante o Holoceno, o que reflete impactos das mudanças climáticas sobre a história evolutiva do grupo.

A baixa adequabilidade de habitat para o gênero *Pinelema* durante o LGM, combinada à fragmentação das populações de *P. elinae* em quatro regiões isoladas no Neotrópico, reforça o status do grupo como relictos na região. Esses dados sugerem que a chegada e o estabelecimento do gênero na América podem ter ocorrido há muito tempo, possivelmente durante a fase de Pangeia ou Gondwana.

A fragmentação da distribuição observada no LGM, associada à elevada importância da precipitação no trimestre mais chuvoso (BIO-16) para a ocorrência de *P. elinae*, indica que a disponibilidade hídrica foi um fator crucial para a sobrevivência das populações durante os períodos glaciais. Nesse contexto, as cavernas, conhecidas por serem ambientes climaticamente estáveis, com baixa variação de temperatura e altos índices de umidade proporcionados pelo tamponamento das rochas (Poulson & White, 1969; Culver, 1982; Howarth, 1983; Barr & Holsinger, 1985; Mammola *et al.*, 2019; Mejía-Ortiz *et al.*, 2020), serviram como múltiplos microrefúgios climáticos, favorecendo a persistência de populações frente as intensas oscilações térmicas e pluviométricas da época (Hewitt, 2000; Vegas-Vilarrubia *et al.*, 2011; Turchetto-Zolet *et al.*, 2013; Bryson *et al.*, 2014).

Segundo a teoria dos relictos e refúgios (Botosaneanu & Holsinger, 1991), mudanças climáticas de longo prazo, como as grandes glaciações, foram os principais impulsionadores da colonização de habitats subterrâneos por invertebrados, favorecendo a sobrevivência de populações no ambiente hipógeo e levando ao desaparecimento de populações epígeas (Holsinger, 1988; Culver & Pipan, 2010). Nossos modelos para o LGM apontam que esse processo também pode ter ocorrido com as aranhas *Pinelema* na região neotropical, em concordância com outros estudos de modelagem de distribuição de aranhas

subterrâneas (e.g., Mammola *et al.*, 2015; 2018). A persistência de *P. elinae* na região Nordeste do Brasil durante o LGM reforça essa hipótese.

Apesar das condições semiáridas semelhantes às atuais predominarem na região durante o LGM e o início do Holoceno — com vegetação tropical seca como a Caatinga (Behling *et al.*, 2000; Ledru *et al.*, 2006) — evidências geológicas e geomorfológicas (Auler & Smart, 2001; Wang *et al.*, 2004), aliadas à identificação de grandes depósitos de pólen (Behling *et al.*, 2000), indicam a ocorrência de um regime de chuvas intensas entre 40 mil e 14 mil anos atrás, promovendo umidade significativa na região. Esse cenário contrasta com outras áreas do Brasil submetidas a condições secas (Behling *et al.*, 2000; Hewitt, 2000; Behling, 2002; Ledru *et al.*, 2006; Turchetto-Zolet *et al.*, 2013), podendo ter fornecido refúgios climáticos essenciais, o que explica a presença de táxons troglóbios endêmicos e há muito tempo isolados nas cavernas da Serra do Ramalho e da Chapada Diamantina (Trajano *et al.*, 2016; Gallão & Bichuette, 2015; 2018; Brescovit *et al.*, 2023; Gallão *et al.*, 2023).

O aumento da precipitação na região Nordeste do país durante o LGM está associado ao deslocamento e persistência da Zona de Convergência Intertropical (ITCZ) centenas de quilômetros ao sul de seu limite atual, resultante da redução térmica do hemisfério norte, principalmente na região da Groenlândia (Behling *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2004; Ledru *et al.*, 2006). Atualmente a ITCZ localiza-se próxima ao equador, sendo o resultado do encontro de ventos alísios úmidos dos hemisférios norte e sul, que formam regimes intensos de chuva no Norte do Brasil (Hastenrath, 1991; Wang *et al.*, 2004).

Os padrões identificados nos modelos também refletem ao observado em espécies associadas a florestas tropicais secas, com fragmentação populacional durante períodos glaciais (e.g., Caetano *et al.*, 2008; Turchetto-Zolet *et al.*, 2013). Isto reforça a importância das mudanças climáticas do Quaternário como impulsionadoras de diferenciação e especiação por alopatria nesses grupos (Hewitt, 2000; Peres *et al.*, 2015) e também sustenta a hipótese de “cavernas como ilhas” (*sensu* Snowman *et al.*, 2010), atuando como ambientes espacialmente isolados que limitam o fluxo gênico entre populações, promovendo a diversificação evolutiva local — como observado em outros

estudos com aracnídeos subterrâneos (e.g., Hedin, 1997; Hedin & Thomas, 2010; Dixon & Zigler, 2011; Mammola *et al.*, 2015).

O isolamento durante o LGM pode ter resultado na divisão das populações de *Pinelema* em quatro grandes grupos putativos, localizados em refúgios com adequabilidade ambiental (apesar de baixa): Caribe, Bolívia-Paraguai, Argentina-Uruguai e Nordeste Brasileiro (conforme evidenciado nos modelos da Figuras 12). Além disso, pode ter ocorrido separação entre populações registradas de *P. elinae* da Serra do Ramalho e da Chapada Diamantina. No entanto, é fundamental descobrir e descrever novas espécies nas regiões isoladas, bem como realizar estudos genético-populacionais e filogeográficos para testar essa hipótese.

Por fim, os modelos paleoclimáticos mostram também uma redução de adequabilidades nas áreas previstas para o LGM, durante o Holoceno. A correlação positiva com a precipitação no trimestre mais chuvoso (BIO-16) justifica esta redução considerando o deslocamento da ITCZ para o norte da linha do equador durante o período (Martin *et al.*, 1997; Ledru *et al.*, 2006). Esse deslocamento, aliado à menor incidência solar no Hemisfério Sul, resultou em baixos índices de precipitação ao sul da ITCZ (Martin *et al.*, 1997; Ledru *et al.*, 2006), reduzindo a adequabilidade de habitat para *P. elinae* (Figura 12-B).

Urgência nos atos de conservação

As projeções futuras da distribuição potencial de *P. elinae* no Brasil, sob o cenário climático SSP5-8.5 (Riahi *et al.*, 2017) indicaram boa adequabilidade ambiental (>50%) em áreas predominantemente desprovidas de proteção legal (cerca de 82,4%), distribuídas principalmente nas regiões Centro-Oeste, Sudeste e Nordeste. De acordo com os critérios estabelecidos por Rodrigues *et al.* (2004), essa baixa representatividade em unidades de conservação revela a insuficiência na proteção de áreas prioritárias.

A sub-representação dessas áreas prioritárias aponta uma lacuna crítica na proteção de habitats potencialmente essenciais para a conservação de *P. elinae*. Destacando a necessidade de esforços direcionados à definição e implementação de estratégias de conservação em regiões com alta pluviosidade

na estação chuvosa (acima de 1.000 mm), baixa altitude e substrato geológico favorável à formação de sistemas cársticos, como forma de priorização territorial.

A região Centro-Oeste e parte do Sudeste brasileiro, com alta adequabilidade projetada, é dominada pela fitogeografia do Cerrado, considerada a savana tropical mais biodiversa do planeta (Klink & Machado, 2005). A elevada diversidade do Cerrado é associada à complexa estrutura do bioma, que engloba diferentes formações vegetacionais: o Campo Tropical (campo limpo), a Savana (campo sujo, campo cerrado e cerrado sensu stricto) e a Floresta Estacional (cerradão) (Batalha, 2011). Sua estrutura é composta de planaltos antigos e topografia suavemente ondulada, com clima tropical sazonal, definido por uma estação seca de abril a setembro e chuvas entre outubro e março, com média anual de precipitação em torno de 1.500 mm e temperatura média de 24°C (Fernandes *et al.*, 2016b). Os extremos térmicos, os longos períodos de estiagem, a baixa fertilidade do solo e as queimadas frequentes típicos dessa região atuam como filtros ecológicos, favorecendo altos níveis de diversidade e endemismo (Nascimento, 2001).

Apesar de sua importância ecológica e do reconhecimento como *hotspot* de biodiversidade global (Myers *et al.*, 2000; Silva & Bates, 2002; Klink & Machado, 2005; Strassburg *et al.*, 2017), o Cerrado apresenta níveis alarmantemente baixos de proteção formal. Estima-se que 46% de sua vegetação nativa já foi completamente suprimida, restando apenas 19,6% de cobertura remanescente intocada, resultado da expansão agropecuária (principalmente de culturas de soja e cana-de-açúcar) em conjunto com a fragilidade da legislação ambiental vigente. Atualmente, menos de 8% de sua área está legalmente protegida, sendo 4,9% composta por Áreas de Proteção Ambiental (APAs), que possuem eficácia limitada na conservação efetiva (Fernandes *et al.*, 2016b; Strassburg *et al.*, 2017).

Na região Nordeste do Brasil, a adequabilidade para *P. elinae* se concentra em áreas sob domínio da Caatinga, bioma caracterizado por florestas tropicais sazonalmente secas (STDFs) e clima semiárido, com baixa pluviosidade, relevo predominantemente plano e alta sazonalidade. Esta região sofre com secas severas e recorrentes (Nimer, 1972; Ab'Sáber, 1974; 2003; Santos *et al.*, 2011; Moro *et al.*, 2016; Teixeira *et al.*, 2021). Historicamente

negligenciada, a Caatinga recebeu os menores investimentos ambientais entre 1985 e 1996 (MMA 1999), o que resultou em grande desconhecimento sobre sua biodiversidade até o início dos anos 2000 (MMA, 2002; Brandão & Yamamoto, 2003; Bravo & Aguiar, 2006; Santos *et al.*, 2011).

Apesar disso, as STDFs são atualmente reconhecidas como importantes *hotspots* de biodiversidade, apresentando altos níveis de riqueza e endemismo (Ceballos & García, 1995; Trejo & Dirzo, 2000; Giulietti *et al.*, 2002; Mittermeier *et al.*, 2005; Suazo-Ortuño *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2011). Estudos recentes apontam que a Caatinga possui biodiversidade maior do que o previsto em antigas estimativas (Rodrigues, 1996; Giulietti *et al.*, 2002; Rodrigues & Santos, 2008; Zappi *et al.*, 2015; Queiroz *et al.*, 2017; Fernandes *et al.*, 2020; Teixeira *et al.*, 2021), especialmente entre táxons subterrâneos (Trajano *et al.*, 2016; Gallão & Bichuette, 2015; 2018; Gallão *et al.*, 2023).

Contudo, mesmo diante de sua importância, a Caatinga ainda possui baixa cobertura sob proteção legal. O Brasil não atingiu a meta de proteger 17% do bioma até 2020 (Brasil, 2015), e a aptidão agrícola das STDFs – devido à sazonalidade climática e à topografia plana – tem levado à intensificação da agricultura e pecuária, promovendo a perda de cerca de 50% da vegetação nativa e fragmentação da cobertura restante (Janzen, 1988; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa, 2010; Santos *et al.*, 2011; Teixeira *et al.*, 2021).

As principais causas da degradação das STDFs incluem agricultura, pecuária, espécies invasoras e construção de rodovias (Castelleti, 2003; Leal *et al.*, 2005; Antongiovanni *et al.*, 2018; Teixeira *et al.*, 2021), que levam a taxas de desmatamento comparáveis às de florestas tropicais úmidas (Miles *et al.*, 2006). Nossos dados de uso da terra corroboram isso, mostrando um aumento de 138% (~69 km²) na agricultura, juntamente com uma diminuição de 4% (~238 km²) na vegetação nativa na Serra do Ramalho entre 2008 e 2023.

Alterações na paisagem epígea têm repercussões diretas nos sistemas subterrâneos, interferindo nos regimes hidrológicos, nos processos erosivos e no aporte de matéria orgânica para o interior – elementos essenciais para a manutenção das cadeias tróficas subterrâneas (Wilhelm *et al.*, 2006; Trajano *et al.*, 2009; Bichuette & Trajano, 2010; Schneider *et al.*, 2011; Souza-Silva *et al.*,

2015; Culver & Pipan, 2019; Mammola *et al.*, 2019; Piccini *et al.*, 2019; Moldovan *et al.*, 2020; Cardoso *et al.*, 2021; Fraga *et al.*, 2023). Além disso, degradações nos arredores das cavernas podem induzir a migração de espécies superficiais para o ambiente hipógeo, gerando competição com espécies tipicamente subterrâneas (Fraga *et al.*, 2023).

As mudanças climáticas intensificam esse quadro, principalmente com o agravamento da desertificação da Caatinga (Rodrigues *et al.*, 1995; Silva *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2011). Vários estudos já demonstraram os efeitos do aquecimento global sobre os habitats subterrâneos (Badino, 2004; Domínguez-Villar *et al.*, 2015; Šebela *et al.*, 2015; Covington & Perne, 2016; Pipan *et al.*, 2019), impactando severamente sua biota, cuja baixa tolerância térmica e isolamento geográfico limitam a capacidade de resposta a alterações na temperatura (Mammola *et al.*, 2019).

Diante disto, é fundamental fomentar pesquisas de longo prazo para aprofundar o conhecimento sobre a biodiversidade e distribuição de espécies do Cerrado e da Caatinga, bem como buscar recuperar áreas degradadas (Santos *et al.*, 2011; Albuquerque *et al.*, 2012). Particularmente, regiões cársticas como a Serra do Ramalho necessitam urgentemente da criação de unidades de conservação, especialmente em áreas identificadas neste estudo como prioritárias para a conservação da fauna subterrânea.

A região da Serra do Ramalho é uma das áreas mais importantes para a biologia subterrânea no Brasil, reconhecida como um *hotspot* de riqueza de espécies (Trajano *et al.*, 2016), particularmente de troglóbios, com mais de 40 espécies documentadas (Bichuette & Trajano, 2005; Bichuette & Rizzato, 2012; Campos-Filho *et al.*, 2014, 2019, 2022; Bertani *et al.*, 2018; Assis *et al.*, 2021; Golovatch *et al.*, 2022; Pellegrini *et al.*, 2022; Brecovit *et al.*, 2023; Cordeiro *et al.*, 2023; Ferreira & Souza-Silva, 2023). No entanto, esta região carece de proteção legal efetiva (Gallão & Bichuette, 2018; Brecovit *et al.*, 2023) e está sujeita a ameaças recorrentes, incluindo desmatamento (principalmente associado à produção de carvão vegetal), expansão agrícola e interesse na mineração de metais raros (por exemplo, nióbio) (Silva Junior & Campos, 2016; Gallão & Bichuette, 2018; Assis *et al.*, 2021). Nossos resultados corroboram esse cenário, revelando perda significativa de vegetação e crescente invasão

antrópica, com mudanças marcantes no uso da terra entre 2008 e 2023 na Serra do Ramalho, particularmente nos arredores da Lapa do Boqueirão, localidade-tipo de *P. elinae*.

Neste contexto, *Pinelema elinae*, uma espécie estritamente subterrânea (troglóbia) e altamente endêmica, pertencente a uma linhagem de aranhas considerada relictas na América do Sul (Brescovit *et al.*, 2023), e que ocorre em áreas fortemente afetadas por pressões antropogênicas, deve ser reavaliada segundo os critérios da Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN (ICMBio, 2025) e tratada como espécie prioritária nas políticas de conservação.

Assim, o estabelecimento de uma Unidade de Conservação destinada à proteção da área cárstica da Serra do Ramalho (Gallão & Bichuette, 2018) deve ser fortemente incentivado, particularmente em áreas identificadas neste estudo como prioritárias para a conservação devido à sua alta adequação de habitat. *Pinelema elinae* poderia potencialmente atuar como uma espécie guarda-chuva para outros táxons troglóbios na região, bem como para espécies troglófilas (espécies com populações-fonte epígeas e hipógeas e indivíduos que transitam entre esses ambientes, *sensu* Trajano, 2012). Sabe-se que os troglófilos desempenham um papel fundamental na estrutura das teias alimentares subterrâneas e são também cruciais para a manutenção do fluxo genético e da introgressão genética entre as populações da superfície e as que habitam cavernas; no entanto, são frequentemente negligenciados nas avaliações de relevância utilizadas para definir áreas prioritárias de proteção do Decreto Brasileiro n.º 6.640/2008 (Trajano & Bessi, 2017; Duarte *et al.*, 2025).

1.6 Conclusões

Os resultados obtidos a partir da modelagem de distribuição potencial de *Pinelema* e *P. elinae*, evidenciaram forte correlação do grupo com condições climáticas específicas, marcadas pela baixa variação térmica e os altos índices de pluviosidade. As reconstruções paleoclimáticas forneceram importantes informações sobre a história evolutiva do grupo, como a importância de refúgios climáticos no Neotrópico para a persistência das populações durante períodos glaciais e no Holoceno. Ademais, a identificação de áreas futuras com alta

adequabilidade de nichos para *P. elinae* na região centro-oeste, sudeste e nordeste brasileira, associada à análise do impacto do uso antrópico do solo, reforça a necessidade da implementação de políticas de conservação que protejam as áreas cársticas e cavernas, principalmente na região da Serra do Ramalho no estado da Bahia.

Referências

- AB'SABER, A. N. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. **Geomorfologia**, v. 43, p. 1–39, 1974.
- AB'SABER, A. N. **Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. Cotia, SP: Ateliê Editorial, 2003. v. 2
- AIELLO-LAMMENS, M. E.; BORJA, R. A.; RADOSAVLJEVIC, A.; VILELA, B.; ANDERSON, R. P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. **Ecography**, v. 38, p. 541–545, 2015.
- ALBUQUERQUE, U.; ARAÚJO, E.; EL-DEIR, A. C. A. Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. **The Scientific World Journal**, p. 1–18, 1 jan. 2012.
- ANDERSON, R. P.; LEW, D.; PETERSON, A. T. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. **Ecological Modelling**, v. 162, n. 3, p. 211–232, abr. 2003.
- ANTONGIOVANNI, M.; VENTICINQUE, E. M.; FONSECA, C. R. Fragmentation patterns of the Caatinga drylands. **Landscape Ecology**, v. 33, n. 8, p. 1353–1367, 20 ago. 2018.
- ARAÚJO, M. B. et al. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. **Global Change Biology**, v. 10, n. 9, p. 1618–1626, 17 set. 2004.
- ASSIS, L. de; VON SCHIMONSKY, D. M.; BICHUETTE, M. E. The first troglobitic *Pseudochthonius* Balzan, 1892 (Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from the karst area of Serra do Ramalho, Brazil: a threatened species. **Subterranean Biology**, v. 40, p. 109–128, 23 nov. 2021.
- AULER, A.; RUBBIOLI, E.; BRANDI, R. **As Grandes Cavernas do Brasil**. 1. ed. Belo Horizonte: Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas, 2001. v. 1
- AULER, A. S.; SMART, P. L. Late Quaternary Paleoclimate in Semiarid Northeastern Brazil from U-Series Dating of Travertine and Water-Table Speleothems. **Quaternary Research**, v. 55, n. 2, p. 159–167, 20 mar. 2001.
- AUSTIN, M. P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. **Ecological Modelling**, v. 157, n. 2–3, p. 101–118, nov. 2002.
- BADINO, G. Cave temperatures and global climatic change. **International Journal of Speleology**, v. 33, n. 1/4, p. 103–113, jan. 2004.
- BARR, T. C.; HOLSINGER, J. R. Speciation in Cave Faunas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1, p. 313–337, nov. 1985.
- BATALHA, M. A. The Brazilian cerrado is not a biome. **Biota Neotropica**, v. 11(1), 2011.

BEHLING, H. et al. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. **Quaternary Science Reviews**, v. 19, n. 10, p. 981–994, jun. 2000.

BEHLING, H. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 177, n. 1–2, p. 19–27, jan. 2002.

BERTANI, R.; VON SCHIMONSKY, D. M.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Four new troglophilic species of *Loxosceles* Heineken & Lowe, 1832: Contributions to the knowledge of recluse spiders from Brazilian caves (Araneae, Sicariidae). **ZooKeys**, v. 2018, n. 806, p. 47–72, 2018.

BICHUETTE, M. E.; RIZZATO, P. P. 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, n. 1, 12 set. 2012.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. A new cave species of *Rhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae) from Serra do Ramalho, northeastern Brazil, with notes on ecology and behavior. **Neotropical Ichthyology**, v. 3, n. 4, p. 587–595, dez. 2005.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Conservation of subterranean fishes. Em: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. C. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield: CRC Press, 2010. p. 65–80.

BOTOSANEANU, L.; HOLSINGER, J. Some aspects concerning colonization of the subterranean realm – especially subterranean waters: a response to Rouch and Danielopol, 1987. **Stygologia**, v. 6, p. 11–39, 1991.

BRANDÃO, C. R. F.; YAMAMOTO, C. I. Invertebrados da caatinga. Em: SILVA, J. M. C. et al. (Eds.). **Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2003. p. 135–140.

BRASIL. **Ministério do Meio Ambiente - MMA. Decreto Nº 6.640, de 7 de Novembro de 2008**. Diário Oficial da República Federativa do Brasil, Brasília, 2008. Available from url: <http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_Ato2007-2010/2008/Decreto/D6640.htm>. Accessed on 2025-01-26.

BRASIL. **Fifth National Report to the Convention on Biological Diversity: Brazil**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 2015. Available from url: <<https://www.cbd.int/doc/world/br/br-nr-05-en.pdf>>. Accessed on 2025-01-26.

BRAVO, F.; AGUIAR, C. M. L. Inventários e situação da biodiversidade de insetos no semi-árido brasileiro. Em: QUEIROZ, L. P.; RAPINI, A.; GIULIETTI, A. M. (Eds.). **Rumo ao amplo conhecimento da biodiversidade do semi-árido brasileiro**. Brasília: Ministério da Ciência e Tecnologia, 2006. p. 87–89.

- BREINER, F. T.; NOBIS, M. P.; BERGAMINI, A.; GUIBAN, A. Optimizing ensembles of small models for predicting the distribution of species with few occurrences. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 9, n. 4, p. 802–808, 23 abr. 2018.
- BRESCOVIT, A. D.; GALLÃO, J. E.; CIZAUSKAS, I. A new species of *Pinelema* Wang & Li, 2012, a relictual telemid spider inhabiting caves in Brazil (Araneae, Telemidae). **Zootaxa**, v. 5383, n. 3, p. 352–364, 12 dez. 2023.
- BROENNIMANN, O.; DI COLA, V.; GUIBAN, A. **ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods**. R package version 4.1.3, 2026. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=ecospat>.
- BROWN, JASON L.; HILL, DANIEL J.; DOLAN, AISLING M.; CARNAVAL, ANA C. HAYWOOD, ALAN M. **PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas**. Scientific Data, 2018.
- BRYSON, R. W. et al. Caves as microrefugia: Pleistocene phylogeography of the troglomorphic North American scorpion *Pseudouroctonus reddelli*. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, n. 1, p. 9, 16 dez. 2014.
- CAETANO, S. et al. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). **Molecular Ecology**, v. 17, n. 13, p. 3147–3159, 28 jul. 2008.
- CAMP, C. D. et al. Role of temperature in determining relative abundance in cave twilight zones by two species of lungless salamander (family Plethodontidae). **Canadian Journal of Zoology**, v. 92, n. 2, p. 119–127, fev. 2014.
- CAMPOS-FILHO, I. S.; ARAUJO, P. B.; BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E.; TAITI, S. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Brazilian caves. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 172, n. 2, p. 360–425, out. 2014.
- CAMPOS-FILHO, I. S.; FERNANDES, C. S.; CARDOSO, G. M.; BICHUETTE, M. E.; AGUIAR, J. O.; TAITI, S. Two new species and new records of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Brazilian caves. **Zootaxa**, v. 4564, n. 2, 6 mar. 2019.
- CAMPOS-FILHO, I. S.; GALLO, J. S.; GALLÃO, J. E.; TORRES, D. F.; HORTA, L.; CARPIO-DÍAZ, Y. M.; LÓPEZ-OROZCO, C. M.; BORJA-ARRIETA, R.; AGUIAR, J. O.; BICHUETTE, M. E. Unique and fragile diversity emerges from Brazilian caves – two new amphibious species of *Xangoniscus* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014 (Oniscidea, Styloniscidae) from Serra do Ramalho karst area, state of Bahia, Brazil. **Subterranean Biology**, v. 42, p. 1–22, 10 jan. 2022.
- CARDOSO, P. Diversity and community assembly patterns of epigean vs. troglomorphic spiders in the Iberian Peninsula. **International Journal of Speleology**, v. 41, n. 1, p. 83–94, jan. 2012.

- CARDOSO, R. C.; FERREIRA, R. L.; SOUZA-SILVA, M. Priorities for cave fauna conservation in the Iuiú karst landscape, northeastern Brazil: a threatened spot of troglobitic species diversity. **Biodiversity and Conservation**, v. 30, n. 5, p. 1433–1455, 20 abr. 2021.
- CARDOSO, R. C.; FERREIRA, R. L.; SOUZA-SILVA, M. Caves' environmental stability shaping subterranean biodiversity in the neotropics. **Acta Oecologica**, v. 125, p. 104036, dez. 2024.
- CASTELLETTI, C. H. M. Estratégias para Conservação da Biodiversidade. Em: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003. p. 719–734.
- CEBALLOS, G.; GARCÍA, A. Conserving Neotropical Biodiversity: The Role of Dry Forests in Western Mexico. **Conservation Biology**, v. 9, n. 6, p. 1349–1356, 19 dez. 1995.
- CHEN, Z. E. et al. *Pinelema mulunensis* sp. nov. and *Stedocys vittiformis* sp. nov., two new species from southern China (Arachnida: Araneae). **Acta Arachnologica Sinica**, v. 30, n. 1, p. 9–19, 2021.
- CIZAUSKAS, I. **Análise da diversidade funcional e dos padrões de riqueza de aranhas cavernícolas do Brasil e um modelo de mapeamento**. Dissertação - Mestrado em Zoologia—São Paulo: Universidade de São Paulo, 5 abr. 2017.
- CORDEIRO, I. R. S.; BICHUETTE, M. E.; MOREIRA, F. F. F. A New Species of *Spelaeometra* Polhemus & Ferreira, 2018 (Hemiptera: Heteroptera: Hydrometridae) from a Hotspot of Troglobites in Brazil, Serra do Ramalho Karst Area. **Animals**, v. 13, n. 20, p. 3199, 13 out. 2023.
- CORDEIRO, L. M.; BORGHEZAN, R.; TRAJANO, E. Subterranean biodiversity in the Serra da Bodoquena karst area, Paraguay river basin, Mato Grosso do Sul, Southwestern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 3, set. 2014.
- COVINGTON, M. D. et al. Mechanisms of heat exchange between water and rock in karst conduits. **Water Resources Research**, v. 47, n. 10, 15 out. 2011.
- COVINGTON, M. D.; PERNE, M. Consider a cylindrical cave: A physicist's view of cave and karst science. **Acta Carsologica**, v. 44, n. 3, 9 fev. 2016.
- CULVER, D. C. **Cave Life. Evolution and Ecology**. Cambridge, Massachusetts and London, England: Harvard University Press, 1982.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. Climate, abiotic factors, and the evolution of subterranean life. **Acta Carsologica**, v. 39, n. 3, 1 dez. 2010.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats (2 nd)**. 2. ed. New York: Oxford University Press, 2019.
- DE FREITAS, C. R.; LITTLEJOHN, R. N. Cave climate: Assessment of heat and moisture exchange. **Journal of Climatology**, v. 7, n. 6, p. 553–569, 28 nov. 1987.

DI LORENZO, T.; GALASSI, D. Effect of Temperature Rising on the Stygobitic Crustacean Species *Diacyclops belgicus*: Does Global Warming Affect Groundwater Populations? **Water**, v. 9, n. 12, p. 951, 7 dez. 2017.

DIMITROV, D.; ASTRIN, J. J.; HUBER, B. A. Pholcid spider molecular systematics revisited, with new insights into the biogeography and the evolution of the group. **Cladistics**, v. 29, n. 2, p. 132–146, 2 abr. 2013.

DIXON, G. B.; ZIGLER, K. S. Cave-Obligate Biodiversity on the Campus of Sewanee: The University of the South, Franklin County, Tennessee. **Southeastern Naturalist**, v. 10, n. 2, p. 251–266, jun. 2011.

DOMÍNGUEZ-VILLAR, D. et al. Reconstruction of cave air temperature based on surface atmosphere temperature and vegetation changes: Implications for speleothem palaeoclimate records. **Earth and Planetary Science Letters**, v. 369–370, p. 158–168, maio 2013.

DOMÍNGUEZ-VILLAR, D. et al. Is global warming affecting cave temperatures? Experimental and model data from a paradigmatic case study. **Climate Dynamics**, v. 45, n. 3–4, p. 569–581, 28 ago. 2015.

DORMANN, C. F.; ELITH, J.; BACHER, S.; BUCHMANN, C.; CARL, G.; CARRÉ, G.; MARQUÉZ, J. R. G.; GRUBER, B.; LAFOURCADE, B.; LEITÃO, P. J.; MÜNKEMÜLLER, T.; MCCLEAN, C.; OSBORNE, P. E.; REINEKING, B.; SCHRÖDER, B.; SKIDMORE, A. K.; ZURELL, D.; LAUTENBACH, S. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography**, v. 36, n. 1, p. 27–46, 18 jan. 2013.

DUARTE, M. V. S. A.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian Troglophilic Biodiversity: a neglected fauna in conservation actions. **Biota Neotropica**, v. 25, n. 3, 2025.

ELITH, J. et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. **Ecography**, v. 29, n. 2, p. 129–151, 29 abr. 2006.

ELITH, J.; PHILLIPS, S. J.; HASTIE, T.; DUDÍK, M.; CHEE, Y. E.; YATES, C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 1, p. 43–57, jan. 2011.

EXAVIER, R.; ZEILHOFER, P. **OpenLand: Quantitative Analysis and Visualization of LUCC**. R package version 1.0.3, 2024. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=OpenLand>.

FERNANDES, C. S.; BATALHA, M. A.; BICHUETTE, M. E. Does the Cave Environment Reduce Functional Diversity? **PLOS ONE**, v. 11, n. 3, p. e0151958, 22 mar. 2016a.

FERNANDES, G. et al. Cerrado: um bioma rico e ameaçado. Em: PEIXOTO, A. L.; LUZ, J. R. P.; BRITO, M. A. (Eds.). **Conhecendo a biodiversidade**. Brasília: MCTIC, CNPq, PPBio, p. 68-84, 2016b.

- FERNANDES, M. F.; CARDOSO, D.; DE QUEIROZ, L. P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. **Journal of Arid Environments**, v. 174, p. 104079, mar. 2020.
- FERREIRA, R. L. et al. Spatial and temporal fluctuations of the abundance of Neotropical cave-dwelling moth *Hypena* sp. (Noctuidae, Lepidoptera) influenced by temperature and humidity. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 47–60, 24 jul. 2015.
- FERREIRA, R. L.; SOUZA-SILVA, M. Beyond Expectations: Recent Discovery of New Cave-Restricted Species Elevates the Água Clara Cave System to the Richest Hotspot of Subterranean Biodiversity in the Neotropics. **Diversity**, v. 15, n. 12, p. 1215, 14 dez. 2023.
- FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37 (12), p. 4302-4315, 2017.
- FIELDING, A. H.; BELL, J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. **Environmental Conservation**, v. 24, n. 1, p. 38–49, 10 mar. 1997.
- FORDHAM, D. A.; SALTRÉ, F.; HAYTHORNE, S.; WIGLEY, T. M. L.; OTTO-BLIESNER, B. L.; CHAN, K. C.; BROOK, B. W. PaleoView: a tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. **Ecography**, v. 40, n. 11, p. 1348–1358, 12 nov. 2017.
- FRAGA, R. et al. Caves as wildlife refuges in degraded landscapes in the Brazilian Amazon. **Scientific Reports**, v. 13, n. 1, p. 6055, 13 abr. 2023.
- GAIA, J. A. et al. Modelagem e distribuição potencial de espécies arbóreas relevantes para a dinâmica sociocultural e ecológica do Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. **Sociedade & Natureza**, v. 32, p. 832–846, 17 nov. 2020.
- GALLÃO, J. E. et al. There and Back Again—The Igatu Hotspot Siliciclastic Caves: Expanding the Data for Subterranean Fauna in Brazil, Chapada Diamantina Region. **Diversity**, v. 15, n. 9, p. 991, 4 set. 2023.
- GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Taxonomic distinctness and conservation of a new high biodiversity subterranean area in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciencias**, v. 87, n. 1, p. 209–217, 1 mar. 2015.
- GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, v. 746, p. 1–23, 2018.
- GALLO, J. S.; BICHUETTE, M. E. O que mudou na distribuição dos diplópodes *Pseudonannolene* SILVESTRI, 1895 nas cavernas do Brasil 18 anos após da sinopse de Trajano e colaboradores (2000)? **Espeleo-Tema**, v. 29, n. 1, p. 41–55, 2019.

- GARRISON, N. L. et al. Spider phylogenomics: untangling the Spider Tree of Life. **PeerJ**, v. 4, p. e1719, 23 fev. 2016.
- GILBERT, J.; DANIELPOL, D. L.; ATANFORD, J. **Groundwater Ecology**. 1. ed. New York: Academic Press, 1994. v. 1.
- GIULIETTI, A. M. et al. Espécies endêmicas da Caatinga. Em: SAMPAIO, E. V. S. B. et al. (Eds.). **Vegetação e Flora da Caatinga**. Recife: Associação Plantas do Nordeste, 2002. p. 103–118.
- GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 38, p. 549–584, 1 jan. 1994.
- GOLOVATCH, S. I.; GALLO, J. S.; BICHUETTE, M. E. Two new species of the millipede family Trichopolydesmidae from Bahia state, northeastern Brazil, including a remarkable threatened troglobiont (Diplopoda, Polydesmida). **Zootaxa**, v. 5115, n. 3, p. 419–437, 15 mar. 2022.
- GÓMEZ, J.; SCHOBENHAUS, C.; MONTES, N. E. **Geological Map of South America 2018 Scale 1:5.000.000**. Commission for the Geological Map of the World (CGMW), Colombian Geological Survey and Geological Survey of Brazil. Paris, 2019.
- GUISAN, A. et al. Using Niche-Based Models to Improve the Sampling of Rare Species. **Conservation Biology**, v. 20, n. 2, p. 501–511, 27 abr. 2006.
- HADLEY, N. F.; AHEARN, G. A.; HOWARTH, F. Water and metabolic relations of cave-adapted and epigean lycosid spiders in Hawaii. **Journal of Arachnology**, v. 9, p. 215–222, 1981.
- HARVEY, M. S. **Catalogue of the Smaller Arachnid Orders of the World**. [s.l.] CSIRO Publishing, 2003.
- HASTENRATH, S. **Climate dynamics of the tropics**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1991.
- HEDIN, M. C. Molecular phylogenetics at the population/species interface in cave spiders of the southern Appalachians (Araneae:Nesticidae:Nesticus). **Molecular Biology and Evolution**, v. 14, n. 3, p. 309–324, 1 mar. 1997.
- HEDIN, M.; THOMAS, S. M. Molecular systematics of eastern North American Phalangodidae (Arachnida: Opiliones: Laniatores), demonstrating convergent morphological evolution in caves. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 54, n. 1, p. 107–121, jan. 2010.
- HEWITT, G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. **Nature**, v. 405, 22 jun. 2000.
- HIJMANS, R. **terra: Spatial Data Analysis**. R package version 1.7-83, 2024. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=terra>.
- HIJMANS, R. **geodata: Access Geographic Data**. R package version 0.6-6, 2025. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=geodata>.

HIRZEL, A. H.; LE LAY, G.; HELFER, V.; RANDIN, C.; GUIBAN, A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. **Ecological Modelling**, v. 199, n. 2, p. 142–152, nov. 2006.

HOCHACHKA, P.; SOMERO, G. **Biochemical Adaptation, Mechanism and Physiological Evolution**. New York: Oxford University Press, 2002.

HOLSINGER, J. R. Troglobites: The Evolution of Cave-Dwelling Organisms. **American Scientist**, 1988.

HOSE, G. C.; CHARITON, A. A.; DAAM, M. A.; DI LORENZO, T.; GALASSI, D. M. P.; HALSE, S. A.; REBOLEIRA, A. S. P. S.; ROBERTSON, A. L.; SCHMIDT, S. I.; KORBEL, K. L. Invertebrate traits, diversity and the vulnerability of groundwater ecosystems. **Functional Ecology**, v. 36, n. 9, p. 2200–2214, 30 set. 2022.

HOWARTH, F. G. The zoogeography of specialized cave animals: A bioclimatic model. **Evolution**, v. 34, n. 2, p. 394–406, 31 mar. 1980.

HOWARTH, F. G. Ecology of Cave Arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 28, n. 1, p. 365–389, jan. 1983.

HUEY, R. B.; KINGSOLVER, J. G. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 4, n. 5, p. 131–135, maio 1989.

ICMBIO. **Sistema de Avaliação do Risco de Extinção da Biodiversidade – SALVE**. Brasília, DF: ICMBio/MMA, 2025. Available from: <https://salve.icmbio.gov.br/>. Accessed on 2025-5-2.

JANZEN, D. H. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. Em: WILSON, E. O. (Ed.). **Biodiversity**. Washington: National Academic Press, 1988. p. 130–137.

JUBERTHIE, C. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. Em: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). **Ecosystems of the World, Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2000. p. 17–39.

KARGER, D. N.; CONRAD, O.; BÖHNER, J.; KAWOHL, T.; KREFT, H.; SORIA-AUZA, R. W.; ZIMMERMANN, N. E.; LINDER, H. P.; KESSLER, M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. **Scientific Data**, v. 4, n. 1, p. 170122, 5 set. 2017.

KASSAMBARA, A. **ggcorrplot: Visualization of a Correlation Matrix using 'ggplot2'**. R package version 0.1.4.1, 2023. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=ggcorrplot>.

KLINK, C.; MACHADO, R. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, v. 1, 2005.

LEAL, I. R. et al. Changing the Course of Biodiversity Conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 701–706, 7 jun. 2005.

- LEDRU, M.-P. et al. Millennial-scale climatic and vegetation changes in a northern Cerrado (Northeast, Brazil) since the Last Glacial Maximum. **Quaternary Science Reviews**, v. 25, n. 9–10, p. 1110–1126, maio 2006.
- LIN, Y. C.; PHAM, D. S.; LI, S. Q. Six new spiders from caves of northern Vietnam (Araneae: Tetrablemmidae: Ochyroceratidae: Telemidae: Symphytognathidae). **Raffles Bulletin of Zoology**, v. 57, p. 323–342, 2009.
- LIN, Y.; LI, S. Long-legged cave spiders (Araneae, Telemidae) from Yunnan-Guizhou Plateau, southwestern China. **Zootaxa**, v. 2445, n. 1, 5 maio 2010.
- LUNGHI, E.; MANENTI, R.; FICETOLA, G. F. Cave features, seasonality and subterranean distribution of non-obligate cave dwellers. **PeerJ**, v. 5, p. e3169, 10 maio 2017.
- MAMMOLA, S. Modelling the future spread of native and alien congeneric species in subterranean habitats — the case of *Meta* cave-dwelling spiders in Great Britain. **International Journal of Speleology**, v. 46, n. 3, p. 427–437, set. 2017.
- MAMMOLA, S. et al. Climate change going deep: The effects of global climatic alterations on cave ecosystems. **The Anthropocene Review**, v. 6, n. 1–2, p. 98–116, 29 abr. 2019.
- MAMMOLA, S.; GOODACRE, S. L.; ISAIA, M. Climate change may drive cave spiders to extinction. **Ecography**, v. 41, n. 1, p. 233–243, 4 jan. 2018.
- MAMMOLA, S.; ISAIA, M. Niche differentiation in *Meta Bourneti* and *M. menardi* (Araneae, Tetragnathidae) with notes on the life history. **International Journal of Speleology**, v. 43, n. 3, p. 343–353, set. 2014.
- MAMMOLA, S.; ISAIA, M. Spiders in caves. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1853, p. 20170193, 26 abr. 2017.
- MAMMOLA, S.; ISAIA, M. Day–night and seasonal variations of a subterranean invertebrate community in the twilight zone. **Subterranean Biology**, v. 27, p. 31–51, 19 set. 2018.
- MAMMOLA, S.; ISAIA, M.; ARNEDO, M. A. Alpine endemic spiders shed light on the origin and evolution of subterranean species. **PeerJ**, v. 3, p. e1384, 3 nov. 2015.
- MAMMOLA, S.; LEROY, B. Applying species distribution models to caves and other subterranean habitats. **Ecography**, v. 41, n. 7, p. 1194–1208, 27 jul. 2018.
- MARTIN, L. et al. Astronomical forcing of contrasting rainfall changes in tropical South America between 12,400 and 8800 cal yr B.P. **Quaternary Research**, v. 47, p. 117–122, 1997.
- MEJÍA-ORTÍZ, L. et al. What's the temperature in tropical caves? **PLOS ONE**, v. 15, n. 12, p. e0237051, 31 dez. 2020.
- MERMILLOD-BLONDIN, F. et al. Thermal tolerance breadths among groundwater crustaceans living in a thermally constant environment. **Journal of Experimental Biology**, 1 jan. 2013.

MEROW, C.; SMITH, M. J.; SILANDER, J. A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. **Ecography**, v. 36, n. 10, p. 1058–1069, 18 out. 2013.

MESHGI, B. et al. Multi-scale habitat modeling framework for predicting the potential distribution of sheep gastrointestinal nematodes across Iran's three distinct climatic zones: a MaxEnt machine-learning algorithm. **Scientific Reports**, v. 14, n. 1, p. 2828, 3 fev. 2024.

MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491–505, 6 mar. 2006.

MITTERMEIER, R. et al. **Hotspots Revisited. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions**. [s.l: s.n.]. v. 392

MMA. **First national report for the Convention on Biological Diversity**. Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 1999.

MMA. **Biodiversidade brasileira: avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira**. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 2002.

MOLDOVAN, O. T. et al. Management of water bodies in show caves – A microbial approach. **Tourism Management**, v. 78, p. 104037, jun. 2020.

MOORE, G. W.; NICHOLAS, G. Out of phase seasonal temperature fluctuations in Cathedral Cave, Kentucky. **Geological Society of America Special Paper**, v. 76, p. 313, 1964.

MORO, M. F. et al. A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **The Botanical Review**, v. 82, n. 2, p. 91–148, 19 jun. 2016.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspot for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 1 mar. 2000.

NAIMI, B.; HAMM, N.; GROEN, T. A.; SKIDMORE, A. K.; TOXOPEUS, A. G. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling. **Ecography**, v. 37, p. 191-203, 2014.

NARANJO, M.; MORENO, A. C.; MARTÍN, S. ¿Dónde buscar troglobiontes? Ensayo de una cartografía predictiva con MaxEnt en Gran Canaria (islas Canarias). **Arxius de Miscel·lània Zoològica**, v. 12, p. 83–92, dez. 2014.

NASCIMENTO, I. V. Cerrado: o fogo como agente ecológico. **Territorium**, v. 8, p. 25–35, 2001.

NIMER, E. **Climatologia da região Nordeste do Brasil**. Rio de Janeiro: Revista Brasileira de Geografia, 1972.

NOVAK, T. et al. Cold tolerance in terrestrial invertebrates inhabiting subterranean habitats. **International Journal of Speleology**, v. 43, n. 3, p. 265–272, set. 2014.

- PEKÁR, S.; CODDINGTON, J. A.; BLACKLEDGE, T. A. Evolution of stenophagy in spiders (ARANEAE): evidence based on the comparative analysis of spider diet. **Evolution**, v. 66, n. 3, p. 776–806, mar. 2012.
- PELLEGRINI, T. G.; BICHUETTE, M. E.; VIEIRA, L. *Coarazuphium bambui* (Carabidae: Zuphiini), a new cave-dwelling beetle from the threatened region of Serra do Ramalho, Brazil. **Zootaxa**, v. 5129, n. 4, p. 557–568, 29 abr. 2022.
- PERES, E. A. et al. Pleistocene Niche Stability and Lineage Diversification in the Subtropical Spider *Araneus omnicolor* (Araneidae). **PLOS ONE**, v. 10, n. 4, p. e0121543, 9 abr. 2015.
- PERRIER, F. et al. Long-term climate change and surface versus underground temperature measurements in Paris. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 12, p. 1619–1631, out. 2005.
- PEARSON, R. G.; RAXWORTHY, C. J.; NAKAMURA, M.; TOWNSEND PETERSON, A. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 1, p. 102–117, 27 jan. 2007.
- PHILLIPS, S. A Brief Tutorial on Maxent. **AT & T Research**, 2017. Available from url: <http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/>. Accessed on 2024-10-23.
- PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, v. 190, n. 3–4, p. 231–259, jan. 2006.
- PHILLIPS, S. J.; DUDÍK, M.; SCHAPIRE, R. E. **A maximum entropy approach to species distribution modeling**. Twenty-first international conference on Machine learning - ICML '04, New York, New York, USA: ACM Press, 2004.
- PHILLIPS, S. J.; DUDÍK, M.; SCHAPIRE, R. E. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.4). Available from url: <http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/>. Accessed on 2025-5-2.
- PICCINI, L. et al. Marble Slurry's Impact on Groundwater: The Case Study of the Apuan Alps Karst Aquifers. **Water**, v. 11, n. 12, p. 2462, 23 nov. 2019.
- PIPAN, T. et al. Analyzing climate change and surface-subsurface interactions using the Postojna Planina Cave System (Slovenia) as a model system. **Regional Environmental Change**, v. 19, n. 2, p. 379–389, 2 fev. 2019.
- PORTILLO-QUINTERO, C. A.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. **Biological Conservation**, v. 143, n. 1, p. 144–155, jan. 2010.
- POULSON, T. L. Animals in aquatic environments: animals in caves. Em: DILL, D. B. (Ed.). **Handbook of physiology**. Washington: American Physiological Society, 1964. p. 749–771.

POULSON, Thomas L.; WHITE, William B. The Cave Environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971–981, 5 set. 1969.

PROJETO MAPBIOMAS. **Coleção 9 da Série Annual de Mapas de Cobertura e Uso da Terra do Brasil**. 2024. Available from url: <https://brasil.mapbiomas.org/downloads/>. Accessed on 2024-10-23.

QUEIROZ, L. P. et al. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. Em: **Caatinga**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 23–63.

RASCHMANOVÁ, N. et al. Community composition and cold tolerance of soil Collembola in a collapse karst doline with strong microclimate inversion. **Biologia**, v. 70, n. 6, p. 802–811, 30 jun. 2015.

REDDELL, J. R. Spiders and Related Groups. Em: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier, 2012. p. 786–797.

RIAH, K. et al. The Shared Socioeconomic Pathways and their energy, land use, and greenhouse gas emissions implications: An overview. **Global Environmental Change**, v. 42, p. 153–168, jan. 2017.

RODRIGUES, A. S. L. et al. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. **Nature**, v. 428, n. 6983, p. 640–643, abr. 2004.

RODRIGUES, M. T. Lizards, Snakes, and Amphisbaenians from the Quaternary Sand Dunes of the Middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 30, n. 4, p. 513, dez. 1996.

RODRIGUES, M. T.; SANTOS, E. M. DOS. A new genus and species of eyelid-less and limb reduced gymnophthalmid lizard from northeastern Brazil (Squamata, Gymnophthalmidae). **Zootaxa**, v. 1873, n. 1, 10 set. 2008.

RODRIGUES, V. et al. Avaliação do quadro da desertificação no Nordeste do Brasil: diagnóstico e perspectivas. Em: GOMES, G. M.; SOUZA, H. R.; MAGALHÃES, A. R. (Eds.). **Desenvolvimento sustentável no Nordeste**. Brasília: IPEA, 1995. p. 263–303.

ROMERO, A. **Cave Biology**. [s.l.] Cambridge University Press, 2009.

RUCHKYS, Ú. DE A. et al. **Patrimônio espeleológico em rochas ferruginosas: propostas para sua conservação no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais**. 1. ed. [s.l.] Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2015.

SANTOS, J. C. et al. Caatinga: The Scientific Negligence Experienced by a Dry Tropical Forest. **Tropical Conservation Science**, v. 4, n. 3, p. 276–286, 1 set. 2011.

SCHNEIDER, K.; CHRISTMAN, M. C.; FAGAN, W. F. The influence of resource subsidies on cave invertebrates: results from an ecosystem-level manipulation experiment. **Ecology**, v. 92, n. 3, p. 765–776, mar. 2011.

SCHNEIDER, K.; CULVER, D. Estimating subterranean species richness using intensive sampling and rarefaction curves in a high density cave region in West Virginia. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 66, 1 ago. 2004.

ŠEBELA, S.; TURK, J.; PIPAN, T. Cave micro-climate and tourism: Towards 200 years (1819-2015) at Postojnska jama (Slovenia). **Cave and Karst Science**, v. 42, p. 78–85, 1 ago. 2015.

SILVA JÚNIOR, A. F.; CAMPOS, M. F. de. Relevancia das terras raras para o setor energético. **HOLOS**, v. 1, p. 350–363, 15 fev. 2016.

SILVA, J. M.; BATES, J. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical Savanna hotspot. **Bioscience**, v. 52, p. 225–233, 1 jan. 2002.

SILVA, J. M. C. et al. **Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente: Universidade Federal de Pernambuco, 2004.

SNOWMAN, C. V.; ZIGLER, K. S.; HEDIN, M. Caves as islands: mitochondrial phylogeography of the cave-obligate spider species *Nesticus barri* (Araneae: Nesticidae). **Journal of Arachnology**, v. 38, n. 1, p. 49–56, abr. 2010.

SOBERON, J.; PETERSON, A. T. Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. **Biodiversity Informatics**, v. 2, n. 0, 13 jan. 2005.

SONG, Y. et al. Three new species of *Pinelema* from caves in Guangxi, China (Araneae, Telemidae). **ZooKeys**, v. 692, p. 83–101, 21 ago. 2017.

SOUZA, M. F. V. R. **Diversidade de invertebrados subterrâneos da região de Cordisburgo, Minas Gerais: subsídios para a definição de cavernas prioritárias para a conservação e para o manejo biológico de cavidades turísticas**. Dissertação de Mestrado—Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2012.

SOUZA-SILVA, M. et al. Transport and consumption of organic detritus in a neotropical limestone cave. **Acta Carsologica**, v. 41, n. 1, 1 maio 2012.

SOUZA-SILVA, M.; LOPES FERREIRA, R. Cave invertebrates in Espírito Santo state, Brazil: a primary analysis of endemism, threats and conservation priorities. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 79–102, 14 ago. 2015.

STRASSBURG, B. et al. Moment of truth for the Cerrado hotspot. **Nature Ecology and Evolution**, v. 1, p. 1–3, 23 mar. 2017.

SUAZO-ORTUNO, I.; ALVARADO-DIAZ, J.; MARTINEZ-RAMOS, M. Effects of Conversion of Dry Tropical Forest to Agricultural Mosaic on Herpetofaunal Assemblages. **Conservation Biology**, v. 22, n. 2, p. 362–374, 20 abr. 2008.

SWETS, J. A. Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems. **Science**, v. 240, n. 4857, p. 1285–1293, 3 jun. 1988.

TATEBE, H.; OGURA, T.; NITTA, T.; KOMURO, Y.; OGOCHI, K.; TAKEMURA, T.; SUDO, K.; SEKIGUCHI, M.; ABE, M.; SAITO, F.; CHIKIRA, M.; WATANABE, S.; MORI, M.; HIROTA, N.; KAWATANI, Y.; MOCHIZUKI, T.; YOSHIMURA, K.; TAKATA, K.; O'ISHI, R.; YAMAZAKI, D.; SUZUKI, T.; KUROGI, M.; KATAOKA, T.; WATANABE, M.; KIMOTO, M. Description and basic evaluation of simulated mean state, internal variability, and climate sensitivity in MIROC6. **Geoscientific Model Development**, v. 12, n. 7, p. 2727–2765, 8 jul. 2019.

TEIXEIRA, L. P. et al. How much of the Caatinga is legally protected? An analysis of temporal and geographical coverage of protected areas in the Brazilian semiarid region. **Acta Botanica Brasilica**, v. 35, n. 3, p. 473–485, set. 2021.

TEIXEIRA, S.; SMERALDO, S.; RUSSO, D. Unveiling the Potential Distribution of the Highly Threatened Madeira Pipistrelle (*Pipistrellus maderensis*): Do Different Evolutionary Significant Units Exist? **Biology**, v. 12, n. 7, p. 998, 13 jul. 2023.

TOBIN, B.; HUTCHINS, B.; SCHWARTZ, B. Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave. **International Journal of Speleology**, v. 42, n. 3, p. 203–214, set. 2013.

TONG, Y. F.; LI, S. Q. Four new cave-dwelling species of *Telema* (Arachnida, Araneae, Telemidae) from Guizhou province, China. **Zoosystema**, v. 30, n. 2, p. 361–370, 2008a.

TONG, Y. F.; LI, S. Q. The spiders of the genus *Telema* (Araneae: Telemidae) from Hainan Island, China. **Raffles Bulletin of Zoology**, v. 56, p. 67–74, 2008b.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. Em: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. [s.l.] Elsevier, 2012. v. 2.

TRAJANO, E.; BESSI, R. A Classificação Schiner-Racovitza dos organismos subterrâneos: uma análise crítica, dificuldades para aplicação e implicações para conservação. **Espeleo-Tema**, v. 28, n. 1, p. 87–102, 2017.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. **Biologia Subterrânea: introdução**. São Paulo: Redespeleo Brasil, 2006. v. 1

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, v. 7, p. 1–16, 2010.

TRAJANO, E.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 10, p. 1805–1828, 11 set. 2016.

TREJO, I.; DIRZO, R. Deforestation of seasonally dry tropical forest. **Biological Conservation**, v. 94, n. 2, p. 133–142, jul. 2000.

TREWIN, B. **The climates of the Tropics, and how they are changing**. State of the Tropics Report, Bureau of Meteorology, 2014. Available from url: <<https://www.jcu.edu.au/state-of-the-tropics/publications/2014-state-of-the-tropics-report/2014-essay-pdfs/Essay-1-Trewin.pdf>>. Accessed on 2025-01-26.

TURCHETTO-ZOLET, A. C. et al. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. **Molecular Ecology**, v. 22, n. 5, p. 1193–1213, 20 mar. 2013.

TURNBULL, A. L. Ecology of the True Spiders (Araneomorphae). **Annual Review of Entomology**, v. 18, n. 1, p. 305–348, jan. 1973.

UNEP-WCMC; IUCN. **Protected Planet: The World Database on Protected Areas (WDPA) and World Database on Other Effective Area-based Conservation Measures (WD-OECM)**. Cambridge, UK: UNEP-WCMC and IUCN. Available from url: <www.protectedplanet.net>. Accessed on 2024-05-20.

VEGAS-VILARRÚBIA, T. et al. Quaternary palaeoecology and nature conservation: a general review with examples from the neotropics. **Quaternary Science Reviews**, v. 30, n. 19–20, p. 2361–2388, set. 2011.

WANG, C.; LI, S. New species of the spider genus *Telema* (Araneae, Telemididae) from caves in Guangxi, China. **Zootaxa**, v. 2632, n. 1, 1 out. 2010.

WANG, C.; LI, S. Four new species of the spider genus *Pinelema* (Araneae, Telemididae) from caves in south china. **Ecologica Montenegrina**, v. 7, p. 546–566, 14 dez. 2016.

WANG, C. X.; LI, S. Q. Description of *Pinelema bailongensis* gen. nov. et sp. nov. (Araneae, Telemididae) from Guangxi, China. **Acta Zootaxonomica Sinica**, v. 37, p. 76–83, 2012.

WANG, X. et al. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. **Nature**, v. 432, n. 7018, p. 740–743, dez. 2004.

WANG, X. P.; RAN, J. C. A new cave spider of the genus *Telema* (Araneae: Telemididae) from China. **Acta Zoologica Taiwanica**, v. 9, p. 93–96, 1998.

WARREN, D. L.; SEIFERT, S. N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. **Ecological Applications**, v. 21, n. 2, p. 335–342, mar. 2011.

WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. [s.l.] Elsevier, 2012. v. 2.

WICKHAM, H.; FRANÇOIS, R.; HENRY, L.; MÜLLER, K.; VAUGHAN, D. **dplyr: A Grammar of Data Manipulation**. R package version 1.1.4, 2023. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.

WISZ, M. S. et al. Effects of sample size on the performance of species distribution models. **Diversity and Distributions**, v. 14, n. 5, p. 763–773, 12 set. 2008.

WORLD SPIDER CATALOG (2024). **World Spider Catalog**. Version 25.0. Natural History Museum Bern, available from url: <http://wsc.nmbe.ch>. Accessed on 2024-05-20. doi: 10.24436/2.

XIONG, D.; YU, H.; LIU, Q. **Tagging complex NEs with MaxEnt models: Layered structures versus extended tagset**. (J. G. Carbonell, J. Siekmann, Eds.) International conference on natural language processing. **Anais...**Berlin: Springer, 2004.

YUAN, H.-S.; WEI, Y.-L.; WANG, X.-G. Maxent modeling for predicting the potential distribution of Sanghuang, an important group of medicinal fungi in China. **Fungal Ecology**, v. 17, p. 140–145, out. 2015.

ZAGMAJSTER, M. et al. Geographic variation in range size and beta diversity of groundwater crustaceans: insights from habitats with low thermal seasonality. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 10, p. 1135–1145, 18 out. 2014.

ZAMPAULO, R.A.; PROUS, X. **Fauna Cavernícola do Brasil**. Belo Horizonte, MG, VALE, 2022.

ZAPPI, D. C. et al. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, n. 4, p. 1085–1113, 2015.

ZEPON, T.; BICHUETTE, M. E. Influence of substrate on the richness and composition of neotropical cave fauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciencias**, v. 89, n. 3, p. 1615–1628, 1 jul. 2017.

ZHAO, H. et al. Seven new species of *Pinelema* from Vietnam (Araneae, Telemidae). **ZooKeys**, v. 734, p. 13–42, 5 fev. 2018a.

ZHAO, H. et al. Taxonomic study of the *Pinelema bailongensis* species group with descriptions of six new species from China (Araneae, Telemidae). **ZooKeys**, v. 784, p. 7–57, 12 set. 2018b.

ZHAO, H.; LI, S.; ZHANG, A. Taxonomic revision of Telemidae (Arachnida, Araneae) from East and Southeast Asia. **ZooKeys**, v. 933, p. 15–93, 18 maio 2020.

ZHU, M. S.; CHEN, H. M. A new cave spider of the genus *Telema* from China (Araneae: Telemidae). **Acta Zootaxonomica Sinica**, v. 27, p. 82–84, 2002.

ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; ELPHICK, C. S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 1, n. 1, p. 3–14, mar. 2010.

CAPÍTULO 2

Variação morfológica em populações de *Pinelema elinae* Brescovit,
Gallão & Cizauskas, 2023 (Araneae, Telemidae): uma análise
morfométrica com notas de história natural

RESUMO

As aranhas *Pinelema elinae*, descritas para sete cavernas localizadas nas regiões da Serra do Ramalho e da Chapada Diamantina, no estado da Bahia, representam uma espécie troglóbia e relictas no contexto neotropical. Sua ampla distribuição geográfica, em contraste com a baixa capacidade de dispersão, o elevado grau de endemismo e os registros pontuais de outras espécies do gênero *Pinelema*, configura um dilema biogeográfico e suscita a hipótese de que esse táxon possa corresponder a um complexo de espécies crípticas. Diante desse cenário, o presente estudo empregou análises morfométricas lineares e geométricas para comparar diferentes populações provenientes da área cárstica da Serra do Ramalho, com o objetivo de avaliar a existência de diferenciação morfológica entre elas. Os resultados revelam diferenças morfológicas marcadas entre as populações de *P. elinae* da Serra do Ramalho, associadas tanto ao tamanho corporal (medidas lineares) quanto à forma da carapaça e do esterno, com destaque para as populações da Gruna do Engrunado e da Gruna da Serra Solta. Esses padrões sugerem um processo incipiente de diferenciação fenotípica, possivelmente decorrente do isolamento geográfico e de pressões seletivas locais, reforçando a hipótese de que esse táxon represente um complexo de espécies crípticas e evidenciando a necessidade de estratégias de conservação específicas para cada população.

Palavras-chave: Morfometria, Serra do Ramalho, Neotrópico, Aranha troglóbia, Populações.

ABSTRACT

Pinelema elinae spiders, described from seven caves located in the Serra do Ramalho and Chapada Diamantina regions, in the state of Bahia, represent a troglobitic and relict species in the Neotropical context. Its wide geographic distribution, contrasted with low dispersal ability, high levels of endemism, and the punctual records of other species of the genus *Pinelema*, constitutes a biogeographical dilemma and raises the hypothesis that this taxon may represent a complex of cryptic species. In this context, the present study employed linear and geometric morphometric analyses to compare different populations from the karst area of Serra do Ramalho, aiming to assess the existence of morphological differentiation among them. The results reveal marked morphological differences among *P. elinae* populations from Serra do Ramalho, associated both with body size (linear measurements) and with the shape of the carapace and sternum, with particular emphasis on the populations from Gruna do Engrunado and Gruna da Serra Solta. These patterns suggest an incipient process of phenotypic differentiation, possibly resulting from geographic isolation and local selective pressures, reinforcing the hypothesis that this taxon represents a cryptic species complex and highlighting the need for population-specific conservation strategies.

Keywords: Morphometry, Serra do Ramalho, Neotropics, Troglobitic spider, Populations.

2.1 INTRODUÇÃO

As aranhas constituem a ordem Araneae, que, por sua vez é a sétima ordem mais diversa do mundo (Cardoso, 2012). Atualmente, são conhecidas mais de 53.000 espécies, distribuídas em 4.504 gêneros e 139 famílias (World Spider Catalog, 2026), e ainda existe um potencial latente para a descoberta de novos táxons, especialmente em regiões remotas e pouco exploradas, como as áreas tropicais (Sebastian & Peter, 2009; Mammola & Isaia, 2017; Younas *et al.*, 2024).

São consideradas um dos grupos mais bem-sucedidos do ponto de vista evolutivo e ecológico, sendo encontradas em praticamente todos os habitats terrestres (Turnbull, 1973; Garrison *et al.*, 2016; Mammola & Isaia, 2017), em razão da sua capacidade de exploração e adaptação a condições distintas (Mader *et al.*, 2016).

No ambiente subterrâneo (hipógeo, e.g., cavernas e meio subterrâneo superficial), isto não é diferente: as aranhas constituem o grupo mais rico e abundante de artrópodes (Reddell, 2012). Isso se deve, em grande parte, ao fato de serem predadores generalistas e dependerem pouco da visão durante o deslocamento e a captura de alimento (Trajano & Bichuette, 2010; Pekár *et al.*, 2012). Essas características representam exaptações (*sensu* Arnold, 1994) importantes para a sobrevivência em habitats oligotróficos, com baixa capacidade de suporte (Langecker, 2000; Moldovan, 2018; Culver & Pipan, 2019), devido à ausência total de luz e, conseqüentemente, de organismos fotossintetizantes (Trajano & Bichuette, 2006; Culver & Pipan, 2019).

Atualmente, são conhecidas mais de 1.000 espécies de aranhas especializadas ao meio hipógeo, distribuídas em pelo menos 48 famílias (Mammola & Isaia, 2017). No Brasil, cerca de 280 espécies e 42 famílias apresentam representantes registrados no meio subterrâneo, destas 10 famílias possuem espécies que são troglóbias (espécies com população-fonte estritamente subterrânea) (*sensu* Trajano, 2012), considerando-se as 26 espécies formalmente descritas (Cizauskas, 2017; Gallão & Bichuette, 2018; Zampaulo & Prous, 2022).

A recente descrição de *Pinelema elinae* Brescovit, Gallão & Cizauskas, 2023, em cavernas da região da Serra do Ramalho e da Chapada Diamantina, no estado da Bahia, representou a primeira espécie da família Telemidae para o Brasil. Esta família é considerada um grupo relictivo de aranhas para a região Neotropical (Brescovit *et al.*, 2023), e compõe espécies synspermiatas ecritelatas, com três unhas tarsais, tipicamente diminutas (< 2 mm), com seis olhos ou ausência total deles, e com pernas muito alongadas em relação ao corpo (Tong & Li, 2008a; Zhao *et al.*, 2020). Elas diferem das demais aranhas pela presença de uma crista transversal em zigzag na região anterodorsal do abdômen (Tong & Li, 2008a; Wang & Li, 2010). Espécies dessa família são comumente encontradas em microhabitats úmidos, principalmente em cavernas e florestas tropicais na Ásia e na África (Zhao *et al.*, 2020; Brescovit *et al.*, 2023), além de algumas espécies nos EUA (Chamberlin & Ivie, 1942; 1947; Marx, 1981), Guatemala (Gertsch, 1973) e Equador (Dupérré & Tapia, 2015).

Conjuntamente à descrição de *Pinelema elinae*, foi introduzido um grande dilema biogeográfico. A família Telemidae é conhecida pela pequena capacidade de dispersão e, por consequência, pelo elevado grau de endemismo (Zhao *et al.*, 2020), com espécies ocorrendo em não mais que duas cavidades diferentes (e.g., Lin & Li, 2010; Wang & Li, 2012; 2016; Song *et al.*, 2017; Zhao *et al.*, 2018a; 2018b; Chen *et al.*, 2021).

No entanto, Brescovit e colaboradores (2023) registraram *P. elinae* em sete cavernas de duas regiões distintas: Chapada Diamantina (Gruta do Lapão e Gruta Veio de Aurélio) e Serra do Ramalho (Gruta do Engrunado, Lapa do Boqueirão, Gruta da Água Clara, Gruta Pedrosa Cassiano e Gruta das Três Cobras). Além disso, conforme a hipótese de que “cavernas atuam como ilhas” (*sensu* Snowman *et al.*, 2010), os ambientes subterrâneos funcionam como sistemas espacialmente isolados, limitando parcial ou totalmente o fluxo gênico entre populações e promovendo a diversificação local, inclusive para aracnídeos (e.g., Hedin, 1997; Hedin & Thomas, 2010; Dixon & Zigler, 2011; Mammola *et al.*, 2015). Isso leva ao questionamento sobre se *P. elinae* é realmente um grupo natural ou um complexo de espécies crípticas, cuja distinção é dificultada pela taxonomia tradicional.

Tendo isso em vista, o uso de análises morfométricas baseadas em medidas lineares (Morfometria Linear ou Clássica, ML) ou em análises multivariadas da variação em um morfoespaço (Morfometria Geométrica, MG) (Klingenberg, 2010; Zelditch *et al.*, 2012), são úteis para o reconhecimento e delimitação de possíveis espécies crípticas (Zúniga-Reinoso & Benítez, 2015; Struck *et al.*, 2018; Fonseca-Ferreira *et al.*, 2023). Em especial a morfometria geométrica baseada em pontos de referência anatômicos, traz como vantagem a capacidade de interpretar, de forma robusta, as diferenças mínimas da forma corporal entre organismos e/ou populações, por meio de diagramas de grade de deformação (Catalano *et al.*, 2010; Goloboff & Catalano, 2011).

Essa técnica vem sendo cada vez mais aplicada no reconhecimento e delimitação de possíveis espécies crípticas ou morfologicamente relacionadas (e.g., Zúniga-Reinoso & Benítez, 2015; Struck *et al.*, 2018), porém ainda são poucos os trabalhos envolvendo aranhas (Fernández-Montraveta & Marugán-Lobón, 2017; Fonseca-Ferreira *et al.*, 2023) e organismos subterrâneos (Reis *et al.*, 2006; Fernandes & Bichuette, 2013; Bichuette *et al.*, 2015; Lima-Boroni *et al.*, 2017).

Ademais, apesar do crescente número de estudos envolvendo a família Telemidae e o gênero *Pinelema*, o conhecimento acerca da história natural desse grupo de aranhas permanece bastante limitado. A maior parte da literatura disponível concentra-se em abordagens essencialmente taxonômicas e descritivas, com ênfase em caracteres morfológicos diagnósticos e na descrição de novas espécies (e.g., Tong & Li, 2008a; 2008b; Wang & Li, 2010; 2016; Lin & Li, 2010; Zhao *et al.*, 2018a; 2018b; 2020). Informações ecológicas e biológicas, como padrões de microhabitat, estrutura populacional, razão sexual e possíveis dimorfismos sexuais, são raramente abordadas, estando restritas a poucos estudos pontuais (e.g., Bennett & Ledford, 2005; Brescovit *et al.*, 2023). Essa lacuna de conhecimento limita a compreensão dos processos ecológicos e evolutivos associados à ocupação do ambiente subterrâneo por esse grupo, bem como a interpretação de padrões de variação morfológica observados entre populações espacialmente isoladas.

No presente trabalho foram investigados aspectos da história natural de *Pinelema elinae*, incluindo diferenças entre juvenis e adultos quanto a morfologia

e preferência por microhabitat, a razão sexual entre indivíduos adultos e a ocorrência de possíveis dimorfismos sexuais entre adultos da espécie. Adicionalmente, foi avaliada a existência de diferenças morfométricas relacionadas ao tamanho e à forma corporal entre populações provenientes de cavernas da região da Serra do Ramalho, considerando a maior abundância de espécimes disponíveis nessa área em comparação à região da Chapada Diamantina, onde a espécie é conhecida apenas a partir de duas fêmeas coletadas em duas cavernas distintas (Brescovit *et al.*, 2023). Nesse contexto, a aplicação conjunta da morfometria linear e da morfometria geométrica permitiu investigar não apenas variações associadas ao tamanho corporal, mas também diferenças sutis e multivariadas na forma da carapaça e do esterno, estruturas tradicionalmente utilizadas na taxonomia de aranhas. Assim, as análises morfométricas foram empregadas como uma abordagem complementar à taxonomia clássica, com o objetivo de detectar sinais de diferenciação morfológica entre populações espacialmente isoladas, contribuindo para a avaliação da hipótese de que *P. elinae* represente um complexo de espécies crípticas associado ao isolamento subterrâneo.

2.2 OBJETIVOS

- Reunir informações sobre a história natural da espécie *Pinelema elinae*, com base em dados disponíveis na literatura e em coletas realizadas em seu ambiente natural;
- Investigar a preferência de habitat entre indivíduos adultos e juvenis;
- Avaliar diferenças morfológicas entre adultos e juvenis;
- Calcular a razão sexual entre machos e fêmeas com base em dados de amostragens históricas;
- Analisar variações morfométricas relacionadas ao dimorfismo sexual na espécie *P. elinae*;
- Avaliar diferenças morfométricas entre populações distintas de *P. elinae*, da região da Serra do Ramalho, a fim de identificar variações decorrentes do isolamento geográfico.

2.3 MATERIAL E MÉTODOS

2.3.1 Área de Estudo

A área de estudo compreende a região cárstica da Serra do Ramalho (Figura 20), localizada no sudoeste do estado da Bahia, inserida no domínio geomorfológico do Grupo Bambuí. A paisagem regional é marcada por extensos afloramentos de rochas carbonáticas neoproterozoicas, predominantemente calcários e dolomitos, intensamente fraturados e carstificados, o que favorece o desenvolvimento de um expressivo sistema de cavernas, condutos subterrâneos, dolinas, sumidouros e ressurgências (Rubbioli *et al.*, 2019). Essa configuração geomorfológica sustenta um dos maiores sistemas cársticos do Brasil e abriga importantes reservas subterrâneas de água, destacando-se o Aquífero Bambuí, de grande relevância hidrogeológica regional (Jesus *et al.*, 2023).

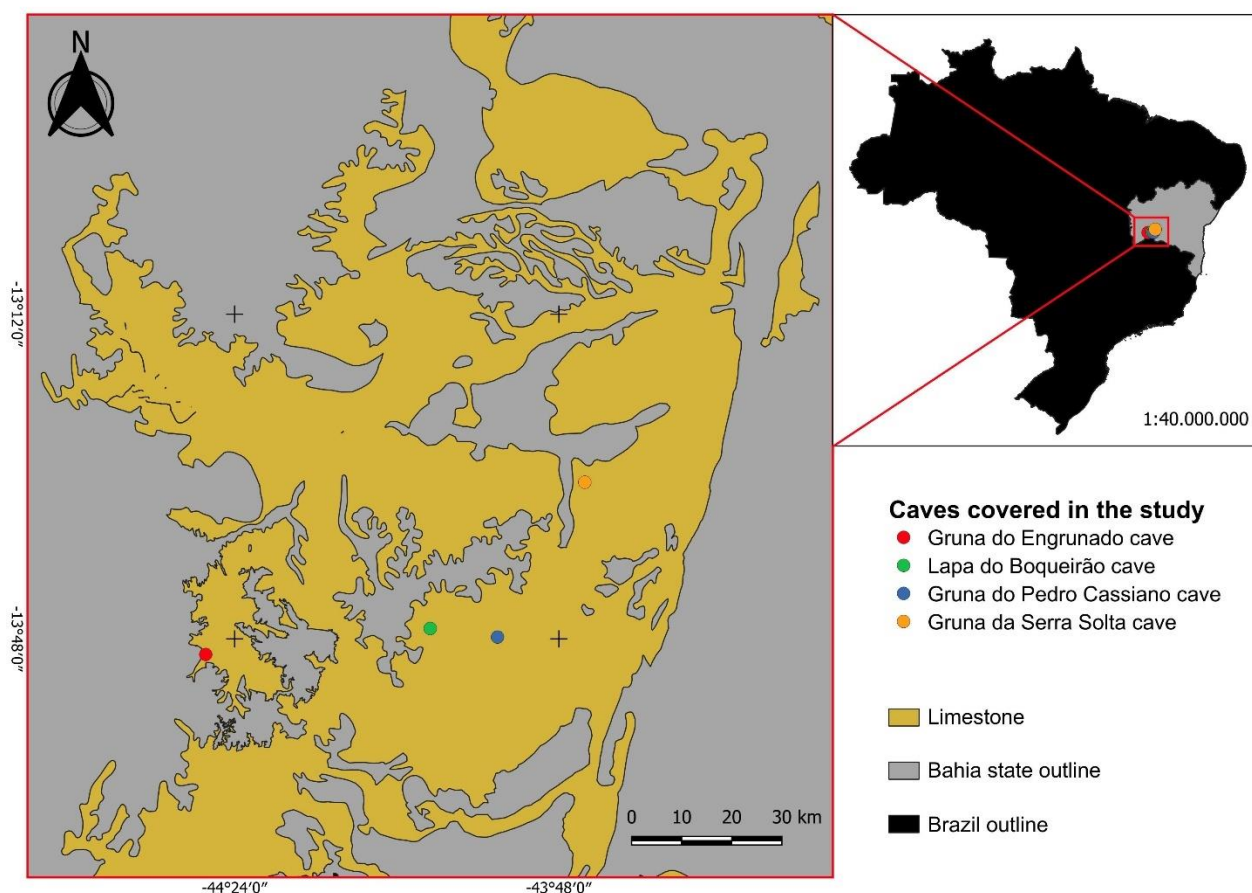


Figura 20: Mapa de distribuição das populações de *P. elinae* selecionadas para este estudo na área cárstica da Serra do Ramalho no estado da Bahia.

Do ponto de vista climático, a região está inserida em um contexto semiárido ou tropical seco, com precipitação média anual em torno de 640 mm e caracterizado por elevada sazonalidade hídrica, com longos períodos de estiagem intercalados por chuvas concentradas em poucos meses do ano (Köppen, 1948; Bichuette & Rizzato, 2012; Brescovit *et al.*, 2023; Jesus *et al.*, 2023), o que resulta em forte variabilidade na disponibilidade de recursos superficiais. Essas condições tornam o ambiente subterrâneo relativamente mais estável em termos de temperatura e umidade, funcionando como refúgio para organismos (Trajano & Bichuette, 2006; Culver & Pipan, 2019).

A cobertura vegetal predominante é composta por formações de Floresta Estacional Decidual e Semidecidual, típicas de zonas de transição entre os biomas Caatinga e Cerrado (Jesus *et al.*, 2023; Brescovit *et al.*, 2023). Essas fitofisionomias apresentam adaptações fisiológicas e estruturais às condições climáticas adversas, como perda sazonal de folhas e elevada tolerância ao déficit hídrico (Pennington *et al.*, 2006), influenciando diretamente o aporte de matéria orgânica para o sistema subterrâneo, principalmente por meio de raízes, detritos vegetais e infiltração de material alóctone (Trajano & Bichuette, 2006; Culver & Pipan, 2019).

Em conjunto, a combinação entre elevada heterogeneidade geomorfológica, isolamento espacial das cavidades e forte sazonalidade climática cria um mosaico de habitats subterrâneos potencialmente isolados, favorecendo processos de diferenciação populacional e localizados, especialmente em organismos de baixa capacidade de dispersão, como as aranhas da família Telemidae.

2.3.2 Amostragem

Os espécimes de *Pinelema elinae* foram historicamente amostrados pela equipe do Laboratório de Estudos Subterrâneos entre os anos de 2020 e 2023, e depositados na coleção zoológica do Laboratório de Estudos Subterrâneos da

Universidade Federal de São Carlos, sob curadoria de Maria Elina Bichuette e Jonas Eduardo Gallão. Foram selecionados para as análises, as populações da Serra do ramalho das cavidades Gruna do Engrunado, Lapa do Boqueirão, Gruna do Pedro Cassiano e Gruna da Serra Solta (Figura 20), em decorrência do número de espécimes ser maior ou igual a quatro indivíduos.

Ao todo, foram utilizados 65 espécimes para as análises de história natural, sendo 39 adultos e 26 juvenis (sub-adultos ou um instar antes). Para as análises morfométricas, foram considerados exclusivamente indivíduos adultos ($n = 34$), a fim de evitar vieses associados ao crescimento ontogenético, dos quais 25 eram fêmeas e nove machos. O pequeno número amostral decorre do fato da espécie apresentar tamanhos populacionais pequenos.

Considerando a possibilidade de dimorfismo sexual em *Pinelema elinae*, todas as análises morfométricas foram estruturadas de modo a avaliar e controlar explicitamente o efeito do sexo sobre a variação morfológica. Inicialmente, machos e fêmeas foram comparados por meio de análises discriminantes, PERMANOVA e regressões alométricas, a fim de verificar diferenças associadas ao tamanho corporal, proporções dos apêndices e forma corporal. Em seguida, as análises de diferenciação populacional foram conduzidas incorporando o sexo como fator explicativo ou avaliando separadamente caracteres cuja variação apresentou forte associação com dimorfismo sexual, como os apêndices e o pedipalpo. Dessa forma, buscou-se assegurar que os padrões de variação detectados entre as populações refletissem diferenças populacionais reais, e não apenas variação morfológica associada ao sexo.

A distribuição dos indivíduos adultos entre as cavidades foi a seguinte: Gruna do Engrunado, com 11 indivíduos (dois machos e nove fêmeas); Lapa do Boqueirão, com nove indivíduos (três machos e seis fêmeas); Gruna do Pedro Cassiano, com 10 indivíduos (três machos e sete fêmeas); e Gruna da Serra Solta, com quatro indivíduos (um macho e três fêmeas).

2.3.3 História Natural

Para história natural foram considerados os seguintes aspectos:

- **Habitat e micro-habitat:** informações como nicho ecológico ocupado e recurso trófico utilizado, a partir de que tipo de substrato cada espécime foi coletado;
- **Dados da morfologia de espécimes juvenis e adultos:** obtidos através da observação dos padrões de coloração e da medição morfométrica dos caracteres: comprimento do tamanho corporal (Prossoma + Opistossoma), comprimento do pedipalpo, e o comprimento das pernas I, II, III e IV;
- **Distribuição espacial nas cavidades:** zonação - Zona de Entrada, região ecótono entre o ambiente epígeo e hipógeo e com incidência direta de luz; Zona de Penumbra, onde ainda há incidência luminosa indireta e com diminuição gradual; Zona Afótica, onde ocorre ausência permanente de luz e estabilidade de fatores físicos (Barr 1968; Poulson & White 1969; Howarth 1983).

Além disso, foi calculada a razão sexual de *Pinelema elinae* considerando-se o total de indivíduos adultos amostrados, bem como separadamente para cada cavidade.

2.3.4 Medidas Lineares (morfometria clássica)

Para a realização da Morfometria Clássica ou Linear (ML), foram mensurados nos indivíduos adultos traços de estruturas que apresentaram variações morfológicas em estudos anteriores envolvendo diferentes grupos de aranhas (Lapinski *et al.*, 2015; Wong *et al.*, 2017; Wolff *et al.*, 2022; Fonseca-Ferreira *et al.*, 2023). Todas as medidas lineares foram definidas a partir de regiões anatômicas específicas, claramente delimitadas e passíveis de replicação (Figura 21). O comprimento da carapaça (CC) foi mensurado ao longo do eixo sagital mediano, entre o ponto mais anterior da margem cefálica (correspondente ao *landmark* 1) e o ponto médio posterior da margem torácica (correspondente ao *landmark* 11). A largura da carapaça (LC) foi obtida pela maior distância linear entre as margens laterais direita e esquerda da carapaça, com o ponto de medida estabelecido na região compreendida entre as pernas II e III (próxima aos *landmarks* 6 e 16). O comprimento do esterno (CE) foi

determinado ao longo do eixo mediano, entre sua porção anterior (*landmark* 1) e posterior (*landmark* 7), enquanto a largura do esterno (LE) correspondeu à maior distância transversal entre suas margens laterais, com o ponto de medida estabelecido na região central de inserção da perna II (entre os *landmarks* 4 e 5, e 9 e 10).

O comprimento das pernas I, II, III e IV (P1, P2, P3 e P4) foi mensurado considerando o eixo longitudinal de cada perna, desde a articulação coxa até a extremidade distal do tarso. O comprimento do pedipalpo (CP) foi obtido ao longo do eixo longitudinal do apêndice, desde a base da coxa até a extremidade distal do tarso nas fêmeas e do címbio nos machos, conforme indicado na Figura 21.

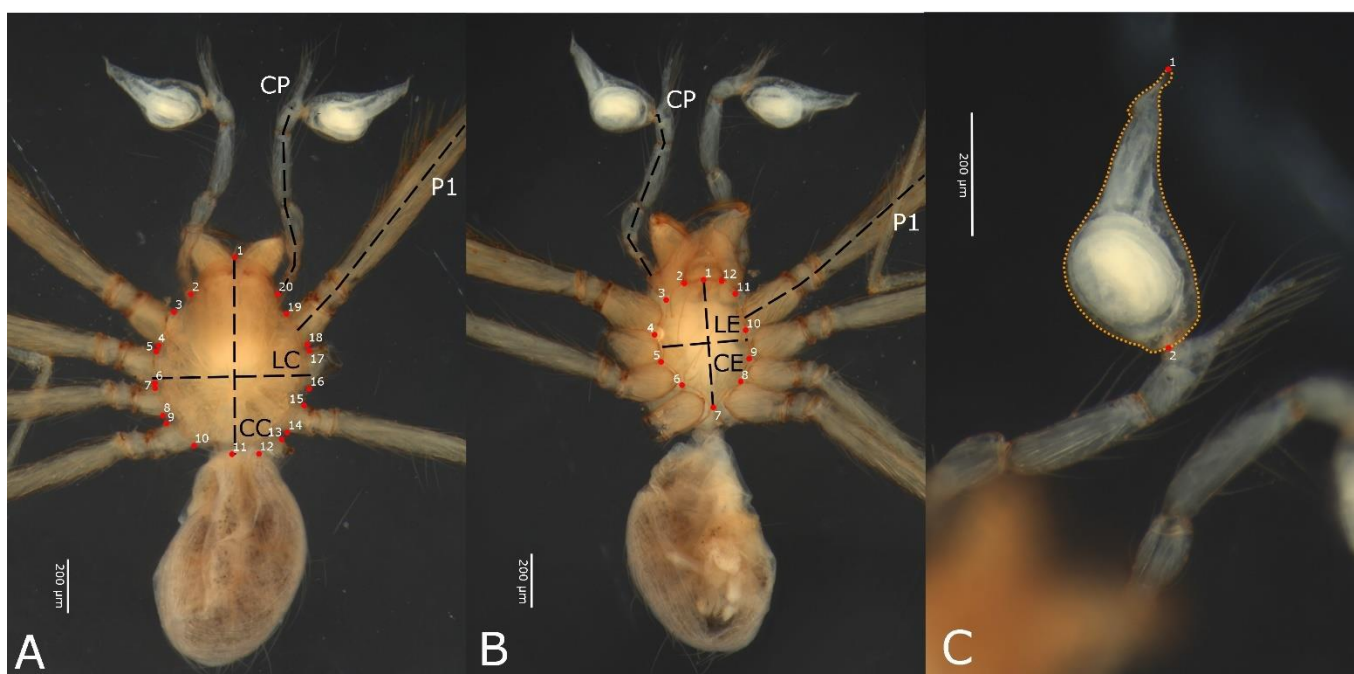


Figura 21: Fotografias de um macho adulto de *Pinelema elinae*, ilustrando os marcos anatômicos e as medidas adotadas nas análises de morfometria linear e geométrica. A – Vista dorsal; B – Vista ventral; C – Pedipalpo direito em vista prolateral. CC corresponde ao comprimento da carapaça (*landmarks* 1–11); LC à largura máxima da carapaça (região entre as pernas II e III, próxima aos *landmarks* 6 e 16); CE ao comprimento do esterno (*landmarks* 1–7); LE à largura máxima do esterno (região central de inserção da perna II, entre os *landmarks* 4–5 e 9–10); CP ao comprimento do pedipalpo; P1 ao comprimento da primeira perna. Pontos vermelhos indicam os *landmarks*; linhas tracejadas pretas representam as medidas lineares; o contorno pontilhado em laranja representa os *semilandmarks* utilizados na morfometria geométrica de contorno.

2.3.5 Morfometria Geométrica

Considerando o dimorfismo sexual em aranhas, particularmente evidente na morfologia do pedipalpo masculino, que apresenta estruturas reprodutivas altamente especializadas, as análises de morfometria geométrica foram conduzidas de forma distinta conforme a estrutura analisada. Estruturas somáticas compartilhadas entre os sexos (carapaça e esterno) foram analisadas utilizando indivíduos adultos de ambos os sexos, enquanto o pedipalpo foi analisado exclusivamente em machos adultos, em função de sua diferenciação morfológica e funcional associada à reprodução.

Marcos Anatômicos

Carapaça

Foram estabelecidos 20 marcos anatômicos (*landmarks*), dos quais dois do tipo III, posicionados em extremidades corporais (pontos 1 e 11), dois do tipo II, definidos por características geométricas localizadas em regiões de curvatura máxima ou transições morfológicas (pontos 2 e 20, que estão nas bases dos pedipalpos), e os demais do tipo I, localizados em regiões anatômicas altamente repetíveis e inequívocas (isto é, nos locais onde as pernas se inserem na carapaça) (Bookstein, 1991), conforme exemplificado na Figura 21-A.

Esterno

Foram estabelecidos 12 marcos anatômicos (*landmarks*), todos do tipo I, circundando a placa do esterno em regiões entre as inserções dos apêndices (Figura 21-B).

Contornos (*Semilandmarks*)

Foram estabelecidas 200 marcações delimitando o contorno externo do bulbo do pedipalpo de indivíduos machos adultos ($n = 9$). Embora o pedipalpo esteja presente em ambos os sexos, nos machos adultos essa estrutura é morfológicamente diferenciada, apresentando o bulbo genital ou *receptaculum seminis* (Wagner, 1887), formado pelo conjunto de três estruturas envolvidas na transferência do material genético: tégulo, sulco distal e êmbolo. Dois marcos

anatômicos (*landmarks*) foram definidos como pontos de referência: um localizado na base do tégulo e outro no ápice do êmbolo. Adicionalmente, foram definidos 198 *semilandmarks* distribuídos ao longo de duas curvas que delimitam o contorno externo completo do bulbo, permitindo capturar de forma detalhada a variação na forma dessas estruturas (Figura 21-C).

Obtenção de Imagens

A obtenção das imagens para as análises de morfometria geométrica foi realizada de acordo com o tipo de abordagem adotada. Para as análises baseadas em marcos anatômicos (*landmarks*), foram obtidas fotografias dos espécimes em vistas dorsal e ventral, de modo a capturar, respectivamente, a forma da carapaça e do esterno. Para garantir a padronização das imagens, o foco foi ajustado manualmente de modo a assegurar a máxima nitidez de todo o contorno da carapaça e do esterno, evitando áreas desfocadas que pudessem comprometer a digitalização dos marcos. O posicionamento dos espécimes foi mantido o mais uniforme possível entre as fotografias, com auxílio de areia azul de aquário previamente moída em partículas menores, utilizada para estabilizar e fixar os indivíduos na mesma orientação durante a captura das imagens. As imagens foram adquiridas utilizando-se uma câmera *Prime Life Science Cam Intervision 12 MP* – Nikon, acoplada a um estereomicroscópio Nikon SMZ800N, com aumento de 5X, e processadas no aplicativo Prime Cam Pro, versão 2.8.

Para as análises morfométricas baseadas em contorno (*semilandmarks*), foram obtidas imagens do pedipalpo direito de machos adultos em vista prolateral, visando à captura detalhada da morfologia do bulbo copulatório e do êmbolo. As imagens foram adquiridas com uma câmera Leica K5C acoplada ao estereomicroscópio Leica M205C, utilizando objetiva Planapo 1.0×. Para garantir maior profundidade de campo e nitidez das estruturas, as imagens finais foram produzidas a partir da montagem de múltiplas fotografias por meio do *software* Helicon Focus.

Após a obtenção das imagens, estas foram organizadas em bibliotecas no formato TPS utilizando-se o aplicativo TPSUtil (Rohlf, 2016), para posterior marcação dos marcos anatômicos e *semilandmarks*.

2.3.6 Análise dos Dados

Morfometria Linear

Inicialmente, foram calculadas a média, o desvio padrão e os valores máximos e mínimos obtidos, a partir da plataforma R versão 4.4.1 (R Core Team, 2024), executada no RStudio v2024.04.2. Foram utilizados os pacotes *readxl* (Wickham & Bryan, 2025), *dplyr* (Wickham *et al.*, 2023) e *writexl* (Ooms, 2024). Em seguida, no *software* PAST versão 4.03 (Hammer *et al.*, 2001), foram realizadas análises multivariadas de Coordenadas Principais (PCoA) com coeficiente de Gower e análises discriminantes, a fim de averiguar diferenças entre sexos e populações quanto ao tamanho das estruturas. Posteriormente, foi conduzida uma PERMANOVA baseada no índice de Gower, com 10.000 permutações e testes par-a-par de Bonferroni, para verificar se as diferenças entre os sexos e entre as populações eram significativas. Ademais, os valores de F obtidos nas análises foram exportados ao *software* Mesquite versão 4.0 (Maddison & Maddison, 2025), para a confecção de árvores de relação entre as populações.

Para verificação adicional do dimorfismo sexual, avaliou-se a relação entre o comprimento da carapaça e o tamanho dos apêndices (pernas I a IV e pedipalpo) logaritmizados, por meio de regressão linear, considerando os sexos separadamente. Inicialmente, foi realizado, o ajuste de modelos lineares simples (Apêndices ~ Comprimento da Carapaça) para machos e fêmeas individualmente, com o objetivo de avaliar se o tamanho corporal prediz o comprimento dos apêndices. Em seguida, foi ajustado um modelo linear com termo de interação (Apêndices ~ Comprimento da Carapaça × Sexo), para testar se a inclinação da relação entre corpo e apêndices difere entre os sexos. A significância dos efeitos foi verificada pelos valores de *p* dos coeficientes do modelo, complementada por uma análise de variância (ANOVA). As análises foram realizadas no ambiente R com os pacotes *readxl*, *dplyr*, *ggplot2* (Wickham, 2016) e *broom* (Robinson *et al.*, 2025).

Morfometria Geométrica baseada em Marcos Anatômicos (*Landmarks*)

As análises foram conduzidas no *software* MorphoJ, versão 1.08.01 (Klingenberg, 2011). Inicialmente, removeu-se a influência do tamanho, orientação e posição por meio da Análise Generalizada de Procrustes (GPA), que padroniza todos os espécimes em um único tamanho de centróide unitário (Zelditch *et al.*, 2012), isolando informações unicamente relacionadas à forma da carapaça e do esterno (componentes simétricos e assimétricos das coordenadas de Procrustes). Em seguida, a fim de avaliar o erro de marcação dos pontos anatômicos, foi realizada uma ANOVA de Procrustes, comparando a média dos quadrados entre indivíduos e entre as duas digitalizações de um mesmo indivíduo (erro de marcação), o que também permitiu verificar a presença ou ausência de assimetria direcional nas estruturas analisadas.

Com os dados médios obtidos, foi gerada uma matriz de covariância a partir dos componentes simétricos, a fim de realizar uma Análise de Regressão, considerando como subgrupos as diferentes populações (cavernas) e o sexo, com testes de permutação de 10.000 réplicas. Tal análise teve como objetivo verificar a influência de efeitos alométricos do tamanho do centróide sobre os componentes de forma. Em caso de alometria significativa ($p < 0,05$), as análises subsequentes foram conduzidas com base nos resíduos da regressão. Após as análises preliminares e a preparação dos dados, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA), com base na matriz de covariância dos componentes simétricos das formas de Procrustes.

Por fim, foram realizadas análises discriminantes entre os sexos para verificar o dimorfismo sexual e uma Análise de Variação Canônica (CVA), com o objetivo de discriminar os grupos e verificar diferenças significativas entre as populações das diferentes cavernas quanto à forma da carapaça e do esterno. Para isso, foram avaliados os valores da distância de Mahalanobis, bem como os respectivos valores de p , obtidos por meio do teste de Pillai's trace, com 10.000 réplicas de permutação. Ademais, as distâncias de Mahalanobis também foram exportadas ao *software* Mesquite versão 4.0, para a confecção de árvores de relação entre as populações.

Morfometria geométrica baseada em contorno

As coordenadas de Procrustes para os *semilandmarks* foram obtidas pelos programas do pacote TPS (Rohlf, 2016). A partir delas, foi gerada uma matriz com separação entre as cavidades, sendo as coordenadas transformadas em um array tridimensional com a função `arrayspecs`.

Em seguida, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) e, para avaliar as diferenças entre os grupos (cavidades), os escores dos primeiros componentes principais foram submetidos a uma Análise de Variância Multivariada (MANOVA), utilizando o teste de Pillai. Complementarmente, foram realizados testes par-a-par com abordagem permutacional via `adonis2`, com 999 permutações. Por fim, conduziu-se uma Análise de Variação Canônica (CVA) para separação e visualização gráfica dos grupos.

As análises dos dados foram processadas no ambiente R versão 4.4.1 (R Core Team, 2024), utilizando os pacotes *geomorph* (Baken et al., 2021; Adams et al., 2025), *MASS* (Venables & Ripley, 2002), *candisc* (Friendly, 2007; Friendly & Fox, 2024), *ggplot2* (Wickham, 2016), *readxl* (Wickham & Bryan, 2025) e *vegan* (Oksanen et al., 2025).

2.4 RESULTADOS

2.4.1 História Natural de *Pinelema elinae*

Todos os indivíduos foram encontrados exclusivamente nas zonas mais profundas da caverna (zona afótica). Juvenis foram observados majoritariamente em teias delicadas, de formas irregulares, fixadas às paredes ou em fendas na rocha. Adultos, por sua vez, ocuparam micro-habitats variados, incluindo o substrato argiloso do piso da caverna, paredes rochosas e áreas próximas a deposições de matéria orgânica vegetal, associadas a elevada umidade (Figura 22).

Entre os 39 indivíduos adultos analisados, a razão sexual total foi de 3,33:1 (30 fêmeas e 9 machos), considerando exemplares coletados ao longo de dois anos. Quando analisadas isoladamente, as cavidades apresentaram as seguintes razões sexuais: Gruna do Engrunado, 4,5:1 ($n = 9$ fêmeas e 2

machos); Lapa do Boqueirão, 2:1 (n = 6 fêmeas e 3 machos); Gruna do Pedro Cassiano, 2,33:1 (n = 7 fêmeas e 3 machos); e Gruna da Serra Solta, 3:1 (n = 3 fêmeas e 1 macho).

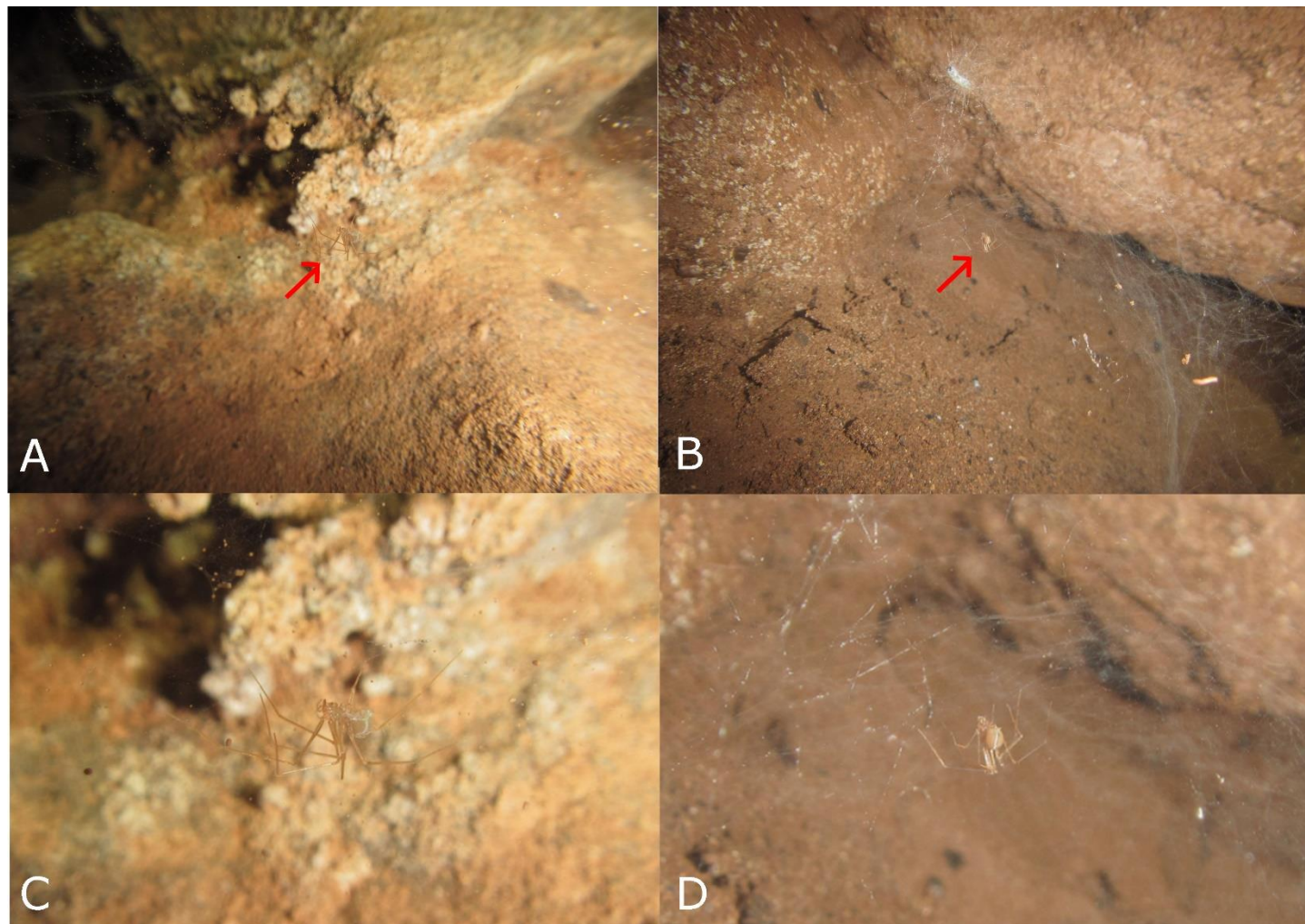


Figura 22: Fotografias de indivíduos adultos de *P. elinae* em ambiente natural. A – Lapa do Boqueirão; B – Gruna Água Clara; C – Lapa do Boqueirão com aumento e enfoque na *P. elinae*; D – Gruna Água Clara com aumento e enfoque em *P. elinae*. Setas vermelhas nas fotos sem aumento indicam onde estão os indivíduos de *P. elinae*. Fotos: Maria Elina Bichuette

Os indivíduos não apresentam estruturas visuais. Quanto a outros aspectos morfológicos dos espécimes coletados e fixados, verificaram-se diferenças entre juvenis (indivíduos com estruturas reprodutivas não completamente formadas) e adultos (machos com pedipalpos modificados e êmbolo completamente formado; fêmeas com abertura genital visível e entumescida na região do sulco epigástrico do opistossoma) (Figura 23).

- **Pigmentação:** Juvenis, em sua maioria, são despigmentados, embora alguns apresentem coloração alaranjada pálida; adultos variam de parcialmente a completamente pigmentados, com coloração alaranjada.
- **Tamanho corporal e das pernas:** Juvenis apresentam tamanho corporal médio aproximadamente um terço menor que o dos adultos ($1,08 \pm 0,19$ mm vs. $1,53 \pm 0,14$ mm). A diferença é ainda mais acentuada no comprimento das pernas, sendo estas cerca de duas vezes menores nos juvenis (Tabela 3).

Tabela 3: Caracteres morfométricos de *Pinelema elinae* entre juvenis (sub-adultos ou um instar antes) e adultos (machos e fêmeas juntos).

Caráter	Juvenis (Média $\pm$ DP)	Adultos (Média $\pm$ DP)
Tamanho Corporal (Prossoma + Opistossoma)	$1,08 \pm 0,19$ mm	$1,53 \pm 0,14$ mm
Pedipalpo	$0,60 \pm 0,22$ mm	$0,9 \pm 0,11$ mm
Perna I	$3,71 \pm 1,70$ mm	$7,00 \pm 1,41$ mm
Perna II	$3,07 \pm 1,63$ mm	$6,21 \pm 0,79$ mm
Perna III	$2,41 \pm 1,12$ mm	$4,49 \pm 0,74$ mm
Perna IV	$2,85 \pm 1,24$ mm	$5,66 \pm 1,23$ mm

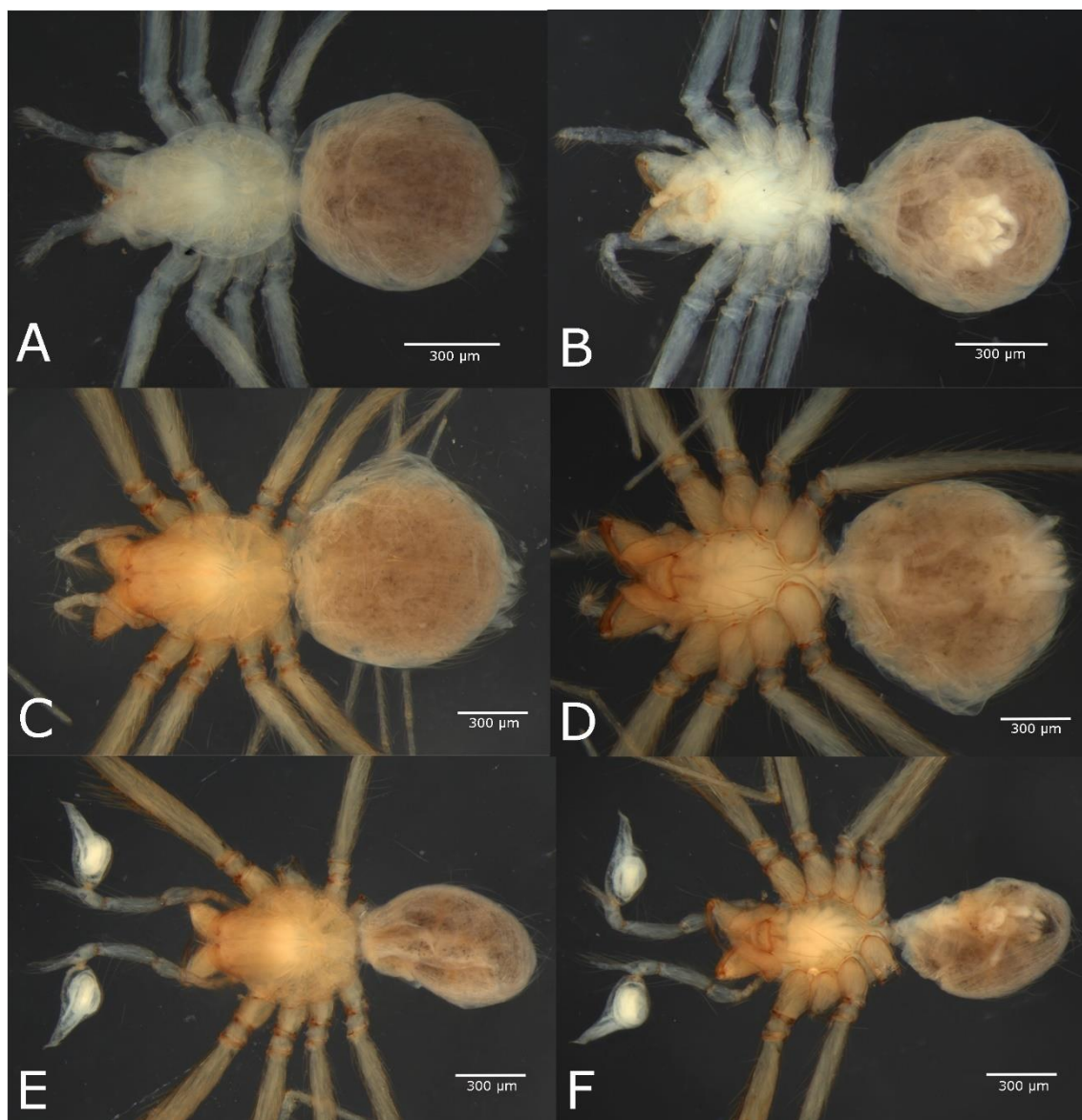


Figura 23: Fotografias de espécimes de *P. elinae* em diferentes estádios de desenvolvimento e sexos. A – Juvenil, vista dorsal; B – Juvenil, vista ventral; C – Fêmea, vista dorsal; D – Fêmea, vista ventral; E – Macho, vista dorsal; F – Macho, vista ventral.

2.4.2 Morfometria Linear

Medidas Lineares Obtidas

Os machos apresentaram menor comprimento da carapaça, maior largura da carapaça, maiores comprimentos das pernas e menor variação no comprimento das pernas em relação às fêmeas (Tabela 4). Os espécimes da Gruna do Engrunado são menores em tamanho quando comparados aos espécimes das outras populações (Tabela 5).

Tabela 4: Médias, desvios-padrão, valores mínimos e máximos para as medidas lineares de adultos de *P. elinae* conforme o sexo.

Medidas	Machos (n: 9)	Fêmeas (n: 25)
Comprimento da Carapaça (CC)	0,643 ± 0,054 (0,527 – 0,713)	0,686 ± 0,056 (0,54 – 0,794)
Largura da Carapaça (LC)	0,525 ± 0,048 (0,429 – 0,593)	0,519 ± 0,045 (0,429 – 0,609)
Comprimento do Esterno (CE)	0,403 ± 0,034 (0,363 – 0,45)	0,381 ± 0,042 (0,307 – 0,458)
Largura do Esterno (LE)	0,365 ± 0,033 (0,284 – 0,398)	0,365 ± 0,035 (0,322 – 0,495)
Perna I	7,189 ± 0,339 (6,737 – 7,828)	6,997 ± 0,934 (5,349 – 9,115)
Perna II	6,741 ± 0,654 (5,322 – 7,432)	6,059 ± 0,731 (4,951 – 7,56)
Perna III	4,83 ± 0,619 (3,76 – 5,616)	4,453 ± 0,745 (3,258 – 6,094)
Perna IV	6,152 ± 0,497 (5,281 – 6,788)	5,568 ± 0,864 (4,218 – 7,751)
Pedipalpo	0,948 ± 0,099 (0,762 – 1,094)	0,885 ± 0,149 (0,636 – 1,176)

Tabela 5: Médias, desvios-padrão, valores mínimos e máximos para as medidas lineares de adultos de *P. elinae* conforme a população/cavidade.

Medidas	Gruna da Serra Solta (n: 4)	Gruna do Engrunado (n: 11)	Gruna do Pedro Cassiano (n: 10)	Lapa do Boqueirão (n: 9)
Comprimento da Carapaça (CC)	0,732 ± 0,03 (0,713 – 0,777)	0,653 ± 0,048 (0,527 – 0,708)	0,683 ± 0,055 (0,627 – 0,794)	0,665 ± 0,07 (0,54 – 0,776)
Largura da Carapaça (LC)	0,57 ± 0,02 (0,548 – 0,593)	0,481 ± 0,024 (0,429 – 0,51)	0,543 ± 0,034 (0,51 – 0,609)	0,522 ± 0,047 (0,429 – 0,583)
Comprimento do Esterno (CE)	0,411 ± 0,032 (0,385 – 0,458)	0,368 ± 0,043 (0,307 – 0,424)	0,385 ± 0,035 (0,317 – 0,45)	0,402 ± 0,042 (0,317 – 0,45)
Largura do Esterno (LE)	0,385 ± 0,008 (0,373 – 0,393)	0,34 ± 0,023 (0,284 – 0,365)	0,386 ± 0,044 (0,337 – 0,495)	0,363 ± 0,018 (0,335 – 0,388)
Perna I	7,37 ± 0,403	6,26 ± 0,477	7,589 ± 0,893	7,309 ± 0,54

	(7,014 – 7,828)	(5,349 – 6,962)	(6,151 – 9,115)	(6,607 – 8,319)
Perna II	6,451 ± 0,424 (6,041 – 6,997)	5,45 ± 0,332 (4,951 – 6,124)	6,696 ± 0,781 (5,646 – 7,56)	6,603 ± 0,483 (5,938 – 7,219)
Perna III	4,445 ± 0,039 (4,411 – 4,5)	3,866 ± 0,324 (3,258 – 4,439)	5,068 ± 0,709 (3,867 – 6,065)	4,867 ± 0,61 (4,296 – 6,094)
Perna IV	5,403 ± 0,576 (4,684 – 6,09)	5,005 ± 0,48 (4,218 – 5,674)	6,54 ± 0,661 (5,55 – 7,715)	5,833 ± 0,505 (5,011 – 6,674)
Pedipalpo	0,936 ± 0,121 (0,768 – 1,055)	0,838 ± 0,136 (0,636 – 1,026)	0,951 ± 0,153 (0,652 – 1,176)	0,910 ± 0,124 (0,72 – 1,094)

Análise de Coordenadas Principais (PCoA)

A análise de Coordenadas Principais (PCoA), baseada nas medidas lineares, gerou nove autovalores, dos quais os dois primeiros eixos explicam conjuntamente 63,11% da variação (Eixo 1: 55,39%; Eixo 2: 7,72%) (Figura 24).

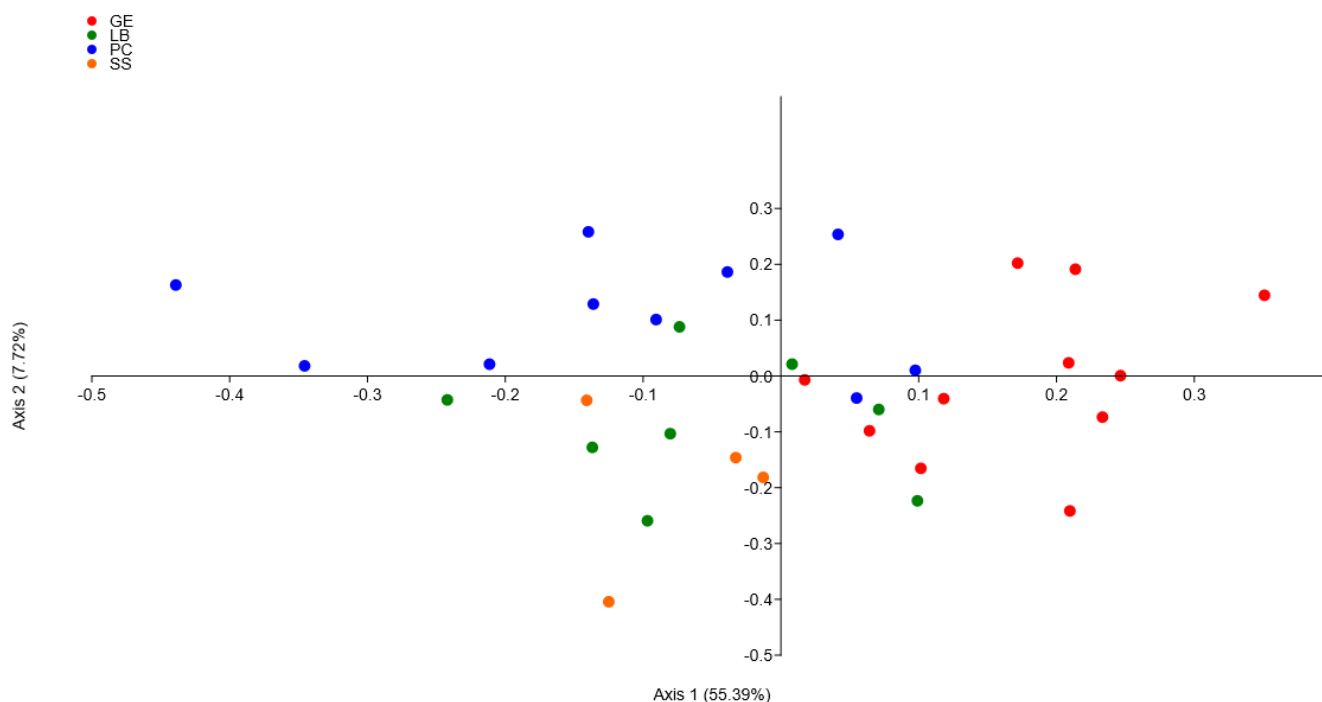


Figura 24: Gráfico de PCoA mostrando a variação das medidas lineares de *P. elinae* entre cavidades. Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo).

Apesar da sobreposição, observa-se tendência a diferenças populacionais. As populações da Gruna do Pedro Cassiano e da Lapa do Boqueirão apresentam maior dispersão, principalmente no eixo 1, tendendo a valores mais negativos. A população da Gruna do Engrunado concentra-se em valores positivos do eixo 1, enquanto a Gruna da Serra Solta diferencia-se no eixo 2, agrupando-se em valores negativos.

Dimorfismo sexual de *Pinelema elinae* em relação ao tamanho

A análise discriminante entre os sexos revelou separação parcial entre machos e fêmeas (Figura 25), com acurácia geral de 76,47% (26 dos 34 indivíduos) na reclassificação via *jackknife*. As fêmeas tiveram maior taxa de acerto (80%, 20 de 25) em relação aos machos (66,7%, 6 de 9), possivelmente em função da maior amostragem ou de maior variação morfológica nos machos.

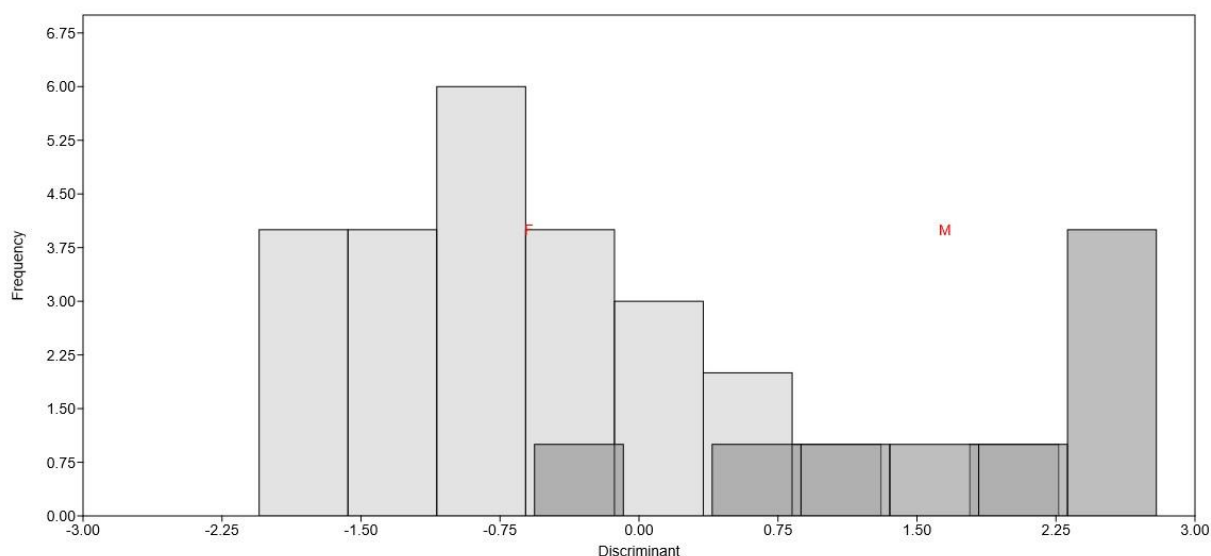


Figura 25: Análise discriminante (LDA) entre machos e fêmeas de *P. elinae* a partir dos dados lineares. Machos em cinza-escuro e fêmeas em cinza-claro.

As análises de PERMANOVA não indicaram diferenças significativas entre os sexos considerando todos os caracteres lineares ($F = 1,903$; $p = 0,138$). Ao avaliar apenas os apêndices (pernas 1 a 4 e pedipalpo), também não se obteve diferenças significativas ($F = 3,143$; $p = 0,067$). Com a exclusão do

pedipalpo, por tratar-se de um caráter sexual secundário em machos, obteve-se diferenças estatísticas marginais ($F = 3,561$; $p = 0,059$).

As análises de regressão mostraram, para fêmeas, correlação significativa e positiva entre o comprimento da carapaça e o tamanho dos apêndices ($R^2 = 0,29$; $\beta = 0,8165$; $p = 0,005$). Para machos, essa relação não foi significativa ($R^2 = 0,34$; $\beta = 0,4599$; $p = 0,129$). O modelo com interação (Apêndices ~ Comprimento da Carapaça $\times$ Sexo) indicou efeito significativo do comprimento da carapaça sobre o tamanho dos apêndices ($F = 7,333$; $p = 0,011$), assim como diferenças gerais entre os sexos ($F = 7,323$; $p = 0,011$), mas sem interação significativa ($F = 0,558$; $p = 0,46$), sugerindo que as inclinações das retas de regressão não diferem entre os sexos (Figura 26).

Esses resultados indicam a presença de dimorfismo sexual moderado em *P. elinae*, associado principalmente a diferenças gerais no tamanho dos apêndices. De modo geral, machos apresentam pernas e pedipalpos relativamente mais longos, conforme observado na Tabela 4, enquanto fêmeas tendem a apresentar maior comprimento corporal. No entanto, a ausência de interação significativa entre sexo e comprimento da carapaça indica que ambos os sexos compartilham padrões alométricos semelhantes, sugerindo que o dimorfismo está relacionado principalmente a diferenças de tamanho relativo, e não a trajetórias de crescimento distintas.

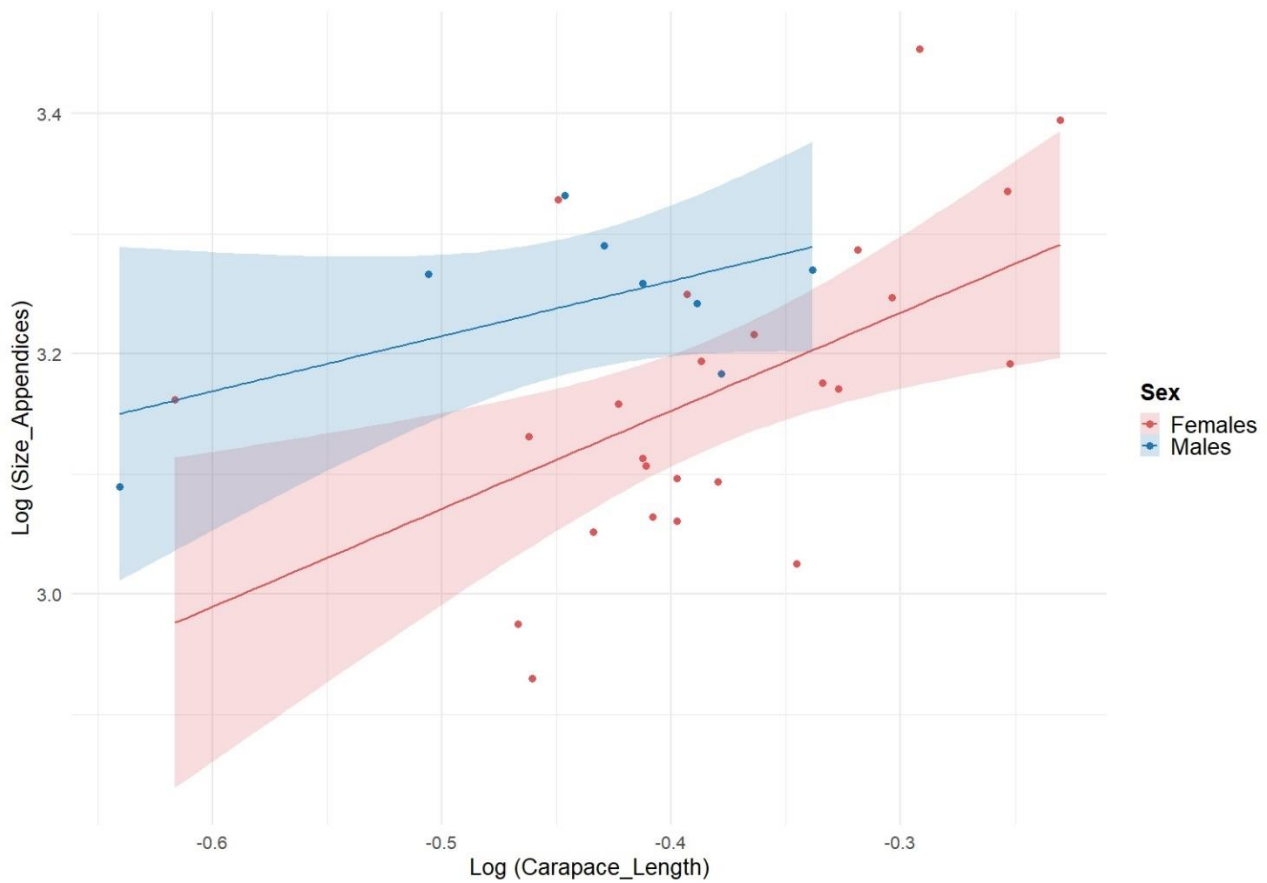


Figura 26: Regressão linear entre o tamanho dos apêndices (pernas I a IV e pedipalpo, escala logarítmica) e o comprimento da carapaça (escala logarítmica) em machos e fêmeas de *P. elinae*.

Diferenças populacionais de *Pinelema elinae* em relação ao tamanho

A análise discriminante entre as populações identificou três eixos, dos quais os dois primeiros explicam 90,07% da variação (Eixo 1: 52,58%; Eixo 2: 37,49%) (Figura 27).

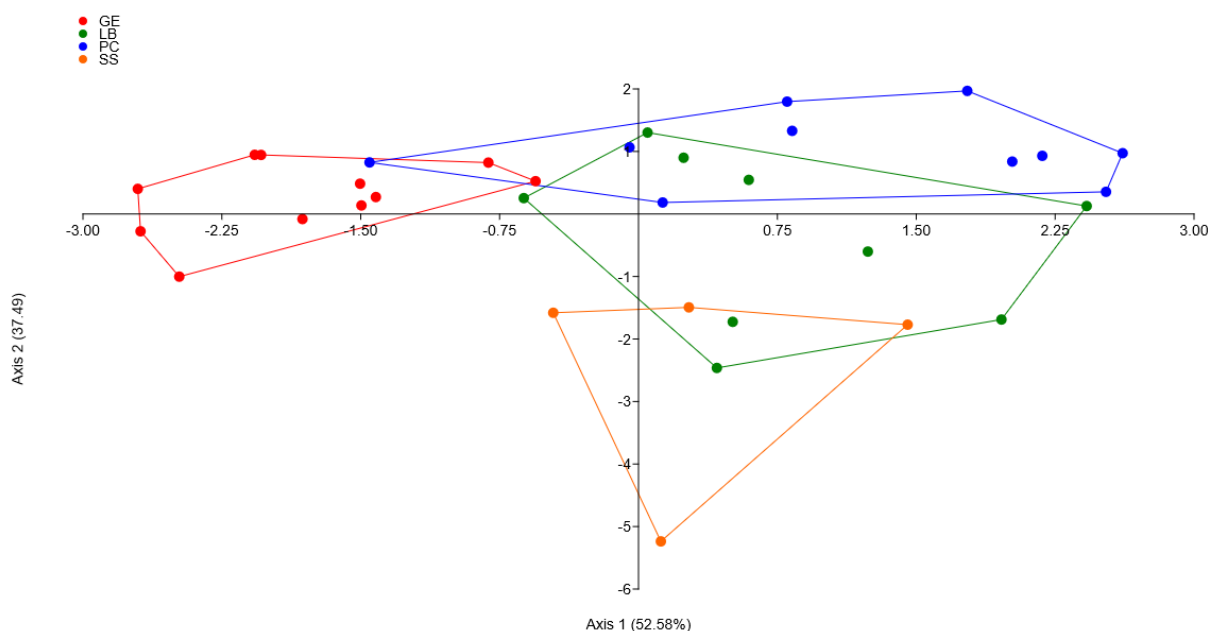


Figura 27: Análise discriminante (LDA) entre populações de *P. elinae* a partir dos dados lineares. Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo).

A população da Gruna do Engrunado destacou-se, localizada majoritariamente em valores negativos do eixo 1, enquanto as demais se concentram à direita. A Gruna da Serra Solta diferenciou-se no eixo 2, ocupando posições negativas. Já as populações da Lapa do Boqueirão e da Gruna do Pedro Cassiano concentraram-se nas porções positivas de ambos os eixos, com sobreposição entre si.

A PERMANOVA indicou diferenças significativas entre as populações quanto às medidas lineares ($F = 7,503$; $p < 0,001$). Nos testes par-a-par (Tabela 6), a população da Gruna do Engrunado diferiu significativamente de todas as demais, apresentando tendência a menor tamanho corporal e de apêndices em relação às outras populações.

Tabela 6: Teste pareado entre as populações de *Pinelema elinae*, com valores de p da correção de Bonferroni (parte superior) e valores de F (parte inferior).

	Gruna do Engrunado	Lapa do Boqueirão	Gruna do Pedro Cassiano	Gruna da Serra Solta
Gruna do Engrunado	-	0,0024*	0.0005999*	0,0048*
Lapa do Boqueirão	11,46*	-	1	1
Gruna do Pedro Cassiano	16,58*	1,438	-	1
Gruna da Serra Solta	12,35*	1,395	1,752	-

* Diferenças estatisticamente significativas

2.4.3 Análises de Morfometria Geométrica baseada em Marcos Anatômicos

Análise de erro e simetria

A análise de variância de Procrustes (Procrustes ANOVA) para a carapaça revelou que a variabilidade morfológica entre os indivíduos de *Pinelema elinae* (MS = 0,0006334237) foi uma ordem de magnitude superior à variação atribuída ao erro de digitalização dos pontos anatômicos (MS = 0,0000118924). Esse resultado indica que o erro de marcação dos *landmarks* é desprezível frente à variabilidade biológica e, portanto, pode ser desconsiderado nas análises subsequentes. Não foi detectada assimetria direcional significativa na forma da carapaça ($F = 0,86$; $p = 0,6293$), apenas assimetria flutuante entre os pontos anatômicos ($F = 15,03$; $p < 0,0001$), indicando que a variação entre os lados é aleatória e não sistemática.

Para o esterno, as análises também mostraram que a variabilidade morfológica (MS = 0,0005389748) foi uma ordem de magnitude maior que a atribuída ao erro de digitalização (MS = 0,0000198659). Contudo, para essa estrutura foi detectada assimetria direcional significativa (MS = 0,0002937678; $F = 2,39$; $p = 0,0096$), superior à assimetria flutuante (MS = 0,0001230478; $F =$

6,19; $p < 0,0001$). Os efeitos assimétricos podem ser visualizados no gráfico PCA da Figura 28.

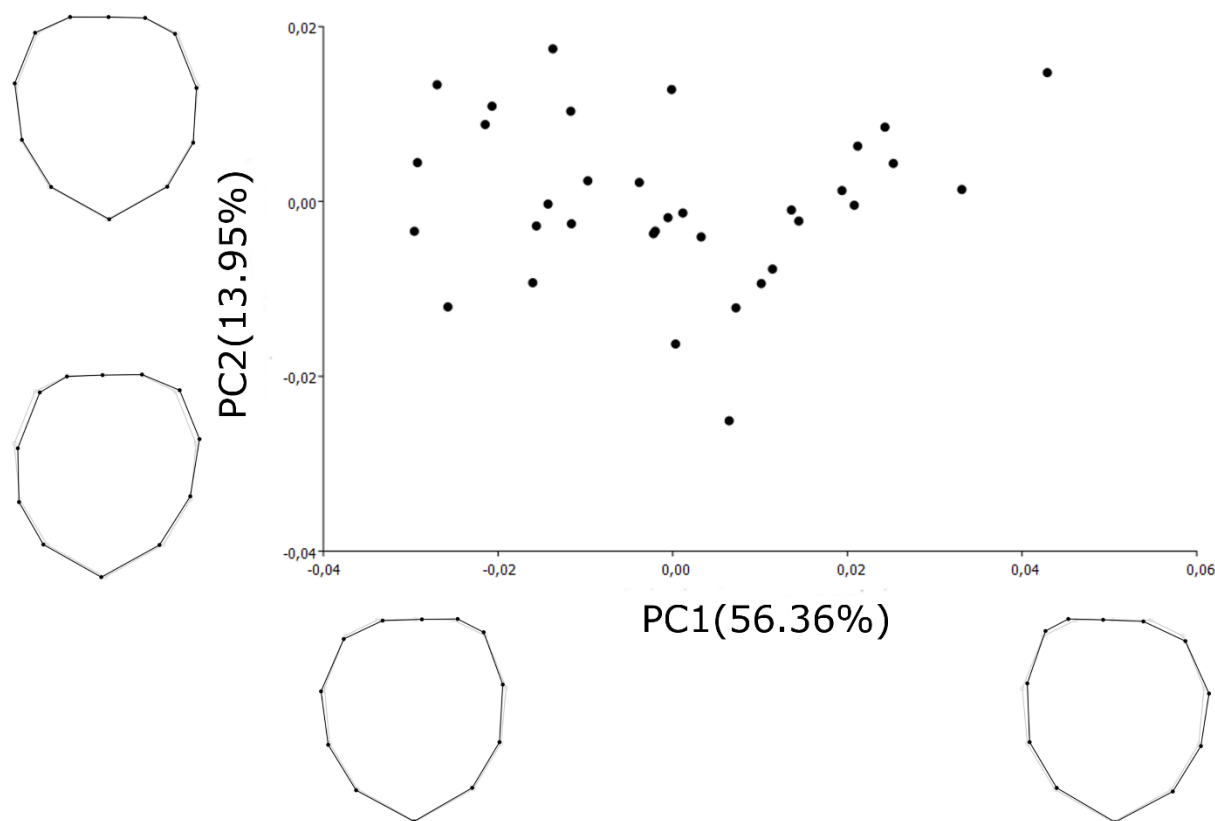


Figura 28: Gráfico de Componentes Principais (PCA) a partir dos componentes assimétricos do esterno de indivíduos de *P. elinae*. O contorno cinza representa a forma média do esterno, enquanto o contorno preto mostra as alterações referentes aos extremos de cada eixo dos componentes de variação.

Alometria

As análises de regressão entre o tamanho do centróide e os componentes simétricos da forma da carapaça demonstraram ausência de alometria significativa ($p = 0,6344$). O modelo explicou apenas 1,42% da variação total da forma, sugerindo que o tamanho corporal exerce influência mínima na morfologia registrada. Assim, optou-se por manter os dados originais nas análises subsequentes, sem remoção de efeitos alométricos por meio dos resíduos da regressão.

As análises de alometria para o esterno também não indicaram influência significativa ($p = 0,0755$) do tamanho do centróide sobre os componentes simétricos da forma. O modelo explicou somente 7,42% da variação total, motivo pelo qual também se optou pela utilização dos dados originais nas análises seguintes.

Análise de Componentes Principais (PCA)

A PCA, com base na matriz de covariância, gerou 18 autovalores, sendo que os dois primeiros componentes explicaram conjuntamente 80,67% da variação total. O primeiro componente (PC1) respondeu por 71,68% da variação, evidenciando um forte eixo de diferenciação morfológica. Além disso, 95% da variação foi representada pelos seis primeiros componentes principais (Figura 29).

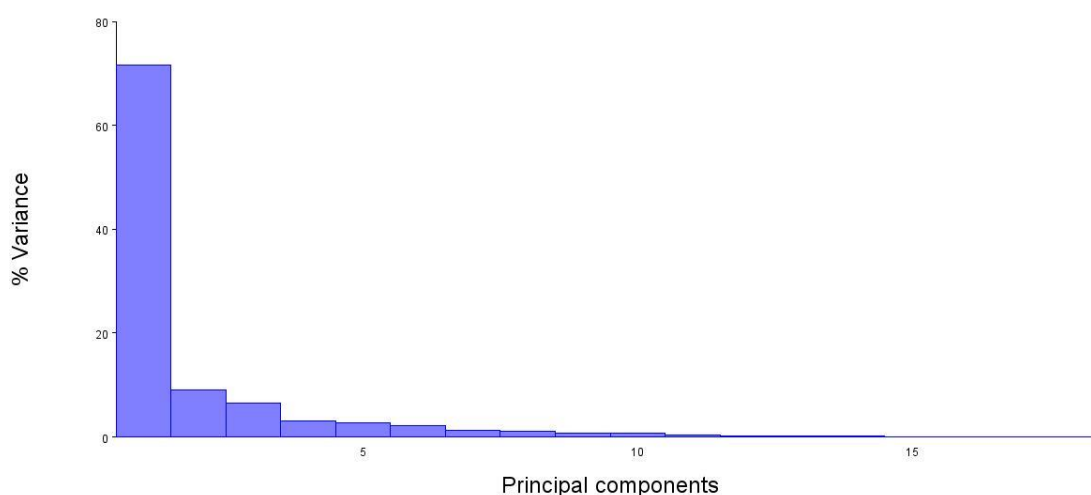


Figura 29: Contribuição de cada autovalor, obtido pela PCA, para a variação na forma da carapaça.

A projeção dos indivíduos nos dois primeiros eixos principais (PC1 e PC2) é apresentada na Figura 30. O PC1 (71,68%) representa um gradiente morfológico no qual valores positivos correspondem a carapaças com porção anterior projetada sagitalmente e alargada — especialmente na região rostral e nas inserções do pedipalpo e perna I — e porção posterior afilada, com encurtamento na extremidade ligada ao pedicelo. Em contraste, valores

negativos refletem carapaças com maior abaulamento lateral posterior e encurtamento sagital da região anterior. O PC2 (8,98%) distingue carapaças mais arredondadas, curtas e alargadas (valores positivos) de carapaças longas e estreitas (valores negativos).

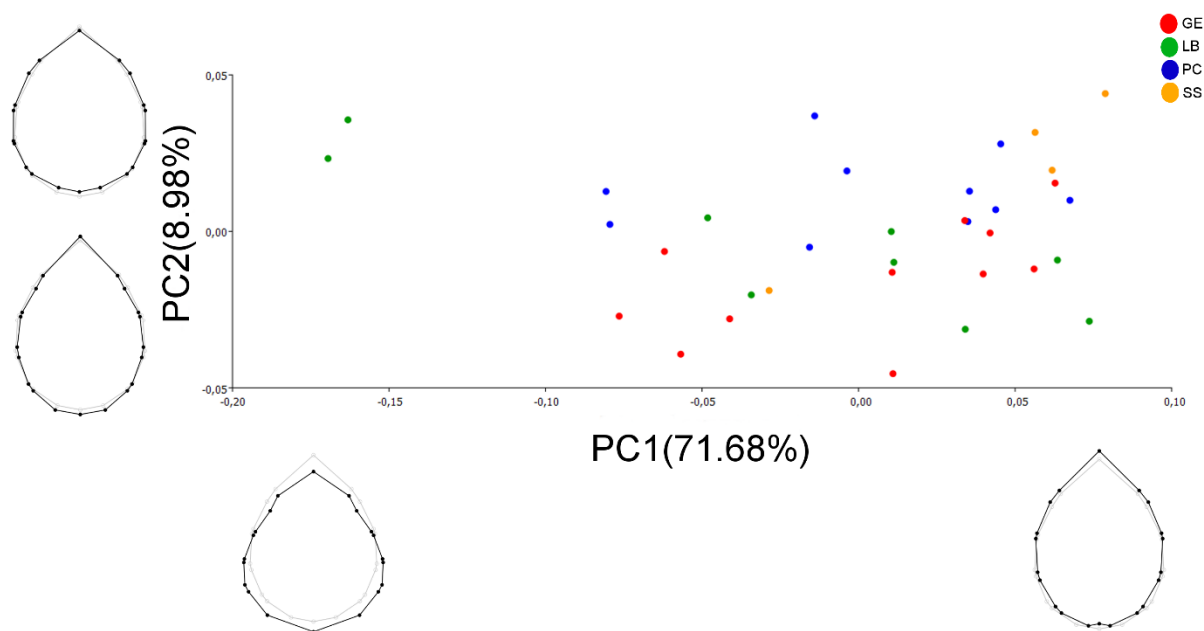


Figura 30: Gráfico de PCA a partir dos componentes simétricos da carapaça, mostrando as modificações na forma entre as seguintes cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno cinza representa a forma média da carapaça, enquanto o contorno preto mostra as alterações referentes aos extremos de cada eixo de variação.

Apesar da sobreposição morfológica entre os grupos, observam-se tendências distintas. A população da Gruna da Serra Solta tende a se concentrar em valores positivos de PC1, enquanto a Lapa do Boqueirão apresenta maior dispersão em ambos os eixos, incluindo valores negativos de PC1. Já as populações das grunas do Engrunado e do Pedro Cassiano demonstram ampla distribuição e certa sobreposição entre si e com os demais grupos. Esses padrões sugerem a existência de tendências morfológicas associadas às populações, embora a variação intrapopulacional ainda seja considerável. Isso justifica a aplicação de abordagens multivariadas adicionais, como a Análise de Variação Canônica (CVA), para investigar de forma mais robusta a separação entre os grupos.

Para o esterno, a PCA gerou 10 autovalores, sendo que os dois primeiros componentes explicaram conjuntamente 88,2% da variação total. O PC1 respondeu por 62,07% da variação e o PC2 por 26,13%. Ademais, 95% da variação morfológica foi representada pelos quatro primeiros componentes principais (Figura 31).

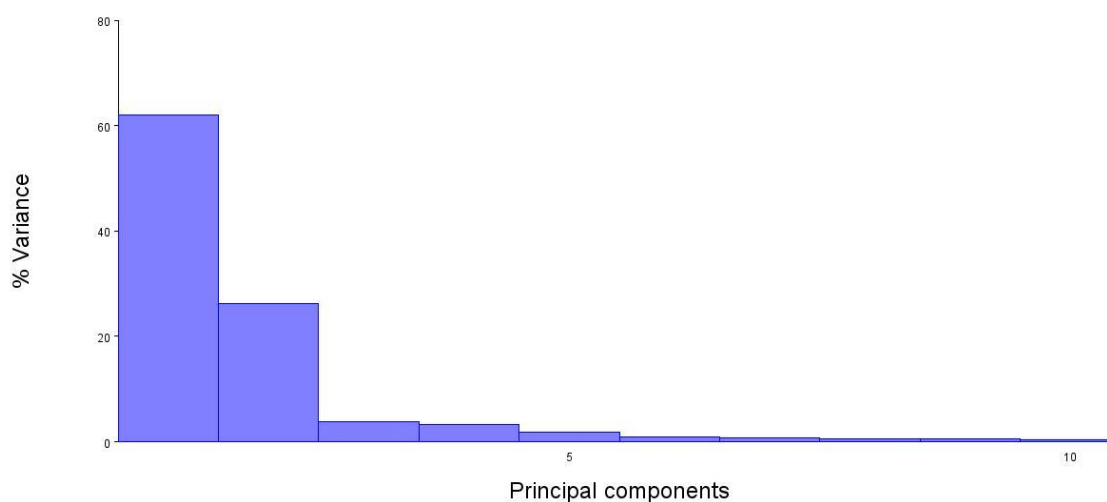


Figura 31: Contribuição de cada autovalor, obtido pela PCA, para a variação na forma do esterno.

A projeção dos indivíduos nos dois primeiros eixos principais (Figura 32) mostra que o PC1 representa um gradiente morfológico no qual valores positivos correspondem a esternos ovais, estreitos lateralmente e distendidos sagitalmente na porção anterior, enquanto valores negativos representam esternos lateralmente alargados — principalmente na região de inserção da perna I — e retraídos sagitalmente na porção anterior, compondo uma forma em “coração”. Já o PC2 distingue esternos mais arredondados (valores positivos) de esternos mais estreitos lateralmente e em forma de “escudo” (valores negativos).

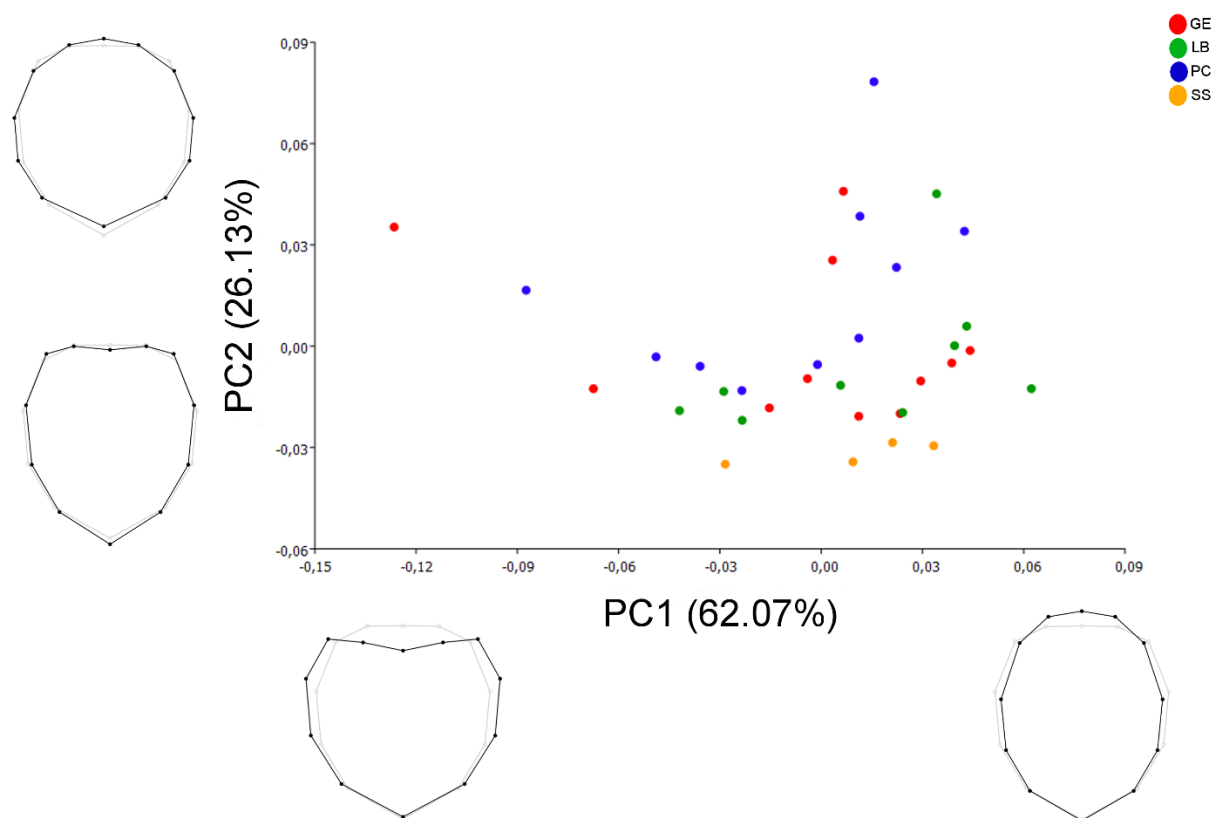


Figura 32: Gráfico de PCA a partir dos componentes simétricos do esterno, mostrando as modificações na forma entre as seguintes cavidades: Grana do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Grana do Pedro Cassiano (PC - azul) e Grana da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno cinza representa a forma média do esterno, enquanto o contorno preto mostra as alterações referentes aos extremos de cada eixo de variação.

Conforme o gráfico da PCA, observa-se maior dispersão entre os grupos em PC1, com tendência a maior concentração em valores positivos desse eixo. Há sobreposição entre as cavidades, exceto para a população da Grana da Serra Solta, que se isola das demais em relação ao PC2, posicionando-se na extremidade negativa.

Dimorfismo sexual de *Pinelema elinae* em relação à forma corporal

A análise discriminante da forma da carapaça de *P. elinae* revelou separação total entre machos e fêmeas (Figura 33), com diferenças significativas entre os sexos (T-square = 114,0174; $p = 0,0191$).

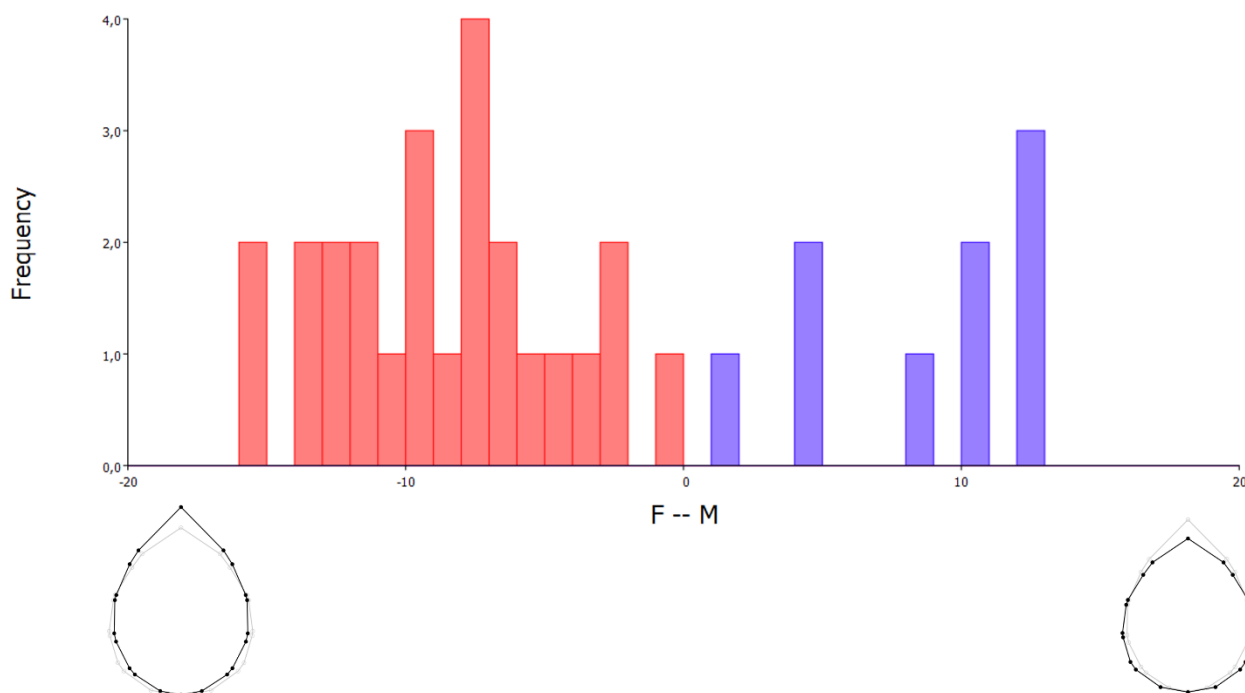


Figura 33: Gráfico de Análise Discriminante da carapaça entre os sexos de *P. elinae*, com machos em azul escuro e fêmeas em vermelho. O contorno preto representa as alterações nos extremos de cada eixo de variação, enquanto o contorno cinza representa a forma do extremo oposto.

As fêmeas tendem a apresentar carapaças mais longas sagitalmente, com rostro projetado e estreitamento lateral, sobretudo na porção posterior (inserção das pernas III e IV). Os machos, por sua vez, apresentam carapaças mais curtas sagitalmente e mais largas lateralmente, com aspecto mais arredondado.

A análise discriminante para o esterno mostrou separação parcial entre os sexos (Figura 34), sem diferenças estatisticamente significativas (T-square = 27,241; $p = 0,0885$). Ainda assim, observa-se uma tendência nas fêmeas a possuírem esternos mais largos lateralmente e triangulares, enquanto os machos apresentam esternos mais estreitos lateralmente e ovais.

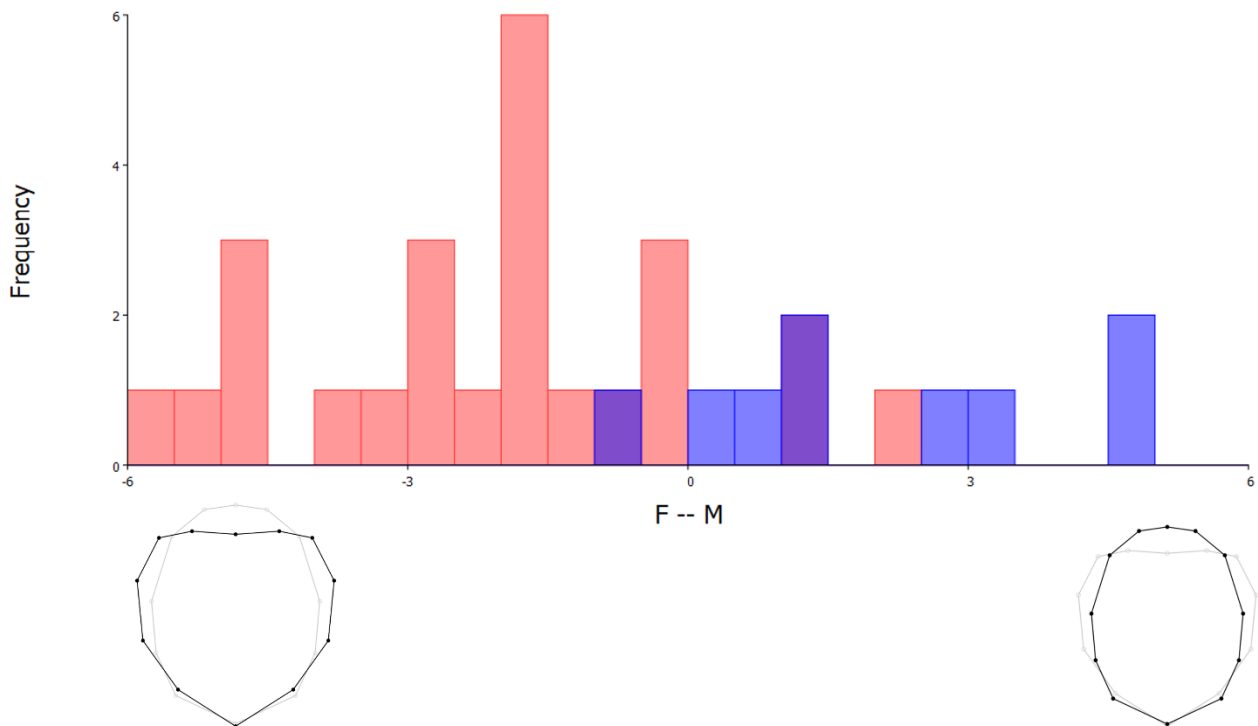


Figura 34: Gráfico de Análise Discriminante do esterno entre os sexos de *P. elinae*, com machos em azul escuro e fêmeas em vermelho. O contorno preto representa as alterações referentes aos extremos de cada eixo dos componentes de variação, enquanto o contorno cinza representa a forma do extremo oposto do eixo.

Diferenças populacionais de *Pinelema elinae* em relação à forma corporal

A CVA da carapaça identificou três variáveis canônicas, sendo as duas primeiras responsáveis por 82,58% da variação entre os grupos (CV1 = 51,08%; CV2 = 31,5%) (Figura 35).

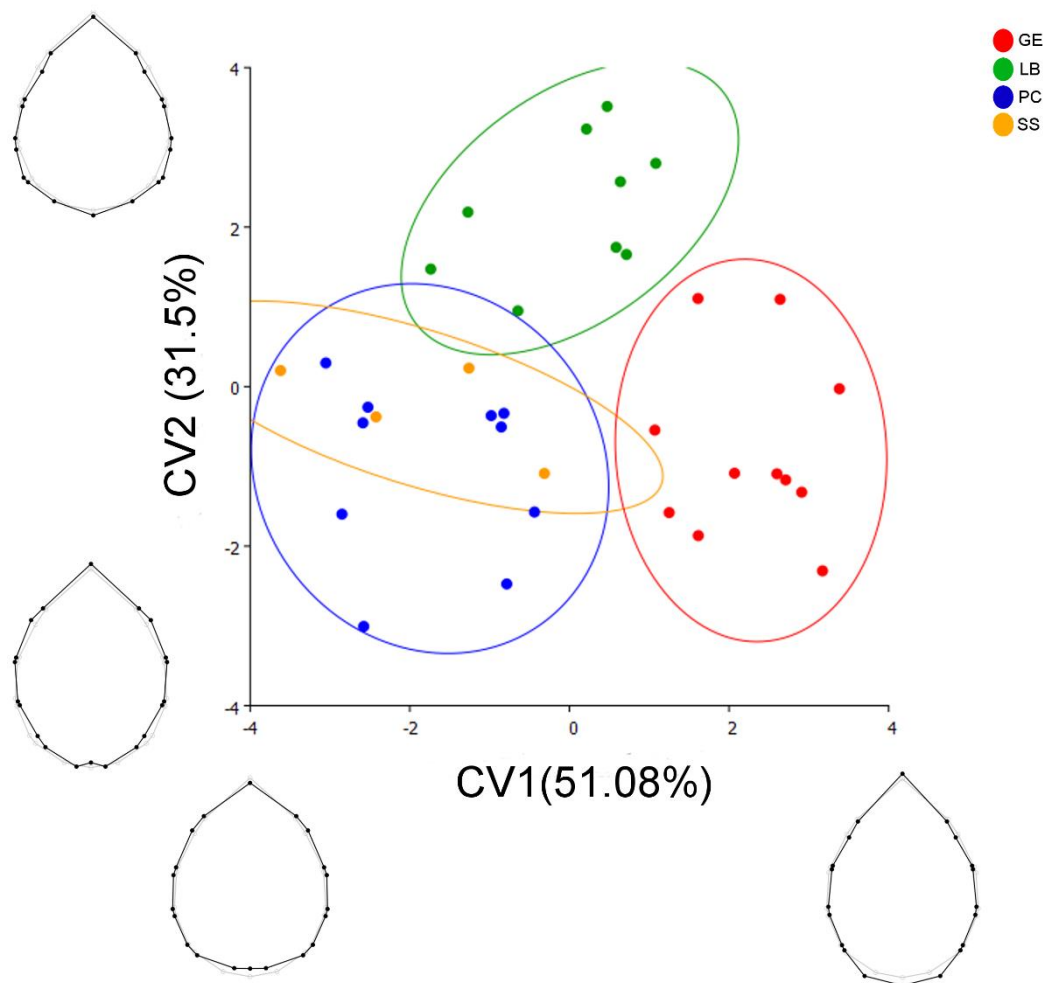


Figura 35: Gráfico de Variação Canônica (CVA) com as diferenças na carapaça entre as populações de *P. elinae* das cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno cinza representa a forma média da carapaça, enquanto o contorno preto representa a duplicação das alterações dos extremos de cada eixo de variação canônica.

A população da Lapa do Boqueirão destaca-se no eixo CV2, representando carapaças com porção anterior mais estreita lateralmente e posterior mais alargada. A Gruna do Engrunado se separa no eixo CV1 das populações da Gruna do Pedro Cassiano e Gruna da Serra Solta, que se sobrepõem em valores negativos (carapaças mais curtas e arredondadas).

Foram detectadas diferenças significativas entre as populações (Pillai's trace = 1,9865; $p = 0,0353$). As distâncias de Mahalanobis variaram de 3,53 (Pedro Cassiano – Serra Solta) a 4,85 (Engrunado – Serra Solta) (Tabela 7).

Contudo, os testes de permutação não evidenciaram diferenciação significativa ($p > 0,05$; Tabela 7).

Tabela 7: Teste pareado entre as populações de *Pinelema elinae*, para a forma da carapaça, com valores de p (parte superior) e distâncias de Mahalanobis (parte inferior).

	Gruna do Engrunado	Lapa do Boqueirão	Gruna do Pedro Cassiano	Gruna da Serra Solta
Gruna do Engrunado	-	0,6179	0,3761	0,7818
Lapa do Boqueirão	3,81	-	0,8553	0,1930
Gruna do Pedro Cassiano	4,16	3,76	-	0,5638
Gruna da Serra Solta	4,85	4,21	3,53	-

A ausência de significância nos testes de permutação pode estar relacionada ao tamanho amostral reduzido da Gruna da Serra Solta ($n = 4$), o que limita o poder estatístico. Ainda assim, os padrões observados na CVA, combinados com o resultado do Pillai's trace e das distâncias de Mahalanobis, sugerem diferenciação latente na forma da carapaça, especialmente entre Gruna do Engrunado e Gruna da Serra Solta. Essa diferenciação pode refletir processos de isolamento geográfico, já que essas cavernas são espacialmente mais distantes das demais (Figura 20), além de possíveis pressões seletivas locais.

A CVA para o esterno também identificou três variáveis canônicas, sendo as duas primeiras responsáveis por 79,28% da variação ($CV1 = 57,58\%$; $CV2 = 21,7\%$) (Figura 36).

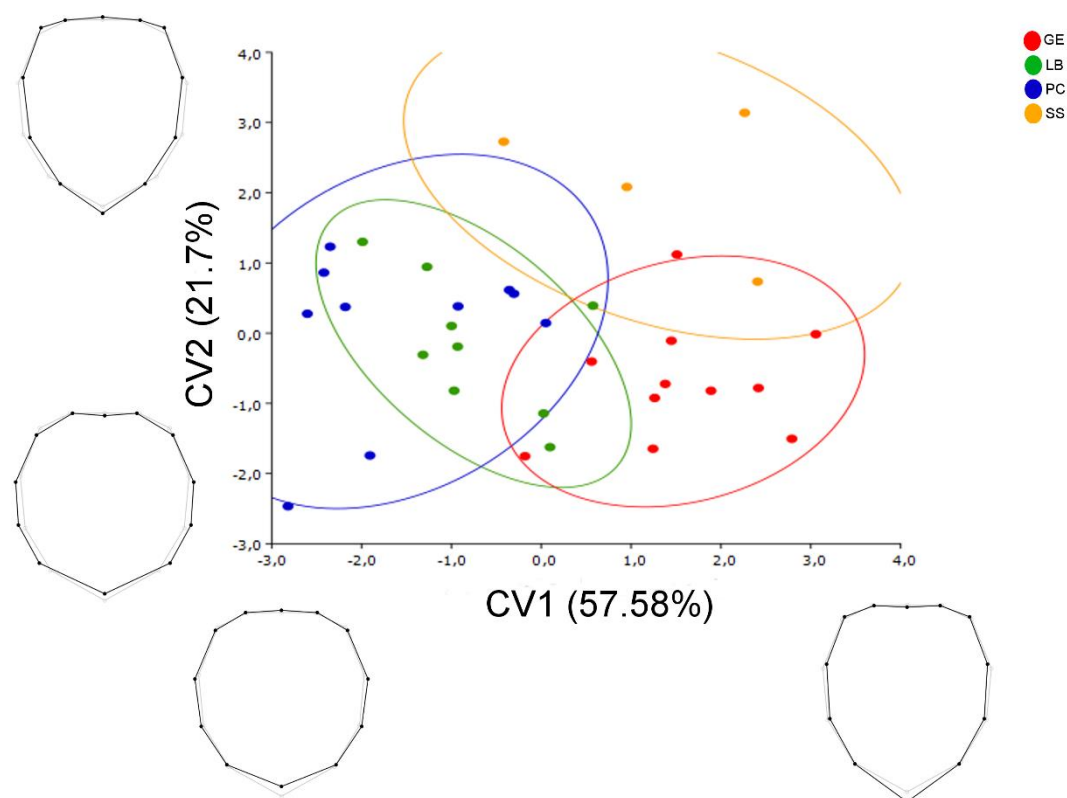


Figura 36: Gráfico de Variação Canônica (CVA) com as diferenças no esterno entre as populações de *P. elinae* das cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno cinza representa a forma média do esterno, enquanto o contorno preto representa a duplicação das alterações dos extremos de cada eixo de variação canônica.

Observa-se estruturação morfológica clara, com mínima sobreposição. A Gruna da Serra Solta se destaca ao longo do CV2, enquanto a Gruna do Engrunado separa-se das populações do Pedro Cassiano e da Lapa do Boqueirão no CV1, estas últimas mais sobrepostas.

As análises evidenciaram diferenças significativas entre as populações (Pillai's trace = 1,5647; $p = 0,0009$). As distâncias de Mahalanobis variaram de 2,31 (Pedro Cassiano – Boqueirão) a 3,69 (Pedro Cassiano – Serra Solta) (Tabela 8). Testes de permutação confirmaram diferenças significativas entre Engrunado – Boqueirão, Engrunado – Pedro Cassiano e Serra Solta – Pedro Cassiano.

Tabela 8: Teste pareado entre as populações de *Pinelema elinae*, para a forma do esterno, com valores de p (parte superior) e distâncias de Mahalanobis (parte inferior).

	Gruna do Engrunado	Lapa do Boqueirão	Gruna do Pedro Cassiano	Gruna da Serra Solta
Gruna do Engrunado	-	0,0057*	0,0173*	0,4786
Lapa do Boqueirão	2,86*	-	0,1004	0,11164
Gruna do Pedro Cassiano	3,29*	2,31	-	0,0114*
Gruna da Serra Solta	2,88	3,36	3,69*	-

* Diferenças estatisticamente significativas

De forma semelhante à carapaça, as populações da Gruna do Engrunado e da Gruna da Serra Solta apresentaram maior diferenciação morfológica em relação às demais. Esses resultados sugerem restrição no fluxo gênico dessas populações, possivelmente associada ao distanciamento espacial das cavernas e ao consequente isolamento geográfico.

2.4.4 Análises de Morfometria Geométrica baseada em contorno (Semilandmarks)

Análise de Componentes Principais (PCA)

A PCA obtida a partir da análise do contorno externo do bulbo genital do pedipalpo dos machos de *Pinelema elinae* gerou oito autovalores, sendo que os dois primeiros componentes explicaram conjuntamente 81,61% da variação total. O primeiro componente (PC1) respondeu por 61,81% da variação, enquanto o segundo componente (PC2) explicou 19,8%. Além disso, 95% da variação morfológica relacionada ao pedipalpo foi representada pelos cinco primeiros componentes principais (Figura 37).

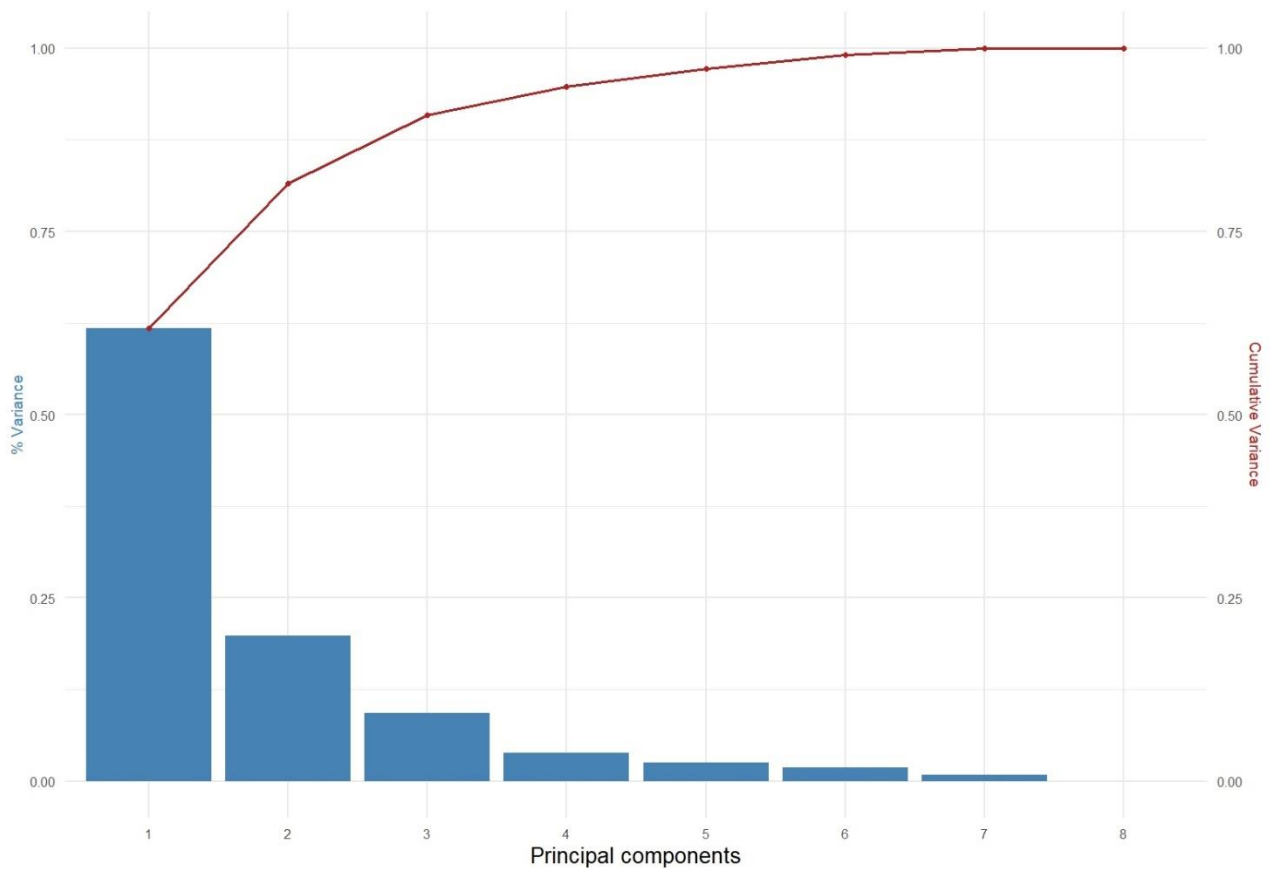


Figura 37: Contribuição de cada autovalor, obtido pela PCA, para a variação na forma do pedipalpo.

A projeção dos indivíduos nos dois primeiros eixos principais (PC1 e PC2) é apresentada na Figura 38, onde se observa uma separação parcial entre os grupos.

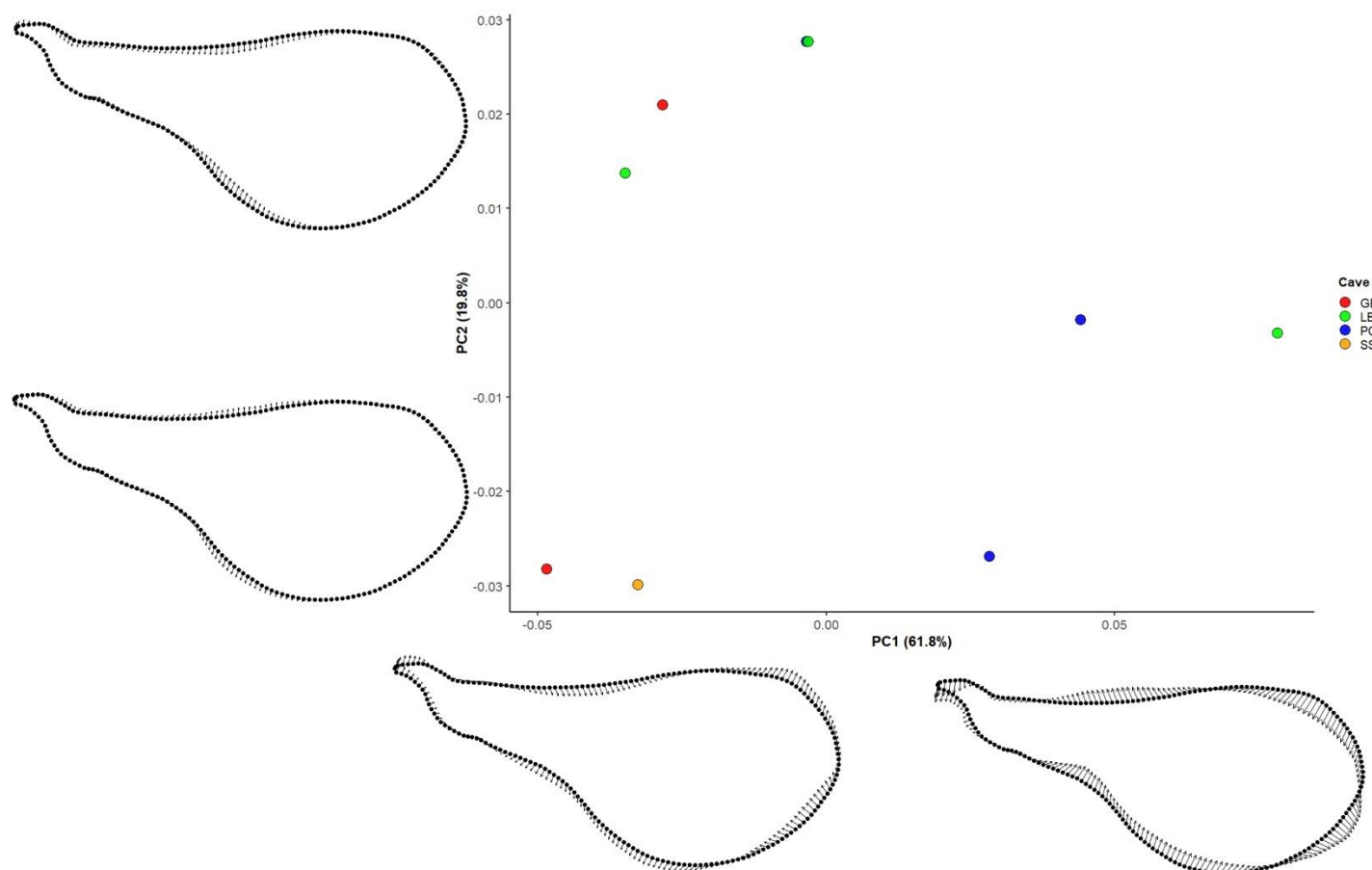


Figura 38: Gráfico de Componentes Principais (PCA) a partir do contorno das estruturas do bulbo do pedipalpo, mostrando as modificações na forma entre as seguintes cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo). O contorno preto representa a forma média do pedipalpo, enquanto as setas indicam a direção da variação em cada extremo dos eixos principais.

Diferenças populacionais de *Pinelema elinae* em relação ao contorno do pedipalpo

A CVA para o contorno das estruturas que compõem o bulbo do pedipalpo identificou três variáveis canônicas, das quais as duas primeiras explicaram conjuntamente 97,36% da variação entre os grupos (CV1 = 89,39%; CV2 = 7,97%), sendo utilizadas para a visualização gráfica (Figura 39).

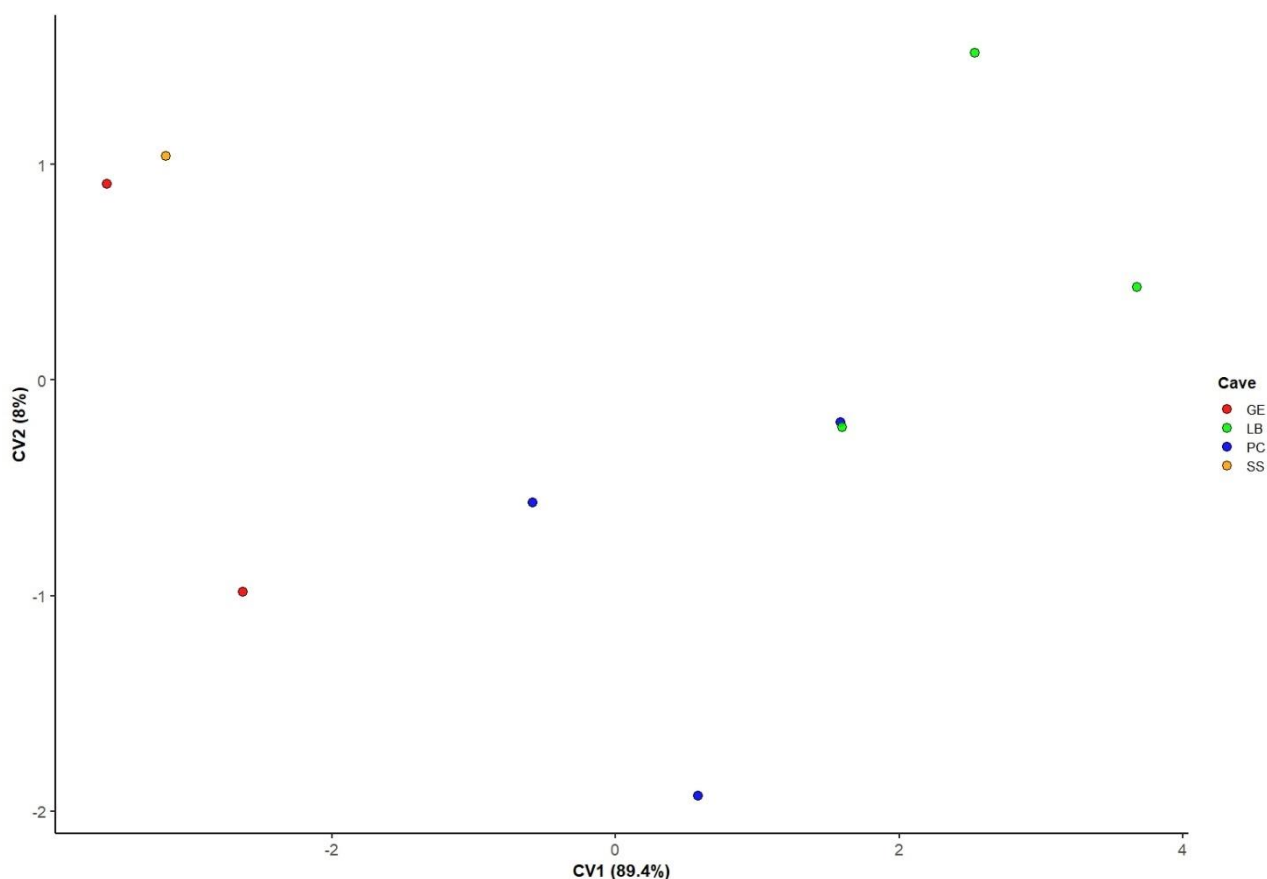


Figura 39: Gráfico de Variação Canônica (CVA) com as diferenças no contorno do pedipalpo entre os machos de *P. elinae* das cavidades: Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo).

Apesar dos padrões visuais da CVA indicarem alguma estruturação morfológica, com separação principalmente no primeiro eixo, os testes estatísticos não confirmaram diferenças significativas entre as populações em relação à forma do bulbo genital (Pillai's trace = 1,6137; $p = 0,7411$). Tal resultado possivelmente reflete o reduzido tamanho amostral de machos maturados disponíveis ($n=9$), o que compromete o poder estatístico da análise. Dessa forma, torna-se necessária a ampliação da amostragem para a confirmação de padrões que possam refletir barreiras de isolamento reprodutivo e consequente diferenciação populacional.

Os valores de F referentes às diferenças populacionais quanto ao contorno do pedipalpo podem ser observados na Tabela 9. As diferenças variaram de 0,3191 (Lapa do Boqueirão – Gruna do Pedro Cassiano) a 2,3742 (Gruna do Engrunado – Gruna do Pedro Cassiano), sendo a Gruna do

Engrunado a cavidade que apresentou maiores diferenças em relação às demais, embora sem significância estatística.

Tabela 9: Teste pareado entre as populações de *Pinelema elinae*, com valores de p do teste de Adonis (parte superior) e valores de F (parte inferior).

	Gruna do Engrunado	Lapa do Boqueirão	Gruna do Pedro Cassiano	Gruna da Serra Solta
Gruna do Engrunado	-	0,3	0,2	0,6667
Lapa do Boqueirão	1,1949	-	1	0,5
Gruna do Pedro Cassiano	2,3742	0,3191	-	0,25
Gruna da Serra Solta	0,4055	0,7722	1,7358	-

2.4.5 Árvore de relação entre as populações

Utilizando as medidas de distância entre as populações obtidas a partir dos valores de F (dados lineares e análise de contorno do pedipalpo) e das distâncias de Mahalanobis (dados geométricos referentes à forma da carapaça e do esterno), foi gerada uma árvore consenso representando as relações entre as populações de *P. elinae*, apresentada na Figura 40.

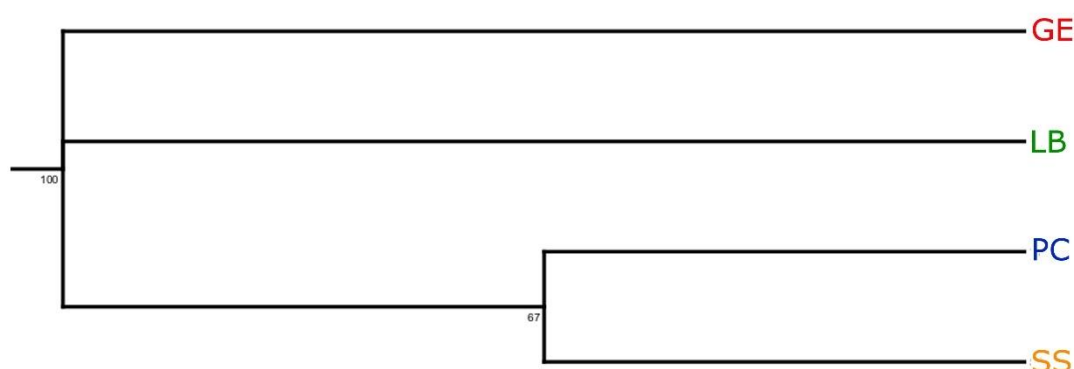


Figura 40: Árvore de consenso para a relação entre as populações de *P. elinae* da Serra do Ramalho, obtida a partir das diferenças entre as populações derivadas das análises de morfometria linear, morfometria geométrica baseada em marcos anatômicos (carapaça e esterno) e morfometria geométrica baseada em contorno (pedipalpo). Gruna do Engrunado (GE - vermelho), Lapa do Boqueirão (LB - verde), Gruna do Pedro Cassiano (PC - azul) e Gruna da Serra Solta (SS - amarelo).

Observa-se um agrupamento entre os indivíduos da Gruna do Pedro Cassiano e da Gruna da Serra Solta, bem como uma maior separação desses grupos em relação às demais cavidades (Gruna do Engrunado e Lapa do Boqueirão). Esse padrão, aliado às diferenças significativas detectadas em análises anteriores para a Gruna do Engrunado e a Gruna da Serra Solta, mostram diferenças morfológicas entre as populações que podem evidenciar especiação. Reforçando a necessidade de tratar essas populações como unidades distintas em uma perspectiva de conservação dos habitats subterrâneos em que ocorrem.

2.5 DISCUSSÃO

Sobre a história natural de *Pinelema elinae*

A distribuição restrita de *Pinelema elinae* às zonas afóticas das cavernas indica uma dependência de ambientes climaticamente estáveis e uma sensibilidade elevada a perturbações ambientais. Isto pode estar relacionado com a redução da tolerância fisiológica historicamente registrada para espécies

subterrâneas altamente especializadas (Huey & Kingsolver, 1989; Novak *et al.*, 2014; Raschmanová *et al.*, 2015), mas são necessários estudos fisiológico-comportamentais para comprovar esta hipótese. Essas zonas apresentam ausência permanente de luz, alta umidade e estabilidade dos fatores físicos (Poulson & White, 1969; Howarth, 1983; Trajano & Bichuette, 2006).

A predominância de fêmeas em relação aos machos observada neste estudo é consistente com os dados descritos por Brescovit *et al.* (2023). Este padrão é comum em diversas espécies de aranhas cavernícolas, conforme relatado em estudos anteriores com aranhas da família Linyphiidae (Deeleman-Reinhold, 1978; Mammola & Isaia 2016), Dysderidae e Nesticidae (Gasparo & Thaler, 2000).

Os resultados obtidos indicam também que *Pinelema elinae* apresenta dimorfismo sexual, porém com intensidade e expressão distintas entre tamanho linear e forma corporal. Embora a análise discriminante do tamanho das estruturas tenha indicado separação parcial entre os sexos com acurácia relativamente alta, as análises multivariadas não detectaram diferenças estatisticamente significativas quando considerados todos os caracteres lineares em conjunto, e apenas tendências marginais foram observadas ao avaliar exclusivamente os apêndices. Além disso, a ausência de interação significativa entre sexo e comprimento da carapaça nas análises de regressão demonstra que machos e fêmeas compartilham padrões alométricos semelhantes. Assim, o dimorfismo para *P. elinae* parece estar relacionado principalmente a diferenças médias de tamanho relativo, com machos apresentando apêndices relativamente mais longos e fêmeas maior comprimento corporal, e não a trajetórias de crescimento distintas entre os sexos.

Por outro lado, a morfometria geométrica evidenciou um padrão mais robusto de diferenciação sexual na forma da carapaça. A separação total entre machos e fêmeas, com diferenças estatisticamente significativas, indica que a configuração do prossoma constitui o principal componente do dimorfismo sexual na espécie. Já o esterno mostrou apenas separação parcial e ausência de significância estatística, sugerindo que a diferenciação de forma é mais pronunciada na carapaça do que em outras regiões ventrais.

Sob uma perspectiva evolutiva, o padrão observado é parcialmente compatível com tendências descritas para Araneae, nas quais machos frequentemente apresentam apêndices relativamente mais longos em contextos de busca ativa por fêmeas (*scramble competition*), enquanto fêmeas tendem a investir em maior tamanho corporal associado à seleção por fecundidade (Head, 1995; Coddington *et al.*, 1997; Prenter *et al.*, 1999; Moya-Laraño *et al.*, 2002; Foellmer & Moya-Laraño, 2007). Contudo, o suporte estatístico para diferenças em tamanho de apêndices é moderado, enquanto a diferenciação na forma da carapaça é clara e significativa.

Esse resultado sugere que pressões seletivas podem estar atuando de maneira mais intensa sobre aspectos estruturais do prossoma, possivelmente relacionados à biomecânica e distribuição de forças no posicionamento dos apêndices durante a locomoção ou atividades reprodutivas. Padrões semelhantes de diferenciação sexual na forma do cefalotórax foram descritos em análises de morfometria geométrica com aranhas epígeas da família Lycosidae (Fernández-Montraveta & Marugán-Lobón, 2017), reforçando que a forma corporal pode ser um componente central do dimorfismo sexual em aranhas, mesmo quando diferenças lineares são pouco acentuadas.

Sobre as populações de *Pinelema elinae* da Serra do Ramalho

A morfometria geométrica é uma ferramenta capaz de notar mudanças pequenas na forma, que normalmente passam despercebidas na taxonomia tradicional, por usar características discretas (Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2012). Para organismos troglóbios, essa forma de estudo é útil, pois muitas mudanças no corpo resultantes do isolamento no hipógeo – como alongamento de apêndices ou alteração de proporções corporais – e diferenças entre populações, acontecem gradativamente e de forma convergente em diferentes grupos (veja Liu *et al.*, 2017).

Com a aplicação da morfometria linear e, principalmente, geométrica, encontrou-se estruturação morfológica inicial entre as cavernas, indicando processo de diferenciação entre as populações de *Pinelema elinae* da Serra do Ramalho. Cavernas espacialmente distantes, muitas vezes, podem atuar como

“ilhas”, ou seja, unidades isoladas de seleção e deriva genética, propiciando diferenciação entre populações de uma mesma espécie e o surgimento de linhagens exclusivas, e, muitas vezes, com distribuição limitada (Snowman *et al.*, 2010; Niemiller & Zigler, 2013). Este processo de diferenciação já foi registrado, com a utilização da morfometria geométrica, em populações de peixes troglóbios *Rhamdiopsis krugi* Bockmann & Castro, 2010, em cavernas do centro norte da Bahia (Bichuette *et al.*, 2015).

A família Telemidae é conhecida pela baixa capacidade de dispersão (Zhao *et al.*, 2020) e o próprio gênero *Pinelema* possui diversos registros de endemismo, com espécies restritas a uma única cavidade (Song *et al.*, 2017; Wang & Li, 2016; Chen *et al.*, 2021). Logo, espera-se que *P. elinae* siga esse padrão restrito de distribuição de populacional, com baixa conectividade genética entre eventuais populações. Esse cenário pode favorecer a diferenciação morfológica como resposta à deriva genética ou à seleção estabilizadora associada microhabitats específicos, mesmo em escalas geográficas relativamente pequenas (Juan *et al.*, 2010; Fišer *et al.*, 2018). Nesse contexto, a descoberta de espécies crípticas em estudos envolvendo táxons subterrâneos tem aumentado significativamente com uso de dados moleculares (e.g., Hedin, 1997; Trontelj *et al.*, 2009), justamente por permitirem detectar linhagens geneticamente isoladas sem diferenciação morfológica evidente; contudo, tais abordagens geralmente demandam elevados investimentos financeiros e infraestrutura tecnológica especializada para sua aplicação.

Uma das maneiras de se averiguar processos de especiação entre populações é a detecção de barreiras de isolamento reprodutivo, dentre elas, barreiras de prematuração sexual (como mudanças na forma de estruturas reprodutivas), que impedem a transferência de gametas entre espécies distintas (Futuyma & Kirkpatrick, 2017). Nossas análises para diferenças no contorno externo das estruturas que compõem o bulbo do pedipalpo (tegulum + sulco distal + embolus) dos machos de *P. elinae* não demonstraram significância, porém isso deve ser interpretado com cautela, considerando-se que o pequeno número amostral de machos adultos (n = 9) causam restrições na eficiência dos testes estatísticos (Zelditch *et al.*, 2012; Zagmajster *et al.*, 2014). A limitação amostral é uma restrição comum em estudos com troglóbios, cuja abundância

populacional é tipicamente baixa e distribuída em ambientes com alta fragilidade ecológica e limitada capacidade de suporte (Poulson, 1964; Langecker, 2000; Gallão & Bichuette, 2018; Culver & Pipan, 2019). A falta de significância estatística formal, neste cenário, não deve ser tomada como prova da inexistência de barreiras de isolamento reprodutivo ou redução de fluxo gênico entre os grupos.

Do ponto de vista geomorfológico e espeleológico, a região cárstica da Serra do Ramalho caracteriza-se por um sistema fortemente compartimentado, desenvolvido sobre rochas carbonáticas do Grupo Bambuí (Rubbioli *et al.*, 2019). As cavidades conhecidas na região apresentam, em geral, desenvolvimento horizontal limitado e distribuição espacial descontínua, sendo separadas entre si por extensos afloramentos rochosos, vales secos e interflúvios, não havendo evidências geomorfológicas ou hidrológicas de conexões subterrâneas diretas entre as cavernas amostradas (Rubbioli *et al.*, 2019; Jesus *et al.*, 2023).

Além disso, o Aquífero Bambuí apresenta comportamento predominantemente fissural e fortemente compartimentado nessa região, com fluxo subterrâneo restrito e baixa conectividade hidráulica entre diferentes sistemas cavernícolas, especialmente sob condições climáticas semiáridas, que limitam a recarga e a integração entre condutos (Rubbioli *et al.*, 2019). Em sistemas cársticos com essas características, a fragmentação física do ambiente subterrâneo atua como uma barreira efetiva ao deslocamento de organismos, promovendo isolamento populacional e reduzindo o fluxo gênico entre cavernas espacialmente próximas, porém funcionalmente desconectadas (Juan *et al.*, 2010; Fišer *et al.*, 2018).

Nesse contexto, a separação das populações observada nas análises de CVA, ainda que com sobreposição parcial, aliada às diferenças significativas nos caracteres secundários avaliados (tamanho, forma da carapaça e forma do esterno), é consistente com a hipótese de isolamento entre as cavernas da Serra do Ramalho. Considerando-se que essas cavidades são espacialmente separadas por afloramentos rochosos e vales secos (Rubbioli *et al.*, 2019; Jesus *et al.*, 2023), os padrões morfométricos observados em *Pinelema elinae* sugerem que suas populações possam estar geneticamente isoladas, devido ao elevado grau de compartimentação geomorfológica e hidrogeológica da região. Isso

favorece a atuação gradativa de forças evolutivas locais, como a deriva genética e pressões seletivas associadas às condições microclimáticas específicas de cada cavidade.

Por fim, a ideia de que *P. elinae* seja um conjunto de espécies crípticas deve ser investigada com estudos de taxonomia integrativa (Dayrat, 2005; Padial *et al.*, 2010) para a confirmação de especiação. Dados morfológicos combinados a dados moleculares e ecológicos vêm sendo uma importante ferramenta para compreender a diversidade real de alguns aracnídeos (e.g., Derkarabetian & Hedin, 2014). Este tipo de abordagem pode ser eficaz na elaboração de estratégias efetivas de conservação de *P. elinae* e de suas regiões de ocorrência.

Ainda, semelhante ao trabalho de Bichuette *et al.* (2015) sugerimos a proteção individual de cada população na elaboração de planos de conservação de áreas de ocorrência da espécie, em especial a Serra do Ramalho, que são cada vez mais impactadas por ações antrópicas e ainda muito negligenciadas em políticas ambientais (Gallão & Bichuette, 2018; Brescovit *et al.*, 2023).

2.6 CONCLUSÕES

Pinelema elinae é uma espécie altamente especializada ao meio subterrâneo, com distribuição restrita às zonas afóticas e dependência de condições microclimáticas estáveis, o que reforça sua vulnerabilidade a perturbações ambientais. A predominância de fêmeas observada e o dimorfismo sexual identificado neste estudo sugerem um sistema reprodutivo moldado concomitantemente pela seleção natural e seleção sexual. Enquanto os machos apresentam pernas e pedipalpos proporcionalmente maiores, favorecendo estratégias de competição por corrida na busca de parceiras, as fêmeas investem em maior crescimento corporal associado à fecundidade.

A aplicação de técnicas de morfometria linear e geométrica para a espécie revelou padrões morfológicos que dão indícios de uma possível diferenciação populacional entre as cavernas da Serra do Ramalho. Embora não tenham sido identificadas diferenças estatisticamente significativas no contorno do pedipalpo (indício de barreira de isolamento reprodutivo), as diferenças significativas em caracteres secundários, em conjunto da separação parcial

entre os grupos na Análise de Variação Canônica, sugerem um processo incipiente de diferenciação fenotípica, potencialmente impulsionado pelo isolamento geográfico e por pressões seletivas locais.

Esses resultados corroboram com a hipótese de que habitats subterrâneos possam atuar como ilhas evolutivas, promovendo diferenciação e surgimento de linhagens endêmicas conforme redução do fluxo gênico entre populações — especialmente em organismos com baixa capacidade de dispersão, como é o caso das aranhas da família Telemidae. Além disso, a falta de suporte estatístico em relação às diferenças do pedipalpo, pode estar relacionada ao tamanho amostral reduzido de machos utilizados na análise, uma limitação incipiente com espécies troglóbias e relictas, exigindo cautela na interpretação dos resultados e na desconsideração das diferenciações morfológicas observadas.

A diferenciação morfológica latente observada entre as populações de *P. elinae* reforça a hipótese de que este táxon possa constituir um complexo de espécies crípticas, demandando a aplicação de políticas de conservação individuais para cada população.

Referências

- ADAMS, D.C.; COLLYER, M.; KALIONTZOPOULOU, A.; BAKEN, E. **Geomorph: Software for geometric morphometric analyses**. R package version 4.0.10, 2025. Available from: <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- ADAMS, D.C.; ROHLF, F.J.; SLICE, D.E. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. **Italian Journal of Zoology**, v. 71, n. 1, p. 5–16, jan. 2004.
- ARNOLD, E.N. Investigating the origins of performance advantage: adaptation, exaptation and lineage effects. Em: EGGLETON, P.; VANE-WRIGHT, R. I. (Eds.). **Phylogenetics and Ecology**. London: Academic Press, 1994. p. 123–167.
- BAKEN, E.; COLLYER, M.; KALIONTZOPOULOU, A.; ADAMS, D. geomorph v4.0 and gmShiny: enhanced analytics and a new graphical interface for a comprehensive morphometric experience. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 12, p. 2355–2363, 2021.
- BENNETT, R.G.; LEDFORD, J.M. Telemidae. Em: UBICK, D.; PAQUIN, P.; CUSHING, P.E.; ROTH, V. (Eds.) **Spiders of North America: An Identification Manual**. American Arachnology Society, pp. 228–229, 2005.
- BICHUETTE, M. E.; RIZZATO, P. P. 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, n. 1, 12 set. 2012.
- BICHUETTE, M.E. *et al.* Geometric morphometrics throws light on evolution of the subterranean catfish *Rhamdiopsis krugi* (Teleostei: Siluriformes: Heptapteridae) in eastern Brazil. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 114, n. 1, p. 136–151, jan. 2015.
- BOOKSTEIN, F.L. Landmarks. In: **Morphometric Tools for Landmark Data**. [S.l.]: Cambridge University Press, 1991. p. 55–87.
- BRESCOVIT, A.D.; GALLÃO, J.E.; CIZAUSKAS, I. A new species of *Pinelema* Wang & Li, 2012, a relictual telemid spider inhabiting caves in Brazil (Araneae, Telemidae). **Zootaxa**, v. 5383, n. 3, p. 352–364, 12 dez. 2023.
- CARDOSO, P. Diversity and community assembly patterns of epigean vs. troglobiont spiders in the Iberian Peninsula. **International Journal of Speleology**, v. 41, n. 1, p. 83–94, jan. 2012.
- CATALANO, S.A.; GOLOBOFF, P.A.; GIANNINI, N.P. Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. **Cladistics**, v. 26, p. 539–549, 2010.
- CHAMBERLIN, R.V.; IVIE, W. A hundred new species of American spiders. **Bulletin of the University of Utah**, v. 32(13), p. 1–117, 1942.
- CHAMBERLIN, R.V.; IVIE, W. The spiders of Alaska. **Bulletin of the University of Utah**, v. 37(10), p. 1–103, 1947.

CHEN, Z.E. *et al.* *Pinelema mulunensis* sp. nov. and *Stedocys vittiformis* sp. nov., two new species from southern China (Arachnida: Araneae). **Acta Arachnologica Sinica**, v. 30, n. 1, p. 9–19, 2021.

CIZAUSKAS, I. **Análise da diversidade funcional e dos padrões de riqueza de aranhas cavernícolas do Brasil e um modelo de mapeamento**. Dissertação - Mestrado em Zoologia—São Paulo: Universidade de São Paulo, 5 abr. 2017.

CODDINGTON, J. A.; HORMIGA, G.; SCHARFF, N. Giant female or dwarf male spiders? **Nature**, v. 385, n. 6618, p. 687–688, fev. 1997.

CULVER, D.C.; PIPAN, T. **The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats (2 nd)**. 2. ed. New York: Oxford University Press, 2019.

DAYRAT, Benoit. Towards integrative taxonomy. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 85, n. 3, p. 407–415, 24 jun. 2005.

DEELEMEN-REINHOLD, C. L. Revision of the cave-dwelling and related spiders of the genus *Troglohyphantes* Joseph (Linyphiidae), with special reference to the Yugoslav species. **Opera Acad. Sci. Artium Slov. (Classis IV) Ljubl.**, v. 23, n. 6, p. 1–221, 1978.

DERKARABETIAN, S.; HEDIN, M. Integrative Taxonomy and Species Delimitation in Harvestmen: A Revision of the Western North American Genus *Sclerobunus* (Opiliones: Laniatores: Travunioidea). **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, p. e104982, 21 ago. 2014.

DIXON, G.B.; ZIGLER, K.S. Cave-Obligate Biodiversity on the Campus of Sewanee: The University of the South, Franklin County, Tennessee. **Southeastern Naturalist**, v. 10, n. 2, p. 251–266, jun. 2011.

DUPÉRRÉ, N.; TAPIA, E. Discovery of the first telemid spider (Araneae, Telemidae) from South America, and the first member of the family bearing a stridulatory organ. **Zootaxa**, v. 4020, n. 1, 21 set. 2015.

FERNANDES, C.; BICHUETTE, M.E. Shape variation of *Aegla schmitti* (Crustacea, Decapoda, Aeglidae) associated to superficial and subterranean stream reaches. **Subterranean Biology**, v. 10, p. 17–24, 11 fev. 2013.

FERNÁNDEZ-MONTRAVETA, C.; MARUGÁN-LOBÓN, J. Geometric morphometrics reveals sex-differential shape allometry in a spider. **PeerJ**, v. 5, p. e3617, 26 jul. 2017.

FIŠER, C.; ROBINSON, C.T.; MALARD, F. Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. **Molecular Ecology**, v. 27, n. 3, p. 613–635, 16 fev. 2018.

FOELLMER, M. W.; MOYA-LARAÑO, J. Sexual size dimorphism in spiders: patterns and processes. *Em*: FAIRBAIRN, D. J.; BLANCKENHORN, W. U.; SZÁKELY, T. **Sex, Size, and Gender Roles**. 1. ed. New York: Oxford University Press, 2007. p. 71–81.

FONSECA-FERREIRA, Rafael *et al.* Morphometric Analysis of a Trapdoor Spider (Araneae, Idiopidae) across Different Brazilian Biomes Reveals the Geographic Variation of Spiders from the Caatinga Biome. **Diversity**, v. 15, n. 7, p. 861, 16 jul. 2023.

FRIENDLY, M. HE plots for Multivariate General Linear Models. **Journal of Computational and Graphical Statistics**, v. 16(2), p. 421-444, 2007.

FRIENDLY, M.; FOX, J. **candisc: Visualizing Generalized Canonical Discriminant and Canonical Correlation Analysis**. R package version 0.9.0, 2024. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=heplots>.

FUTUYMA, D.J.; KIRKPATRICK, M. **Evolution**. 4. ed. Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 2017.

GALLÃO, J.E.; BICHUETTE, M.E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, v. 746, p. 1–23, 2018.

GARRISON, N.L. *et al.* Spider phylogenomics: untangling the Spider Tree of Life. **PeerJ**, v. 4, p. e1719, 23 fev. 2016.

GASPARO, F.; THALER, K. I ragni cavernicoli del Venezia Giulia (Italia nord-orientale) (Arachnida, Araneae). **Atti e Memorie della Commissione Grotte “E. Boegan”**, v. 24, p. 17–55, 2000.

GERTSCH, W.J. A report on cave spiders from Mexico and Central America. **Association for Mexican Cave Studies Bulletin**, v. 5, p. 141-163, 1973.

GOLOBOFF, P.A.; CATALANO, S.A. Phylogenetic morphometrics (II): algorithms for landmark optimization. **Cladistics**, v. 27, p. 42–51, 2011.

HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T., RYAN, P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4(1), 9 pp., 2001. Disponível em: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. Acesso em 29 de outubro de 2025.

HEAD, G. Selection on Fecundity and Variation in the Degree of Sexual Size Dimorphism Among Spider Species (Class Araneae). **Evolution**, v. 49, n. 4, p. 776, ago. 1995.

HEDIN, M.C. Molecular phylogenetics at the population/species interface in cave spiders of the southern Appalachians (Araneae:Nesticidae:Nesticus). **Molecular Biology and Evolution**, v. 14, n. 3, p. 309–324, 1 mar. 1997.

HEDIN, M.C.; THOMAS, S.M. Molecular systematics of eastern North American Phalangodidae (Arachnida: Opiliones: Laniatores), demonstrating convergent morphological evolution in caves. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 54, n. 1, p. 107–121, jan. 2010.

HOWARTH, F.G. Ecology of Cave Arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 28, n. 1, p. 365–389, jan. 1983.

HUEY, R. B.; KINGSOLVER, J. G. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 4, n. 5, p. 131–135, maio 1989.

JESUS, T.C.; PEREIRA, R.F.; PURIFICAÇÃO, C.; LINKE, L. Cavernas e Carste em Rochas Carbonáticas na Bahia. Salvador: Editora IABS, 2023.

JUAN, C. *et al.* Evolution in caves: Darwin's 'wrecks of ancient life' in the molecular era. **Molecular Ecology**, v. 19, n. 18, p. 3865–3880, 13 set. 2010.

KLINGENBERG, C.P. *Morpho J*: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular Ecology Resources**, v. 11, n. 2, p. 353–357, 5 mar. 2011.

KÖPPEN, W. **Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra**. Pánuco: Fondo de 1993 Cultura Economica, 1948.

LANGECKER, T.G. The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. Em: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. (Eds.). **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. 1. ed. Amsterdam: Elsevier, 2000. v. 1.

LAPINSKI, W.; WALTHER, P.; TSCHAPKA, M. Morphology reflects microhabitat preferences in an assemblage of neotropical wandering spiders. **Zoomorphology**, v. 134, n. 2, p. 219–236, 17 jun. 2015.

LIMA-BORONI, N. *et al.* Taxonomic identification using geometric morphometric approach and limited data: an example using the upper molars of two sympatric species of *Calomys* (Cricetidae: Rodentia). **Zoologia**, v. 34, p. 1–11, 22 ago. 2017.

LIN, Y.; LI, S. Long-legged cave spiders (Araneae, Telemidae) from Yunnan-Guizhou Plateau, southwestern China. **Zootaxa**, v. 2445, n. 1, 5 de maio de 2010.

LIU, W. *et al.* Convergent Evolution of Unique Morphological Adaptations to a Subterranean Environment in Cave Millipedes (Diplopoda). **PLOS ONE**, v. 12, n. 2, p. e0170717, 8 fev. 2017.

MADER, V. *et al.* Land use at different spatial scales alters the functional role of web-building spiders in arthropod food webs. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 219, p. 152–162, mar. 2016.

MAMMOLA, S.; ISAIA, M. The ecological niche of a specialized subterranean spider. **Invertebrate Biology**, v. 135, n. 1, p. 20–30, 25 mar. 2016.

MAMMOLA, S.; ISAIA, M. Spiders in caves. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1853, p. 20170193, 26 abr. 2017.

MAMMOLA, S.; ISAIA, M.; ARNEDO, M.A. Alpine endemic spiders shed light on the origin and evolution of subterranean species. **PeerJ**, v. 3, p. e1384, 3 nov. 2015.

MARX, G. A contribution to the knowledge of North American spiders. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 2, p. 28-37, 1891.

MOLDOVAN, O.T.; KOVÁČ, Ľ.; HALSE, S. **Cave Ecology**. Cham: Springer International Publishing, 2018. v. 235.

MOYA-LARAÑO, J.; HALAJ, J.; WISE, D. H. Climbing to reach: Romeo should be small. **Evolution**, v. 56, n. 2, p. 420–425, 2002.

NIEMILLER, M.L.; ZIGLER, K.S. Patterns of Cave Biodiversity and Endemism in the Appalachians and Interior Plateau of Tennessee, USA. **PLoS ONE**, v. 8, n. 5, p. e64177, 22 maio 2013.

NOVAK, T. et al. Cold tolerance in terrestrial invertebrates inhabiting subterranean habitats. **International Journal of Speleology**, v. 43, n. 3, p. 265–272, set. 2014.

OKSANEN, J.; SIMPSON, G.; BLANCHET, F.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P.; O'HARA, R.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M.; SZOECS, E.; WAGNER, H.; BARBOUR, M.; BEDWARD, M.; BOLKER, B.; BORCARD, D.; CARVALHO, G.; CHIRICO, M.; DE CACERES, M.; DURAND, S.; EVANGELISTA, H.; FITZJOHN, R.; FRIENDLY, M.; FURNEAUX, B.; HANNIGAN, G.; HILL, M.; LAHTI, L.; MCGLINN, D.; OUELLETTE, M.; RIBEIRO CUNHA, E.; SMITH, T.; STIER, A.; TER BRAAK, C.; WEEDON, J.; BORMAN, T. **vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.6-10, 2025. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

OOMS, J. **writexl: Export Data Frames to Excel 'xlsx' Format**. R package version 1.5.1, 2024. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=writexl>.

PADIAL, J.M. et al. The integrative future of taxonomy. **Frontiers in Zoology**, v. 7, n. 1, p. 16, 2010.

PEKÁR, S.; CODDINGTON, J.A.; BLACKLEDGE, T.A. Evolution of stenophagy in spiders (ARANEAE): evidence based on the comparative analysis of spider diet. **Evolution**, v. 66, n. 3, p. 776–806, mar. 2012.

PENNINGTON, R. T.; LEWIS, G. P.; RATTER, J. A. **Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests**. [s.l.] CRC Press, 2006.

POULSON, T.L. Animals in aquatic environments: animals in caves. Em: DILL, D. B. (Ed.). **Handbook of physiology**. Washington: American Physiological Society, 1964. p. 749–771.

POULSON, T.L.; WHITE, W.B. The Cave Environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971–981, 5 set. 1969.

PRENTER, J.; ELWOOD, R. W.; MONTGOMERY, W. I. Sexual size dimorphism and reproductive investment by female spiders: a comparative analysis. **Evolution**, v. 53, n. 6, p. 1987–1994, dez. 1999.

RASCHMANOVÁ, N. et al. Community composition and cold tolerance of soil Collembola in a collapse karst doline with strong microclimate inversion. **Biologia**, v. 70, n. 6, p. 802–811, 30 jun. 2015.

REDDELL, J.R. Spiders and Related Groups. Em: CULVER, D.C.; WHITE, W.B. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier, 2012. p. 786–797.

REIS, R.E.; TRAJANO, E.; HINGST-ZAHER, E. Shape variation in surface and cave populations of the armoured catfishes *Ancistrus* (Siluriformes: Loricariidae) from the São Domingos karst area, upper Tocantins River, Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 68, n. 2, p. 414–429, 20 fev. 2006.

ROBINSON, D.; HAYES, A.; COUCH, S. **broom: Convert Statistical Objects into Tidy Tibbles**. R package version 1.0.8, 2025. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=broom>.

ROHLF, F.J. SB Morphometrics. 2016. Disponível em: life2.bio.sunysb.edu/morph. Acesso em 27 de maio de 2025.

RUBBIOLI, E.; AULER, A.; MENIN, D.; BRANDI, R. **Cavernas. Atlas do Brasil Subterrâneo**. Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2019. 344 p.

SEBASTIAN, P.A.; PETER, K.V. **Spiders of India**. Hyderabad: Universities Press, 614 pp., 2009.

SNOWMAN, C. V.; ZIGLER, K. S.; HEDIN, M. Caves as islands: mitochondrial phylogeography of the cave-obligate spider species *Nesticus barri* (Araneae: Nesticidae). **Journal of Arachnology**, v. 38, n. 1, p. 49–56, abr. 2010.

SONG, Y. et al. Three new species of *Pinelema* from caves in Guangxi, China (Araneae, Telemdae). **ZooKeys**, v. 692, p. 83–101, 21 ago. 2017.

STRUCK, T.H. et al. Finding Evolutionary Processes Hidden in Cryptic Species. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 33, n. 3, p. 153–163, mar. 2018.

TONG, Y. F.; LI, S. Q. The spiders of the genus *Telema* (Araneae: Telemdae) from Hainan Island, China. **Raffles Bulletin of Zoology**, v. 56, p. 67–74, 2008a.

TONG, Y. F.; LI, S. Q. Four new cave-dwelling species of *Telema* (Arachnida, Araneae, Telemdae) from Guizhou province, China. **Zoosystema**, v. 30, n. 2, p. 361–370, 2008b.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. Em: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. [s.l.] Elsevier, 2012. v. 2.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E. **Biologia Subterrânea: introdução**. São Paulo: Redespeleo Brasil, 2006. v. 1.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, v. 7, p. 1–16, 2010.

- TRONTELJ, P.; BLEJEC, A.; FIŠER, C. Ecomorphological convergence of cave communities. **Evolution**, v. 66, n. 12, p. 3852–3865, dez. 2012.
- TURNBULL, A.L. Ecology of the True Spiders (Araneomorphae). **Annual Review of Entomology**, v. 18, n. 1, p. 305–348, jan. 1973.
- VENABLES, W.N.; RIPLEY, B.D. **Modern Applied Statistics with S**. Fourth Edition. Springer, New York, 2002.
- WAGNER, W.A. Copulations organe des Männchens als Criterium für die Systematik der Spinnen. **Horae Soc. Ent. Ross.**, v. 22, p. 3-132, 1887.
- WANG, C.X.; LI, S.Q. New species of the spider genus *Telema* (Araneae, Telemididae) from caves in Guangxi, China. **Zootaxa**, v. 2632, n. 1, 1 out. 2010.
- WANG, C.X.; LI, S.Q. Description of *Pinelema bailongensis* gen. nov. et sp. nov. (Araneae, Telemididae) from Guangxi, China. **Acta Zootaxonomica Sinica**, v. 37, p. 76–83, 2012.
- WANG, C.X.; LI, S.Q. Four new species of the spider genus *Pinelema* (Araneae, Telemididae) from caves in south china. **Ecologica Montenegrina**, v. 7, p. 546–566, 14 dez. 2016.
- WICKHAM, H. **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis**. Springer-Verlag, New York, 2016.
- WICKHAM, H.; BRYAN, J. **readxl: Read Excel Files**. R package version 1.4.5, 2025. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>.
- WICKHAM, H.; FRANÇOIS, R.; HENRY, L.; MÜLLER, K.; VAUGHAN, D. **dplyr: A Grammar of Data Manipulation**. R package version 1.1.4, 2023. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.
- WOLFF, J. O.; WIERUCKA, K.; PATERNO, G. B.; CODDINGTON, J. A.; HORMIGA, G.; KELLY, M. B. J.; HERBERSTEIN, M. E.; RAMÍREZ, M. J. Stabilized morphological evolution of spiders despite mosaic changes in foraging ecology. **Systematic Biology**, v. 71, n. 6, p. 1487–1503, 12 out. 2022.
- WONG, M. K. L.; WOODMAN, J. D.; ROWELL, D. M. Short-range phenotypic divergence among genetically distinct parapatric populations of an Australian funnel-web spider. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 14, p. 5094–5102, 2 jul. 2017.
- WORLD SPIDER CATALOG (2026). **World Spider Catalog**. Version 27. Natural History Museum Bern, disponível em: <<http://wsc.nmbe.ch>>. Acesso em: 27 de fevereiro de 2026. doi: 10.24436/2.
- YOUNAS, S.; ZAHID, M.; ULLAH, M.; SEEMAB; SAJID, M.; KHAN, M. I.; ATTAULLAH, S.; KHAN, K.; KHAYYAM. Spider diversity in different habitats at District Mardan, Khyber Pakhtunkhwa Pakistan. **Brazilian Journal of Biology**, v. 84, 2024.

ZAGMAJSTER, M. et al. Geographic variation in range size and beta diversity of groundwater crustaceans: insights from habitats with low thermal seasonality. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 10, p. 1135–1145, 18 out. 2014.

ZAMPAULO, R.A.; PROUS, X. **Fauna Cavernícola do Brasil**. Belo Horizonte, MG, VALE, 2022.

ZELDITCH, M.L.; SWIDERSKI, D.L.; SHEETS, H.D.; FINK, W.L. **Geometric morphometrics for biologists: a primer**. 2nd ed. Academic Press, 2012.

ZHAO, H. et al. Seven new species of *Pinelema* from Vietnam (Araneae, Telemidae). **ZooKeys**, v. 734, p. 13–42, 5 fev. 2018a.

ZHAO, H. et al. Taxonomic study of the *Pinelema bailongensis* species group with descriptions of six new species from China (Araneae, Telemidae). **ZooKeys**, v. 784, p. 7–57, 12 set. 2018b.

ZHAO, H.; LI, S.; ZHANG, A. Taxonomic revision of Telemidae (Arachnida, Araneae) from East and Southeast Asia. **ZooKeys**, v. 933, p. 15–93, 18 de maio de 2020.

ZÚÑIGA-REINOSO, Á.; BENÍTEZ, H.A. The overrated use of the morphological cryptic species concept: An example with *Nyctelia* darkbeetles (Coleoptera: Tenebrionidae) using geometric morphometrics. **Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology**, v. 255, p. 47–53, mar. 2015.

CAPÍTULO 3

Mecanismos de coexistência em aranhas subterrâneas: evidências de superdispersão funcional e diferenciação de nicho em Telemidae e Ochyroceratidae no Brasil

RESUMO

O meio subterrâneo é tradicionalmente considerado um filtro ambiental, especialmente para as aranhas, causando convergência funcional e reduzindo a diversidade de traços nas suas comunidades. No entanto, evidências recentes sugerem que processos de diferenciação de nicho também podem desempenhar papel central na estruturação dessas comunidades. Neste estudo, avaliamos a diversidade de traços funcionais de aranhas epígeas, troglófilas e troglóbias das famílias Telemidae e Ochyroceratidae (conhecidas por terem hábitos edáficos e criptobióticos) dos estados de Minas Gerais e Bahia, regiões do Brasil caracterizadas por marcada sazonalidade de temperatura e precipitação. Para tal, utilizamos um conjunto de traços morfológicos associados à ecologia, locomoção e sensorialidade. Métricas de diversidade funcional e análises baseadas em modelos nulos foram utilizadas para avaliar padrões de convergência ou sobredispersão funcional. Contrariamente à expectativa clássica de convergência funcional em comunidades subterrâneas, as morfoespécies troglóbias apresentaram maior variação de traços funcionais e padrões consistentes de sobredispersão fenotípica, indicando particionamento marcado nos nichos e especializações. As morfoespécies epígeas, por sua vez, exibiram agrupamento funcional, sugerindo um papel predominante do filtro ambiental associado às condições climáticas da superfície. Nossos resultados demonstram que a evolução funcional em ambientes subterrâneos reflete uma interação complexa entre filtro ambiental, exaptações, história evolutiva e processos de diferenciação de nichos, contrariando a visão de que cavernas abrigam somente comunidades funcionalmente empobrecidas e homogêneas.

Palavras-chave: Diversidade funcional, Aranhas subterrâneas, Filtros ambientais, Sobredispersão funcional, Particionamento de nicho.

ABSTRACT

The subterranean environment is traditionally considered an environmental filter, particularly for spiders, promoting functional convergence and reducing trait diversity within communities. However, recent evidence suggests that niche differentiation processes may also play a central role in structuring these communities. In this study, we assessed the functional trait diversity of epigean, troglophilic, and troglobitic spiders belonging to the families Telemidae and Ochyroceratidae (groups known for their edaphic and cryptobiotic habits) from the Brazilian states of Minas Gerais and Bahia, regions characterized by marked seasonality in temperature and precipitation. We analyzed a set of morphological traits associated with ecology, locomotion, and sensory perception. Functional diversity metrics and null model-based analyses were used to evaluate patterns of functional convergence or overdispersion. Contrary to the classical expectation of functional convergence in subterranean communities, troglobitic morphospecies exhibited greater functional trait variation and consistent patterns of phenotypic overdispersion, indicating pronounced niche partitioning and specialization. Epigean morphospecies, in contrast, showed functional clustering, suggesting a predominant role of environmental filtering associated with surface climatic conditions. Our results demonstrate that functional evolution in subterranean environments reflects a complex interplay among environmental filtering, exaptations, evolutionary history, and niche differentiation processes, contradicting the view that caves harbor exclusively functionally impoverished and homogeneous communities.

Keywords: Functional diversity, Subterranean spiders, Environmental filters, Functional overdispersion, Niche partitioning.

3.1 INTRODUÇÃO

Atributos ou traços funcionais são características morfológicas, fisiológicas, comportamentais, entre outras, passíveis de mensuração e que influenciam direta ou indiretamente a interação dos organismos com as variáveis ambientais e com outros organismos, afetando a dinâmica das comunidades e, conseqüentemente, o funcionamento dos ecossistemas (Diaz & Cabido, 2001; Violle *et al.*, 2007; Teresa *et al.*, 2021). Dessa forma, a diversidade funcional constitui um componente central dos estudos de biodiversidade, pois busca, a partir da quantificação da variabilidade desses atributos entre as espécies, compreender os processos ecológicos envolvidos nos padrões de estruturação das comunidades e subsidiar a elaboração de modelos ecológicos (Diaz & Cabido, 2001; McGill *et al.*, 2006; Dray & Legendre, 2008; Teresa *et al.*, 2021).

A desarmonia funcional pode ser definida como o desequilíbrio na composição de atributos funcionais dentro de uma comunidade em relação ao que seria esperado por aleatoriedade, decorrente da influência de fatores abióticos sobre as espécies (Cardoso, 2012). Essa desarmonia pode ocorrer de duas formas tradicionalmente reconhecidas: (i) filtro ambiental, quando as condições abióticas impedem o estabelecimento de determinadas espécies, selecionando apenas grupos com traços restritos e reduzindo a variação na composição de atributos (subdispersão fenotípica); e (ii) similaridade limitante, quando a sobreposição de nichos e as interações competitivas por recursos levam as espécies a divergirem quanto aos traços, em busca de novos nichos a serem ocupados, aumentando a variação na composição de atributos dentro da comunidade (sobredispersão fenotípica) (Fernandes *et al.*, 2016a; Mammola *et al.*, 2024).

Em ambientes extremos, caracterizados por condições que dificultam o estabelecimento e a sobrevivência dos organismos, há forte seleção direcional sobre as comunidades que os habitam, resultando em alterações fenotípicas convergentes e previsíveis nas espécies capazes de colonizá-los com sucesso (Hoffmann & Parsons, 1997; Trontelj *et al.*, 2012). No ambiente subterrâneo (hipógeo; sendo um dos habitats as cavernas), esse padrão não é diferente, uma vez que o ambiente hipógeo é considerado um forte filtro ambiental devido suas

características únicas, como a ausência total e permanente de luz e a consequente tendência à escassez energética, representando desafios significativos aos organismos (Cardoso, 2012).

Apesar disso, o meio hipógeo abriga uma alta e singular biodiversidade, que difere notavelmente daquela encontrada na superfície (meio epígeo) (Gibert & Deharveng, 2002; Trajano & Bichuette, 2006; Trajano & Cobolli, 2012; Gallão & Bichuette, 2015, 2018; Trajano *et al.*, 2016; Culver & Pipan, 2019). Essa biodiversidade é categorizada, conforme Trajano (2012), em:

- Troglófilos - organismos com populações-fonte epígeas, mas que precisam utilizar de recursos subterrâneos para completar seu ciclo de vida;
- Troglófilos - organismos com populações-fonte epígeas e hipógeas, e com alguns indivíduos deslocando-se regularmente entre os ambientes, mantendo um fluxo gênico entre populações;
- Troglóbios - organismos com populações-fonte exclusivas e restritas ao hipógeo, que, geralmente, possuem especializações (troglomorfismos) decorrentes do isolamento em um ambiente de escuridão permanente (Christiansen 1962; Trajano 1993; Wilkens 2010).

Um dos problemas centrais nos estudos espeleobiológicos é compreender como as comunidades subterrâneas são formadas e quais padrões ecológicos regulam sua estruturação (Fišer *et al.*, 2012; Trontelj *et al.*, 2012; Fernandes *et al.*, 2016a). De modo geral, a ausência de organismos fotossintetizantes, resultante da baixa ou nula incidência de luz no interior das cavernas, estabelece condições oligotróficas que exercem fortes pressões sobre as espécies durante o processo de colonização, excluindo traços não vantajosos à vida na escuridão (e.g., orientação predominantemente visual, estratégias de predação altamente especializadas, atividades metabólicas dependentes de luz) (Keddy, 1992; Langecker, 2000; Trajano & Cobolli, 2012; Fernandes *et al.*, 2016a).

Nesse contexto, comunidades subterrâneas tendem a apresentar menor diversidade funcional em comparação às comunidades epígeas adjacentes, em função das fortes restrições impostas pelo ambiente hipógeo (Gibert &

Deharveng, 2002; Cardoso, 2012; Hose *et al.*, 2022). Entretanto, alguns táxons epígeos possuem exaptações (*sensu* Arnold, 1994) que favorecem sua colonização inicial do ambiente subterrâneo, como características morfológicas ou fisiológicas associadas à vida edáfica e criptobiótica. Uma vez estabelecidos, esses organismos passam a enfrentar novos desafios à sobrevivência relacionados à exploração de recursos, interação com competidores e ocupação de micro-habitats, o que pode promover rápida divergência genética e fenotípica. Esses processos podem resultar no surgimento de novos traços funcionais e em padrões de sobredispersão funcional associados ao particionamento de nichos (e.g., Fišer *et al.*, 2012; Trontelj *et al.*, 2012; Fernandes *et al.*, 2016a), além de favorecer eventos de especiação parapátrica (Howarth, 1993; Howarth & Hoch, 2012; Fernandes *et al.*, 2016a).

As aranhas (Arachnida: Araneae) constituem o grupo mais rico e abundante de artrópodes subterrâneos mundialmente (Reddell, 2012). São componentes dominantes das comunidades cavernícolas, desempenhando papel fundamental nas teias tróficas como predadoras de topo e exibindo diversas especializações funcionais (Cardoso, 2012; Mammola & Isaia, 2017; Parimuchová *et al.*, 2021; Mammola *et al.*, 2022). Além disso, as aranhas apresentam elevada sensibilidade à estrutura dos habitats e aos distúrbios a eles associados (Cardoso *et al.*, 2010), e seus papéis funcionais nos ecossistemas são amplamente documentados (Cardoso *et al.*, 2011), o que as torna um grupo modelo para estudos ecológicos funcionais (Cardoso, 2012).

Em geral, as cavernas atuam como filtros ambientais para as aranhas (Cardoso, 2012). A existência de papéis funcionais desfavorecidos em condições de escuridão permanente e baixa disponibilidade de alimento (e.g., caçadores de emboscada) resulta na exclusão de guildas inteiras do ambiente subterrâneo. Em contrapartida, há favorecimento e seleção de traços funcionais vantajosos, como o uso de teias de solo em detrimento de teias suspensas (Cardoso, 2012; Fernandes *et al.*, 2016a).

Entretanto, estudos sobre os processos de colonização e estruturação de comunidades de aranhas epígeas que já apresentam exaptações às condições subterrâneas, como espécies edáficas e criptobióticas, são ainda escassos. Considerando-se que as aranhas são predadoras de topo, espera-se

que suas populações sejam negativamente reguladas e se mantenham próximas à capacidade de suporte em ambientes oligotróficos (Haywarda *et al.*, 2007). Assim, a competição por recursos pode exercer forte influência sobre a construção de nichos (Mammola *et al.*, 2016), promovendo divergência funcional (sobredispersão) entre as espécies capazes de lidar com a pressão seletiva imposta pelos filtros ambientais cavernícolas.

As famílias Telemidae Fage, 1913, e Ochyroceratidae Fage, 1912, compreendem aranhas de pequeno porte, geralmente com seis olhos ou com ausência total deles, e pernas alongadas em relação ao corpo. Essas aranhas são reconhecidas pelo hábito de vida edáfico e criptobiótico em florestas úmidas (ver Bennett & Ledford, 2005; Jocqué & Dippenaar-Schoeman, 2006) e por apresentarem numerosos registros de espécies em cavernas (Pérez-González *et al.*, 2016; Zhao *et al.*, 2020). Dada a ocupação de habitats com características semelhantes às subterrâneas e o elevado número de espécies de Ochyroceratidae registradas no Brasil (ver Brescovit *et al.*, 2018; Brescovit *et al.*, 2021), essas aranhas constituem um modelo adequado para estudos funcionais.

Dessa forma, o presente estudo tem como objetivo analisar os traços funcionais de morfoespécies epígeas, troglófilas e troglóbias de aranhas Telemidae e Ochyroceratidae dos estados de Minas Gerais e da Bahia. Espera-se, portanto, encontrar convergências morfológicas (agrupamento funcional) entre as morfoespécies troglóbias em relação às demais, caso os filtros ambientais dos habitats subterrâneos sejam a principal força ecológica atuante; ou, alternativamente, divergências morfológicas (sobredispersão funcional) entre as morfoespécies troglóbias, assumindo que outros processos, como exclusão competitiva e exploração de diferentes nichos ecológicos, superem a pressão exercida pelos filtros cavernícolas.

3.2 OBJETIVOS

Estudar a diversidade de traços funcional de aranhas epígeas, troglófilas e troglóbias das famílias Telemidae e Ochyroceratidae de Minas Gerais e da Bahia. Para avaliação das principais forças ecológicas envolvidas no isolamento deste grupo de aranhas no ambiente subterrâneo: espera-se convergências

morfológicas (agrupamento fenotípico) caso filtros ambientais impostos pelos habitats subterrâneos sejam a principal força ecológica, situação comumente encontrada em aranhas cavernícolas (Cardoso, 2012); ou divergências morfológicas (superdisperção fenotípica) provenientes de outros processos como exclusão competitiva e busca por diferentes nichos ecológicos (Fernandes *et al.*, 2016a).

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

3.3.1 Área de Estudo

As aranhas analisadas neste estudo ocorrem nos estados de Minas Gerais e da Bahia, em localidades inseridas principalmente na transição entre os domínios fitogeográficos do Cerrado e da Caatinga (Ab'Saber, 1977). Essas regiões apresentam clima tropical sazonal, com estações seca e chuvosa bem definidas. No domínio do Cerrado, o clima é classificado como tropical do tipo savânico, com precipitação média anual variando entre aproximadamente 1.250 e 2.000 mm, temperaturas médias anuais em torno de 24–25 °C, podendo atingir valores próximos a 40 °C durante a primavera e o verão, e mínimos que podem se aproximar de 0 °C nos meses mais frios do inverno (Nascimento, 2001; Fernandes *et al.*, 2016b). A estação seca ocorre, em geral, entre os meses de abril e setembro, enquanto o período chuvoso se estende de outubro a março.

Nas áreas associadas ao domínio da Caatinga, o clima é caracterizado por maior aridez e prolongada estação seca, que pode durar de sete a onze meses, com precipitação anual variando entre cerca de 240 e 900 mm. As temperaturas médias são elevadas ao longo do ano, e a irregularidade pluviométrica constitui um dos principais fatores ambientais que moldam a estrutura da vegetação e a dinâmica ecológica regional (Santos *et al.*, 2011). Essas condições climáticas contrastantes, especialmente no ambiente epígeo adjacente às cavernas, influenciam a disponibilidade de recursos e os gradientes ambientais aos quais as comunidades de aranhas epígeas, troglófilas e troglóbias estão associadas.

3.3.2 Material

A família Ochyroceratidae compreende 9 gêneros e 184 espécies. Para o Brasil, há representantes dos gêneros *Speocera* Berland, 1914, compreendendo 11 espécies válidas, e *Ochyrocera* Simon, 1892, compreendendo 22 espécies válidas (World Spider Catalogue, 2026). São aranhas muitas vezes de coloração brilhante (em especial a subfamília Ochyroceratinae), variando entre tons de roxo, azul e verde, que habitam ambientes crípticos e úmidos de florestas ou cavernas (Pérez-González *et al.*, 2016).

A família Telemidae Fage, 1913 compreende 16 gêneros e 113 espécies, com apenas uma única espécie registrada para o Brasil, *Pinelema elinae* Brescovit, Gallão & Cizauskas, 2023 (World Spider Catalogue, 2026). São aranhas tipicamente pequenas, com pernas proporcionalmente muito alongadas em relação ao corpo, com a maioria das espécies restrita a cavernas, embora algumas habitem florestas tropicais na região na Ásia (Zhao *et al.*, 2020).

3.3.3 Amostragem

Os espécimes pertencentes à família Ochyroceratidae e Telemidae foram obtidos por meio de coletas realizadas pela equipe do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) entre os anos de 2014 e 2025, e depositados na coleção zoológica do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) da Universidade Federal de São Carlos, sob curadoria de Maria Elina Bichuette e Jonas Eduardo Gallão. Além disso, foram obtidos empréstimos de espécimes depositados na coleção de aracnídeos do Laboratório Especial de Coleções Zoológicas (LECZ) vinculado ao Instituto Butantan, sob curadoria de Antônio Domingos Brescovit.

Todos os espécimes foram identificados ao menor nível taxonômico possível. Quando a identificação até o nível específico não foi viável, em função do impedimento taxonômico, recorrente em estudos com fauna subterrânea (ver Duarte *et al.*, 2025), bem como do elevado tempo demandado para mensuração das características funcionais, o que inviabilizou a descrição formal de possíveis

espécies novas, foram adotadas Unidades Taxonômicas Operacionais (OTUs) (Trajano *et al.*, 2012; Fernandes *et al.*, 2016a) aqui chamadas de morfoespécies.

A delimitação das OTUs baseou-se em dois critérios principais: (1) similaridade morfológica entre os exemplares, considerando caracteres diagnósticos tradicionalmente empregados na taxonomia do grupo, e (2) procedência geográfica, sendo agrupados indivíduos provenientes de uma mesma localidade ao nível de município. Dessa forma, indivíduos morfológicamente semelhantes e coocorrentes dentro do mesmo município foram tratados como pertencentes à mesma OTU.

Ao todo foram utilizados 140 espécimes pertencentes a 13 OTUs (Tabela 10), destas, seis estão localizadas no estado de Minas Gerais e sete no estado da Bahia (Figuras 41 e 42). Dentre as OTUs, três são morfoespécies epígeas, cinco tratam-se de morfoespécies troglófilas e cinco são morfoespécies troglóbias.

Tabela 10: OTUs analisadas e mensuradas

Identificação	Categoria Ecológico- Evolutiva	Localidade/Cavidade	Município	Estado
<i>Pinelema elinae</i> Brescovit, Gallão & Cizauskas, 2023	Troglóbia	Gruna do Engrunado; Lapa do Boqueirão; Gruna do Pedro Cassiano 1; Gruna Água Clara; Gruna Serra Solta; Gruna das Três Cobras; Gruna Veio do Aurélio	Feira da Mata; Carinhanha; Serra do Ramalho; Andaraí	BA
<i>Ochyrocera rosinha</i> Brescovit, Zampaulo, Pedroso & Cizauskas, 2021	Troglóbia	Gruta MP01; Gruta MP-01B	Morro do Pilar	MG
<i>Ochyrocera dorinha</i> Brescovit, Zampaulo, Pedroso & Cizauskas, 2021	Troglóbia	Gruta GRAND_8-B; Gruta GRAND_73; Gruta FN-05; Gruta GS-33; Gruta MP-008; Gruta AVG-71	Rio Acima; Mariana; Itabirito; Caeté	MG
<i>Ochyrocera "chapeu"</i>	Troglóbia	Gruta dos Brejões	Morro do Chapéu	BA
<i>Theotima "mc"</i>	Troglóbia	Caverna Dobro da Meta	Montes Claros	MG
<i>Ochyrocera ibitipoca</i> Baptista, González & Tourinho, 2008	Troglófila	Gruta CAV-29; Gruta MP-04; Gruta APOL- 04; Gruta APOL-12; Gruta APOL-31; Gruta AP-66	Morro do Pilar; Caeté	MG

<i>Ochyrocera brumadinho</i> Brescovit & Cizauskas, 2018	Troglófila	Gruta PDR-0105; Gruta PDR-0108; Gruta FE-54; Gruta LOC-0299; Gruta LOC-0306	Congonhas; Mariana	MG
<i>Ochyrocera monica</i> Brescovit, Zampaulo, Pedroso & Cizauskas, 2021	Troglófila	Gruta RF-041; Gruta RF-058; Gruta MDIR-0028	Barão de Cocais; São Gonçalo do Rio Abaixo	MG
<i>Ochyrocera "mucuge"</i>	Troglófila	Gruta do Castelo	Mucugê	BA
<i>Ochyrocera "central"</i>	Troglófila	Toca dos Pilões e arredores	Central	BA
<i>Ochyrocera "una"</i>	Epígea	Estação Ecológica de Una	Una	BA
<i>Ochyrocera "sincora"</i>	Epígea	Floresta Nacional Contendas do Sincorá	Contendas do Sincorá	BA
<i>Ochyrocera</i> "jaboticatubas"	Epígea	Parque Nacional Serra do Cipó	Jaboticatubas	MG

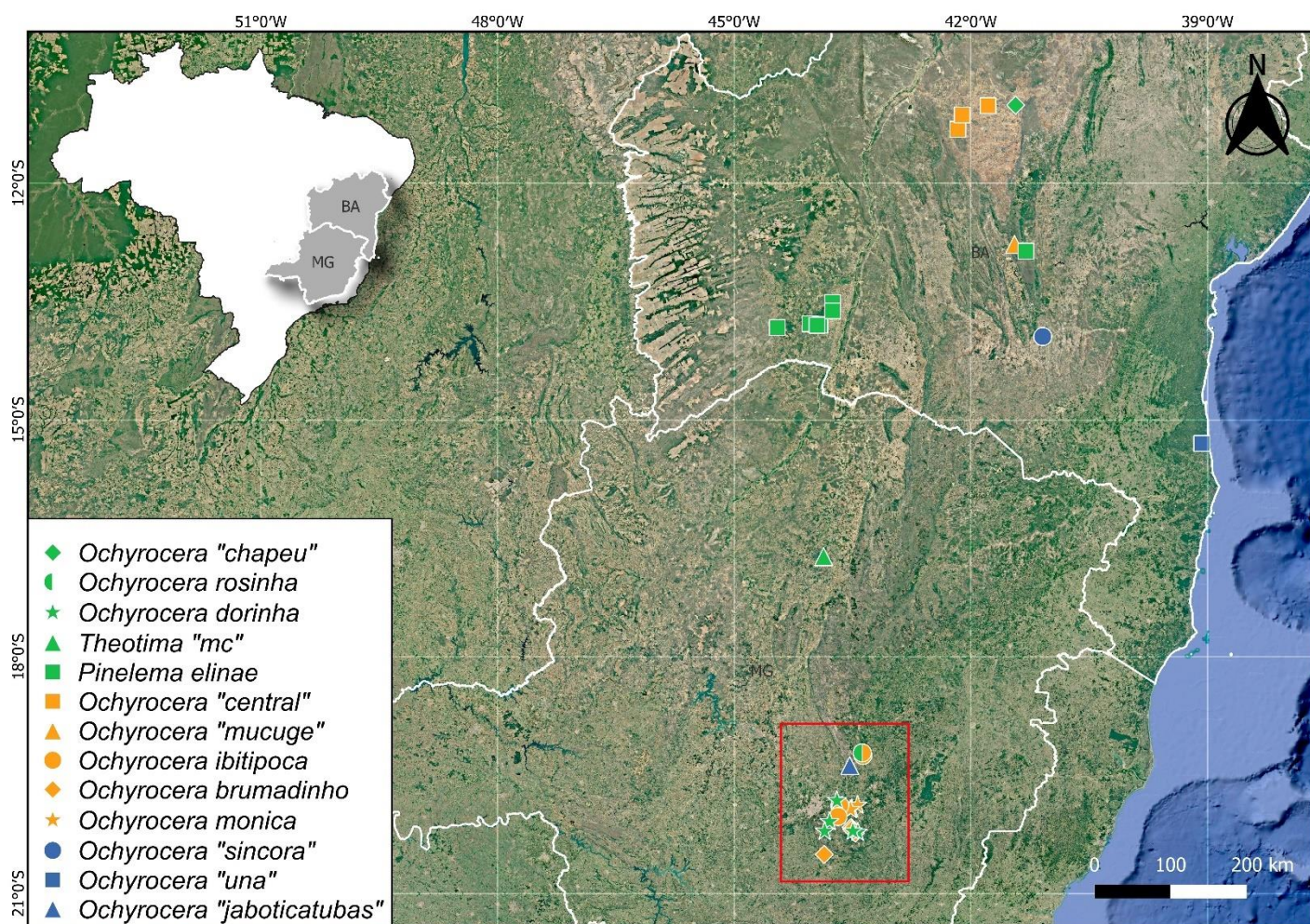


Figura 41: Mapa de distribuição das OTUs utilizadas na análise dos traços funcionais. Em verde estão as morfoespécies troglóbias, em amarelo as morfoespécies troglófilas e em azul as

morfoespécies epígeas. O retângulo vermelho representa o recorte da Figura 42, com as espécies do centro do estado de Minas Gerais.

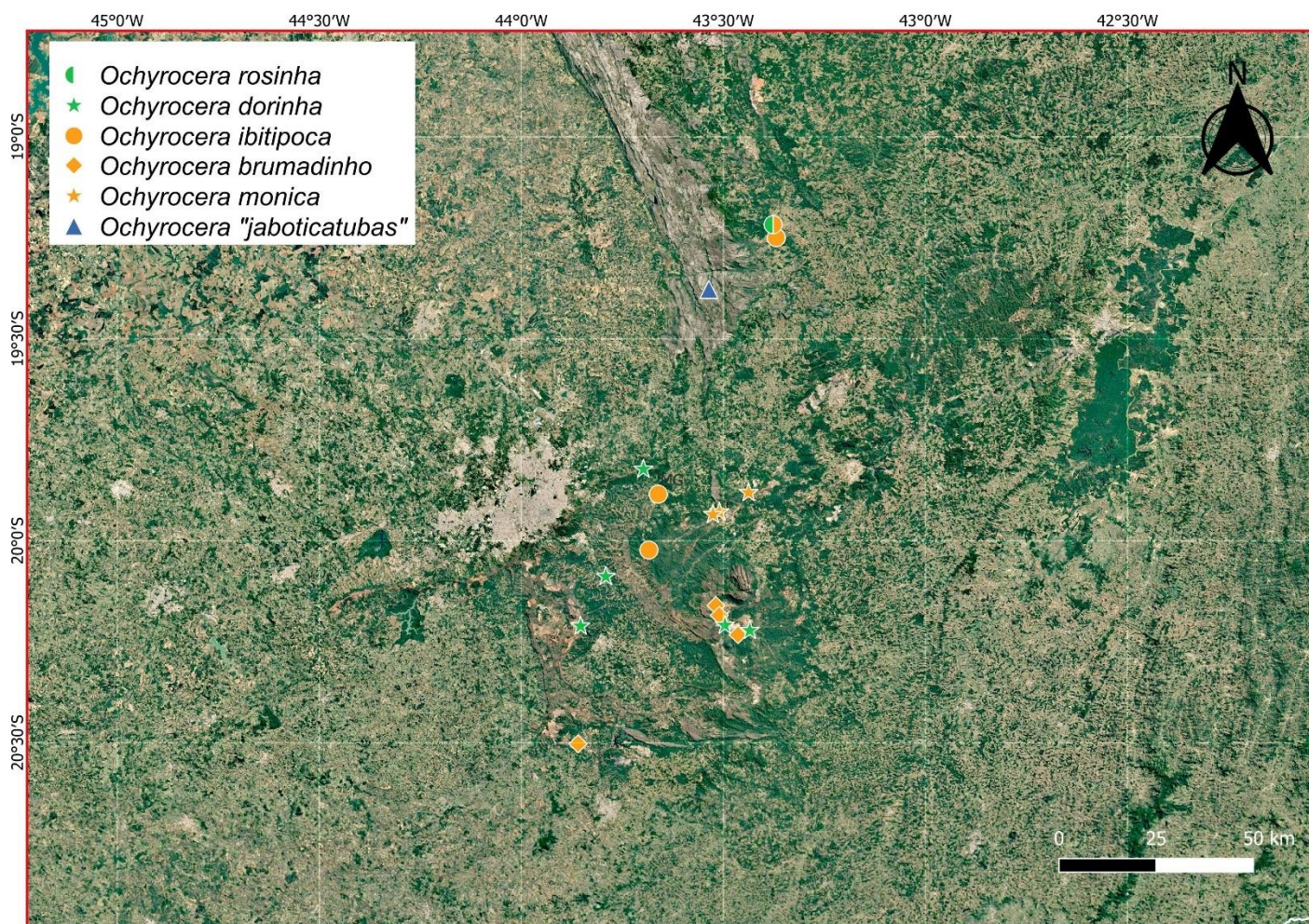


Figura 42: Mapa de distribuição das OTUs da região central do estado de Minas Gerais utilizadas na análise dos traços funcionais. Em verde estão as morfoespécies troglóbias, em amarelo as morfoespécies troglófilas e em azul as morfoespécies epígeas

3.3.4 Obtenção dos traços funcionais

Foram utilizados traços funcionais seguindo o modelo proposto por Mammola *et al.* (2022). Desta forma foram selecionados para as análises: comprimento e largura do prossoma/carapaça, comprimento das pernas I, II, III e IV, comprimento da presa da quelícera, comprimento e largura do esterno, diâmetro dos olhos Laterais Anteriores (ALE), Médios Anteriores (AME) e Laterais Posteriores (PLE) (Figura 43), redução ou ausência total de olhos, padrão de pigmentação (total/parcial/despigmentado) (Figure 44). As medidas

corporais foram obtidas a partir do aplicativo Prime Cam Pro (versão 2.8), com a utilização da câmera Prime Life Science Cam Intervision 12 MP - Nikon, acoplada ao estereomicroscópio Nikon SMZ800N.

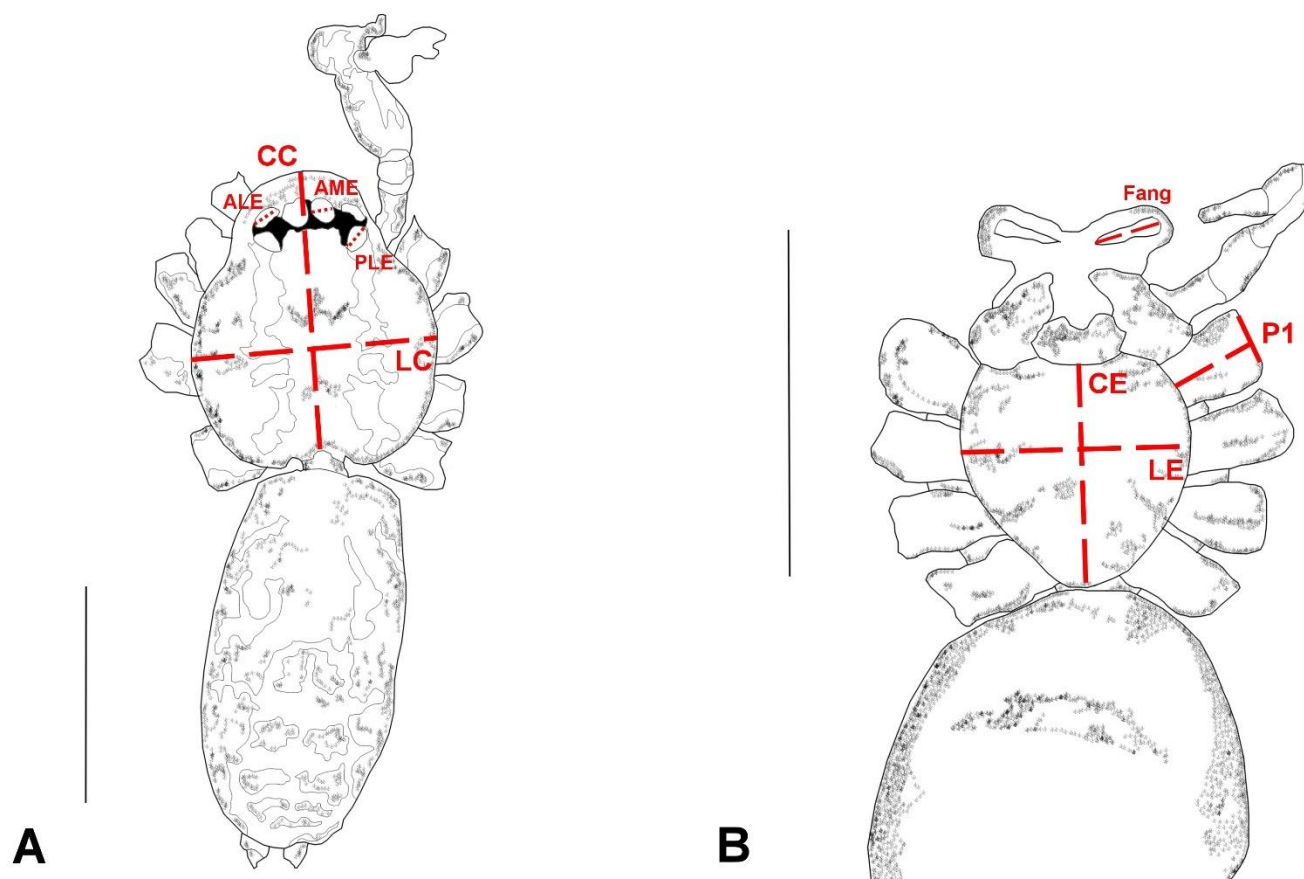


Figura 43: Traços funcionais contínuos selecionados para as análises. A – Ilustração de um macho de *Ochyrocera brumadinho* em vista dorsal; B – Ilustração de uma fêmea de *Ochyrocera brumadinho* em vista ventral. CC representa o comprimento da carapaça; LC representa a largura da carapaça; P1 representa o comprimento da perna 1 (medida foi aferida da coxa até o tarso para todas as pernas); ALE representa o diâmetro do olhos lateral-anteriores; AME representa o diâmetro dos olhos médio-anteriores; PLE representa o diâmetro dos olhos lateral-posteriores; CE representa o comprimento do esterno; LE representa a largura do esterno; Fang representa o comprimento do agulhão inoculador de veneno. Escala de 0,5 mm.

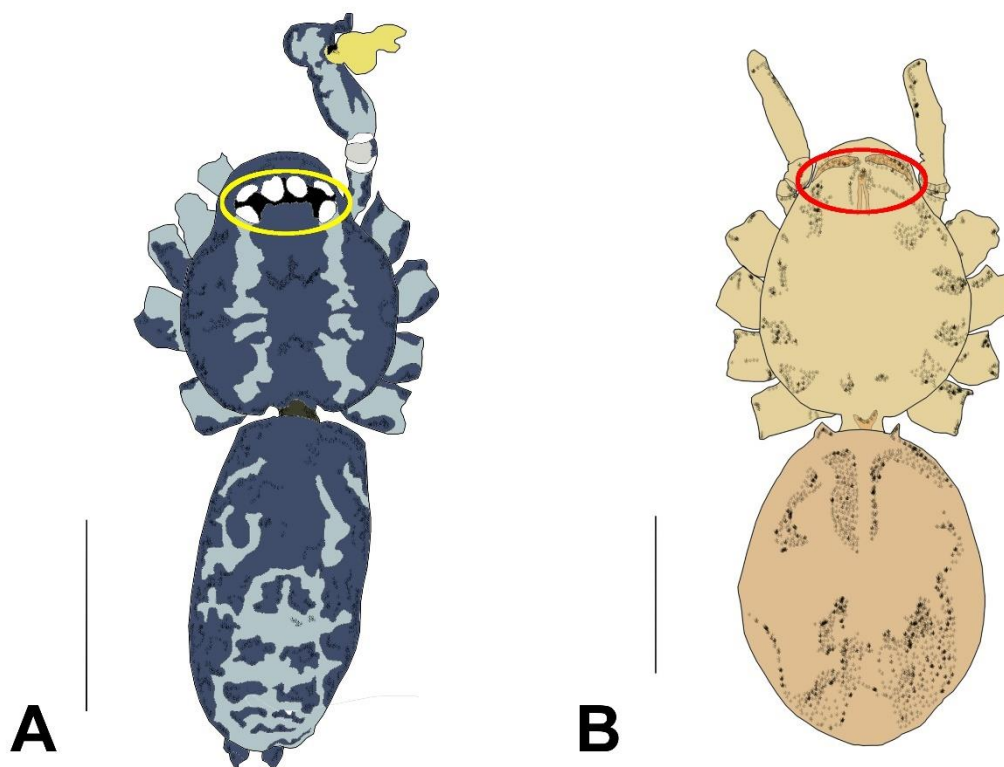


Figura 44: Comparação dos traços funcionais categóricos utilizados nas análises. A – Ilustração de *Ochyrocera brumadinho* em vista dorsal, de forma a representar OTUs com pigmentação e presença de olhos (círculo amarelo); B – Ilustração de *Ochyrocera dorinha* em vista dorsal, de forma a representar OTUs despigmentados e com ausência de olhos (círculo vermelho). Escala de 0,5 mm.

3.3.5 Análise dos dados

A análise da diversidade funcional foi conduzida com a organização dos dados em uma matriz com OTUs em linhas e os traços funcionais em colunas (Petchey & Gaston 2002). Inicialmente a matriz de traços foi utilizada para calcular uma matriz de dissimilaridade funcional por meio da distância de Gower, apropriada para dados contendo variáveis contínuas e categóricas.

Com a matriz de distâncias foi produzido um dendrograma funcional utilizando o método de agrupamento UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*). Em seguida a diversidade funcional (FD) foi calculada usando a soma dos ramos do dendrograma conectando as OTUs pertencentes a cada uma das categorias ecológico-evolutivas analisadas.

Adicionalmente, a matriz de dissimilaridade funcional foi submetida a uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), com o objetivo de representar graficamente a distribuição das OTUs no espaço funcional multivariado. Esse procedimento permite a ordenação das espécies com base em suas dissimilaridades funcionais, sendo particularmente adequado quando a análise envolve matrizes de distância derivadas de dados mistos.

Para avaliar se os valores observados de FD diferiam daqueles esperados ao acaso, foram construídos modelos nulos por meio de amostragem aleatória das OTUs, mantendo constante a riqueza observada em cada categoria, com 999 permutações. A partir dessas distribuições nulas, foram calculados os tamanhos de efeito padronizados (SES — *Standardized Effect Size*), permitindo a comparação dos valores observados de diversidade funcional independentemente do número de espécies e da composição aleatória.

Todas as análises foram realizadas no ambiente R versão 4.4.1 (R Core Team, 2024), executado no RStudio versão 2024.04.2, utilizando os pacotes *tidyverse* (Wickham *et al.*, 2019), *cluster* (Maechler *et al.*, 2023), *vegan* (Oksanen *et al.*, 2025), *FD* (Laliberté & Legendre, 2010; Laliberté *et al.*, 2014), *ape* (Paradis & Schliep, 2019), *picante* (Kembel *et al.*, 2010) e *ggthemr* (Tobin, 2020) para organização dos dados, cálculos, modelos nulos e visualizações gráficas.

3.4 RESULTADOS

Dentre as 13 OTUs analisadas, dos quais foram obtidos os traços funcionais observados na Tabela 11, três são estritamente epígeas, cinco podem deslocar-se entre o meio epígeo e hipógeo (troglófilas) e outras cinco são estritamente subterrâneas (troglóbias). A diversidade de traços funcionais nas morfoespécies superficiais foi menor ($FD_{EP} = 0,3174$) do que nas troglófilas ($FD_{TF} = 0,8217$), que por sua vez também foi menor do que nas troglóbias ($FD_{TB} = 0,9526$).

Segundo a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) baseada na matriz de dissimilaridade funcional calculada pela distância de Gower, os dois primeiros eixos explicaram conjuntamente 94,1% da variação funcional observada entre as OTUs (PCoA1 = 72%, PCoA2 = 22,1%) (Figura 45). O gráfico

de ordenação evidencia uma separação parcial entre as categorias ecológico-evolutivas, com distinções ao longo principalmente do primeiro eixo, refletindo diferenças na composição de traços funcionais entre organismos epígeos, troglófilos e troglóbios.

Além disso, observa-se uma maior dispersão dos pontos correspondentes às OTUs troglóbias no espaço funcional multivariado quando comparadas às demais categorias ecológico-evolutivas. Esse padrão indica uma maior heterogeneidade funcional entre os organismos estritamente subterrâneos, evidenciando maior diferenciação entre as OTUs quanto aos traços funcionais analisados, em contraste com a distribuição mais restrita observada para aranhas troglófilas e epígeas.

Tabela 11: Valores médios e desvios padrões dos traços funcionais mensurados para cada OTU.

OTU	SR	N	M	F	CC	LC	CE	LE	P1	P2	P3	P4	Fang	PO	ALE	AME	PLE	Pig
<i>Theotima</i> “mc”	TB	3	0	3	0,447 ±0,009	0,337 ±0,009	0,234 ±0,04	0,263 ±0,012	2,378 ±0,272	1,946 ±0,092	1,704 ±0,102	2,514 ±0,385	0,096 ±0,007	0	0,032 ±0,004	0,028 ±0,003	0,032 ±0,006	0
<i>Ochyrocera</i> “mucuge”	TF	8	6	2	0,624 ±0,058	0,592 ±0,055	0,387 ±0,025	0,383 ±0,025	5,373 ±0,811	4,599 ±0,636	3,795 ±0,668	5,12 ±0,929	0,106 ±0,015	0	0,055 ±0,007	0,046 ±0,005	0,053 ±0,004	1
<i>Ochyrocera</i> “una”	EP	12	7	5	0,488 ±0,032	0,439 ±0,037	0,319 ±0,033	0,298 ±0,024	4,609 ±0,633	3,634 ±0,571	2,768 ±0,659	3,741 ±1,385	0,086 ±0,014	0	0,042 ±0,007	0,04 ±0,011	0,043 ±0,007	1
<i>Ochyrocera</i> “sincora”	EP	12	6	6	0,492 ±0,036	0,463 ±0,056	0,334 ±0,05	0,321 ±0,037	3,819 ±1,023	3,408 ±0,832	2,641 ±0,362	3,625 ±0,51	0,094 ±0,013	0	0,045 ±0,005	0,038 ±0,004	0,043 ±0,003	1
<i>Ochyrocera</i> “central”	TF	8	5	3	0,526 ±0,06	0,478 ±0,057	0,331 ±0,032	0,325 ±0,03	4,541 ±1,088	4,27 ±0,201	2,901 ±0,585	3,74 ±0,851	0,085 0,008	0	0,044 ±0,006	0,041 ±0,008	0,044 ±0,008	1
<i>Ochyrocera</i> “chapeu”	TB	2	0	2	0,46 ±0,026	0,386 ±0,016	0,313 ±0,009	0,291 ±0,007	1,939 ±0,115	1,563 ±0,072	1,359 ±0,059	2,114	0,065 ±0,002	0	0,031 ±0,001	0,019 ±0,002	0,029 0,007	0
<i>Ochyrocera</i> “jaboticatubas”	EP	9	7	2	0,578 ±0,076	0,517 ±0,065	0,36 ±0,043	0,385 ±0,026	6,607 ±1,969	5,616 ±1,064	4,178 ±0,57	5,608 ±0,722	0,133 ±0,025	0	0,054 ±0,008	0,047 ±0,003	0,053 ±0,008	1
<i>Ochyrocera</i> <i>brumadinho</i>	TF	14	7	7	0,686 ±0,073	0,596 ±0,056	0,374 ±0,039	0,406 ±0,03	7,999 ±1,299	6,322 ±1,722	4,678 ±0,906	6,319 ±1,333	0,157 ±0,033	0	0,06 ±0,008	0,05 ±0,006	0,056 ±0,005	1
<i>Ochyrocera</i> <i>ibitipoca</i>	TF	12	4	8	0,656 ±0,085	0,553 ±0,075	0,357 ±0,045	0,404 ±0,062	7,112 ±2,023	5,99 ±1,6	4,335 ±1,01	5,959 ±1,725	0,134 ±0,026	0	0,05 ±0,009	0,041 ±0,01	0,046 ±0,008	1
<i>Ochyrocera</i> <i>monica</i>	TF	5	0	5	0,408 ±0,022	0,347 ±0,007	0,3 ±0,019	0,265 ±0,006	1,905 ±0,053	1,641 ±0,033	1,478 ±0,101	1,946 ±0,193	0,057 ±0,005	0	0,027 ±0,005	0,022 ±0,003	0,025 ±0,004	0
<i>Ochyrocera</i> <i>rosinha</i>	TB	6	1	5	0,554	0,511	0,354	0,368	5,693	4,8	3,812	4,942	0,107	0	0,021	0,022	0,021	0

					±0,026	±0,04	±0,045	±0,032	±0,568	±0,416	±0,212	±0,428	±0,009		±0,002	±0,003	±0,001	
<i>Ochyrocera dorinha</i>	TB	10	5	5	0,385 ±0,029	0,322 ±0,028	0,251 ±0,025	0,258 ±0,02	2,296 ±0,609	2,14 ±0,454	1,777 ±0,296	2,342 ±0,498	0,068 ±0,007	1	0	0	0	0
<i>Pinelema elinae</i>	TB	39	0	30	0,677 ±0,056	0,524 ±0,045	0,39 ±0,039	0,362 ±0,034	7,007 ±0,86	6,206 ±0,794	4,484 ±0,742	5,658 ±0,844	0,223 ±0,024	1	0	0	0	1

SR = classificação de Schiner-Racovitza (1904) em que TF representam organismos troglófilos, TB organismos troglóbios e EP indivíduos estritamente epígeos; N = Número total de indivíduos mensurados; M = número de machos mensurados; F = número de fêmeas mensuradas; CC = comprimento da carapaça; LC = largura da carapaça; CE = comprimento do esterno; LE = largura do esterno; P1 a 4 = comprimento total das pernas 1 a 4; Fang = comprimento do agulhão inoculador de veneno; PO = ausência (1) ou presença (0) de olhos; ALE = largura dos olhos médio-anteriores; ALE = largura dos olhos letral-anteriores; PLE = largura dos olhos lateral-posteriores; Pig = corpo pigmentado (1) ou despigmentado (0).

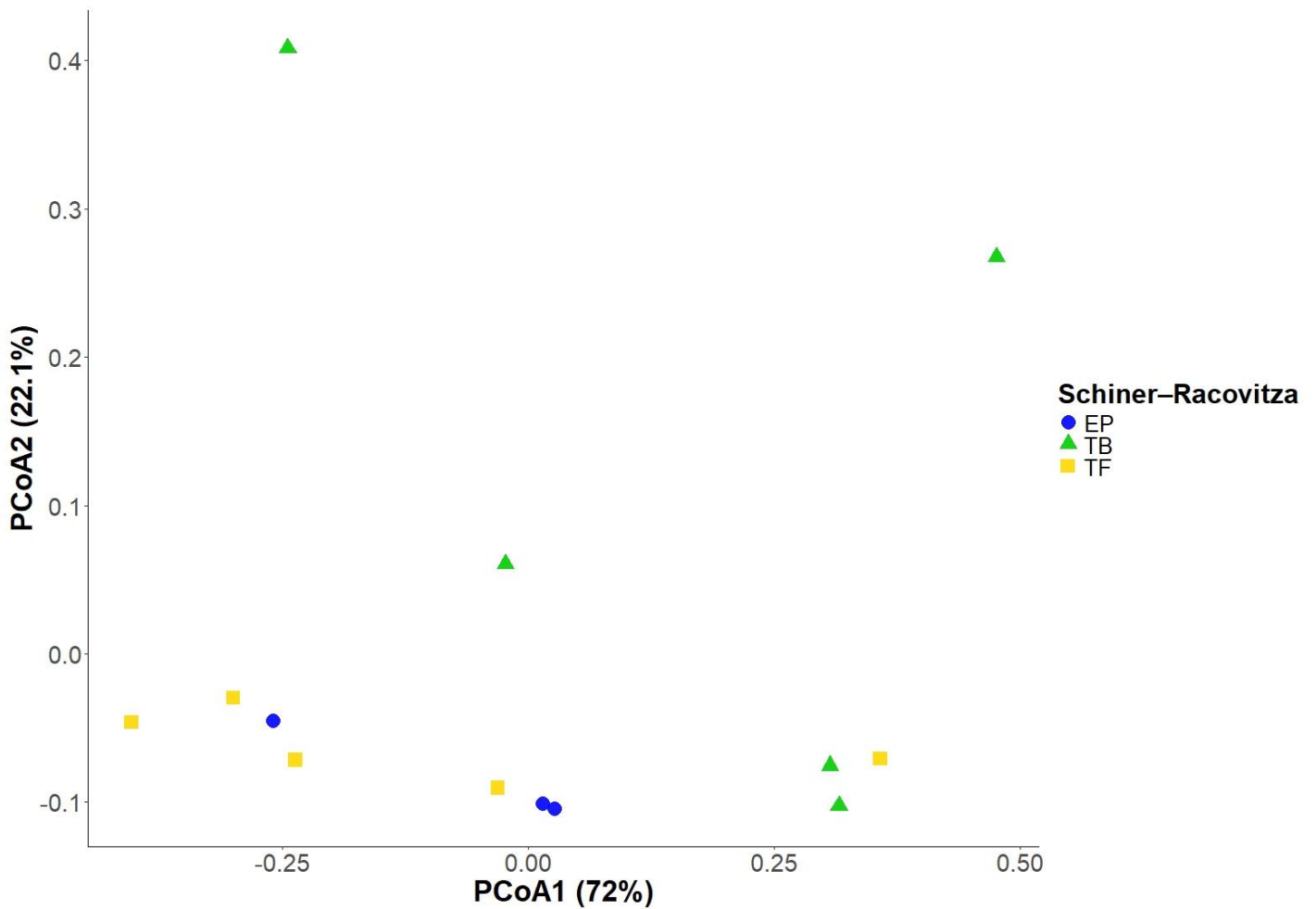


Figura 45: Análise de Coordenadas Principais (PCoA) baseada na matriz de dissimilaridade funcional calculada pela distância de Gower, considerando os traços funcionais das OTUs. As OTUs estão organizadas conforme sua classificação dentro da proposta de Schiner-Racovitza (1904): organismos epígeos (EP-Azul), organismos troglóbios (TB-Verde) e organismos troglófilos (TF-Amarelo).

Uma melhor visualização da distância funcional entre as OTUs é obtida no dendrograma da Figura 46, em que é possível observar uma maior diferença de traços entre os espécimes troglóbios (em verde), em relação aos troglófilos (amarelo) e epígeos (azul).

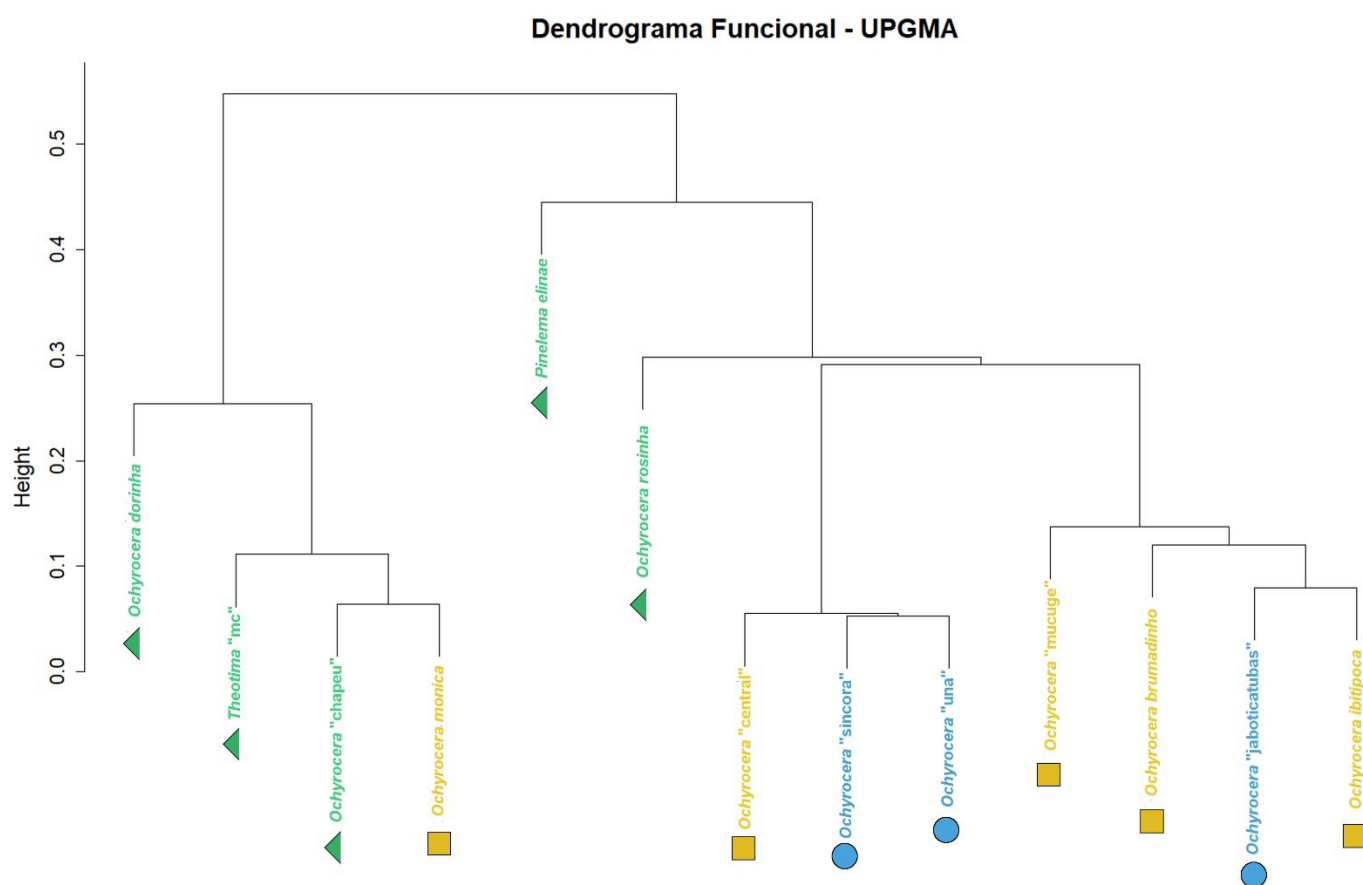


Figura 46: Dendrograma funcional obtido com método de UPGMA, a partir dos traços funcionais mensurados para cada uma das OTUs analisadas. Em verde (triângulo) estão as OTUs troglóbias, em amarelo (quadrado) as troglófilas e em azul (círculo) as epígeas.

Comparando-se os valores de FD observados com aqueles obtidos a partir do modelo nulo para cada categoria ecológico-evolutiva (Figura 47-A), observa-se que as OTUs epígeas apresentaram valores substancialmente inferiores ao intervalo esperado ao acaso, posicionando-se na extremidade inferior da distribuição nula. Na análise do tamanho de efeito padronizado (SES; Figura 47-B), que controla o efeito do número de espécies, as OTUs epígeas apresentaram valores negativos ($\approx -1,8$), indicando que essas morfoespécies ocupam um espaço funcional menor do que o esperado ao acaso para a mesma riqueza específica.

Em contrapartida, as OTUs troglóbias apresentaram valor de FD superior à média da distribuição nula, posicionando-se um pouco acima do limite superior do intervalo esperado ao acaso. Esse fato, em conjunto com o valor próximo de 0,8 obtido na análise de SES, demonstra uma tendência de sobredispersão funcional entre as morfoespécies, fazendo com que ocupem posições mais distantes no espaço de traços do que o previsto pela aleatoriedade.

Para as OTUs troglófilas, os valores de FD coincidem com a mediana da distribuição nula, sem ultrapassar significativamente os limites esperados ao acaso. O resultado de SES próximo de zero (aproximadamente -0,3) indicam ausência de desvios significativos, sugerindo que a diversidade funcional para estas morfoespécies não difere do padrão aleatório, consistente com uma estruturação funcional neutra.

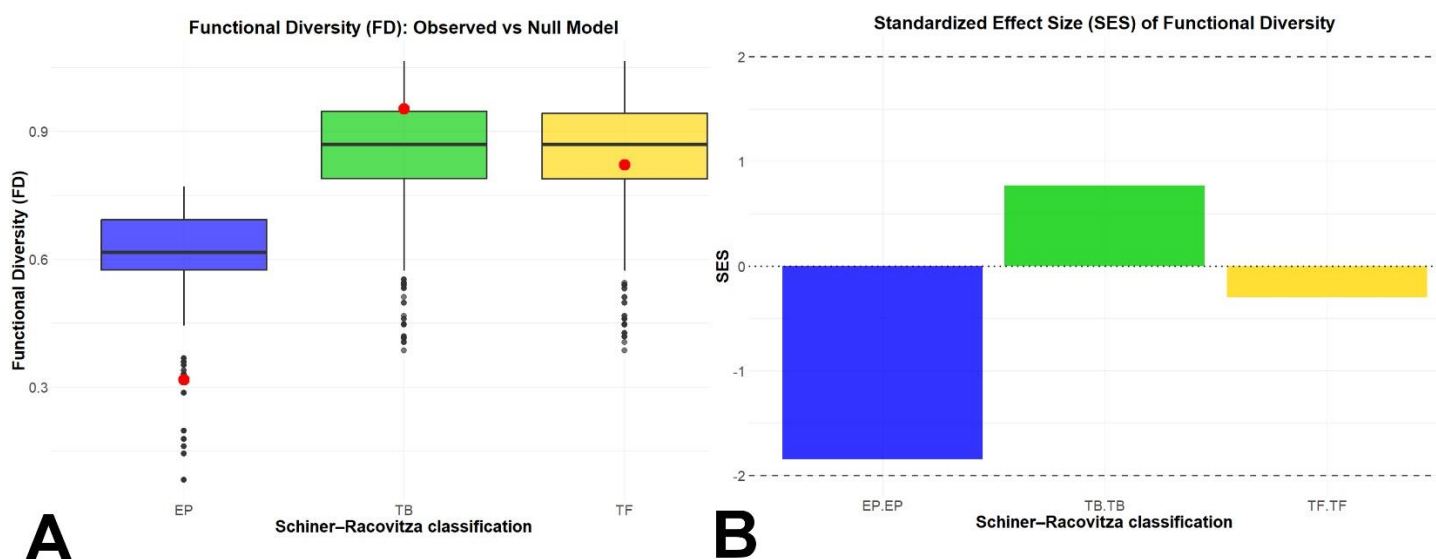


Figura 47: A – Boxplot dos valores de FD observados (ponto vermelho) e valores de FD obtidos em um modelo de distribuição nula com 999 permutações. B - Valores de SES (Standardized Effect Size of Functional Diversity).

3.5 DISCUSSÃO

O ambiente subterrâneo, particularmente os habitats cavenícolas, constitui um filtro ambiental severo, principalmente devido à ausência

permanente de luz e à consequente limitação da produção primária, o que resulta em teias tróficas marcadamente oligotróficas (Cardoso, 2012). Essas condições impõem fortes restrições ecológicas, favorecendo o estabelecimento apenas de organismos capazes de tolerar ou explorar tais limitações. Nesse contexto, a ocorrência de espécies subterrâneas tem sido amplamente associada à presença de características morfológicas, fisiológicas e comportamentais que possibilitam sua persistência nesse ambiente, muitas vezes interpretadas como “pré-adaptações” ou, mais precisamente, exaptações, que são traços originalmente selecionados em outros contextos, mas posteriormente cooptados para a vida hipógea (Arnold, 1994; Trajano & Bichuette, 2006; Trajano & Cobolli, 2012). Assim, a colonização e a manutenção de populações no meio subterrâneo refletem não apenas processos de adaptação local, mas também a história evolutiva dos grupos envolvidos e sua capacidade de atravessar filtros ambientais extremos.

Para as aranhas, em particular, o efeito do filtro ambiental das cavernas tende a ser ainda mais pronunciado, uma vez que a ausência de luz, a baixa disponibilidade de presas e as restrições estruturais do habitat limitam severamente estratégias de forrageamento, locomoção e percepção sensorial. Nesse contexto, a presença ou ausência de olhos e de pigmentação, bem como a redução do diâmetro ocular e o alongamento das pernas e de outros apêndices em relação ao corpo, destacam-se como traços-chave associados à persistência e diferenciação de aranhas ao longo do gradiente epígeo–hipógeo. Esses caracteres estão classicamente relacionados a processos de troglomorismo (Christiansen, 1962; Trajano, 1993; Wilkens, 2010) e são amplamente documentados em aranhas subterrâneas (Christiansen, 2012; Mammola & Isaia, 2017).

Ademais, considerando que algumas estratégias de caça, como o comportamento de senta-e-espera (emboscada), são ineficientes em ambientes com baixa abundância de presas, que certos tipos de teias (e.g., teias sensoriais) não podem ser construídos em cavernas e que teias destinadas à captura de insetos rastejantes são favorecidas em detrimento daquelas voltadas exclusivamente para insetos voadores, ocorre a exclusão de guildas inteiras desses habitats (Cardoso, 2012; Fernandes et al., 2016a).

Além disso, a avaliação da diversidade de traços funcionais, assim como qualquer análise de biodiversidade, é fortemente dependente da escala espacial considerada (Cardoso, 2012; Jarzyna & Jetz, 2018; Graco-Roza *et al.*, 2022; Mammola *et al.*, 2024). Em escalas menores, como uma única caverna ou uma área cárstica restrita, tende a predominar a sobredispersão funcional — quando espécies semelhantes divergem em traços fenotípicos em decorrência de interações competitivas e sobreposição de nichos (Mouchet *et al.*, 2010; Mason *et al.*, 2013). Em contrapartida, em escalas maiores, como domínios biogeográficos, observa-se frequentemente a predominância da subdispersão funcional, uma vez que interações bióticas, como a exclusão competitiva, requerem proximidade espacial entre as espécies (Belmaker *et al.*, 2013; Lhotsky *et al.*, 2016; Mammola *et al.*, 2024).

Nossos resultados contrastam com esse padrão, uma vez que as aranhas troglóbias (estritamente subterrâneas), embora apresentem maior distribuição espacial e abrangem uma escala comparativa mais ampla (ver figura 41), exibiram valores mais elevados de diversidade funcional (FD) e, conseqüentemente, maior variação e diferenciação nos traços funcionais quando comparadas às aranhas troglófilas e epígeas. Esse padrão de sobredispersão funcional entre espécies subterrâneas já foi observado em estudos com anfípodes aquáticos (Fišer *et al.*, 2012; Trontelj *et al.*, 2012) e isópodes terrestres (Fernandes *et al.*, 2016a).

Entretanto, a variação observada nos traços entre as OTUs troglóbias sugere que tais modificações podem ocorrer em diferentes graus, dependendo de fatores como o tempo de isolamento, a geomorfologia da caverna e a estabilidade ambiental (Howarth & Moldovan, 2018). Ainda, a morfologia das espécies subterrâneas não resulta apenas de especializações gerais às condições de ausência de luz e escassez de recursos, mas também de adaptações a micro-habitats específicos (Trontelj *et al.*, 2012).

Embora as cavernas sejam frequentemente tratadas como habitats semiabertos, homogêneos e ambientalmente estáveis (Culver & Pipan, 2019), oferecendo aparentemente pouco espaço para diferenciação de nicho (Poulson & White, 1969), estudos recentes demonstram que cavidades com grandes extensões podem apresentar elevada heterogeneidade interna, com diversos

micro-habitats que diferem em características e disponibilidade de recursos, como gradientes de umidade, abundância de presas e estrutura física do substrato rochoso (Mammola *et al.*, 2024). Essa heterogeneidade, aliada ao fato de que o processo evolutivo no meio hipógeo é moldado por interações complexas entre fatores ecológicos, históricos e morfológicos (Trajano & Cobolli, 2012), amplia significativamente as possibilidades de divergência funcional.

Assim sendo, táxons que apresentam exaptações aos filtros ambientais das cavernas (e.g., tolerância à escassez de recursos e orientação não predominantemente visual), como alguns aracnídeos edáficos e criptobióticos, podem encontrar no ambiente subterrâneo condições favoráveis à persistência, bem como novos desafios à sobrevivência, tais como competição interespecífica pela ocupação de micro-habitats e pela obtenção de recursos (Cardoso, 2012; Fernandes *et al.*, 2016a). Esse cenário favorece a divergência de traços morfológicos voltados à maximização da especialização na exploração de micro-habitats e nichos específicos (Ricklefs & Miles, 1994; Schluter, 2000; Losos, 2010; Losos & Mahler, 2010; Fišer *et al.*, 2012; Trontelj *et al.*, 2012), um fenômeno de particionamento de nicho que tem sido cada vez mais documentado em estudos com aranhas subterrâneas (e.g., Novak *et al.*, 2010; Mammola & Isaia, 2014).

Adicionalmente, a área de estudo compreende a zona de transição entre os domínios Cerrado e Caatinga, caracterizados por clima com forte sazonalidade e em algumas partes predominantemente semiárido (Nascimento, 2001; Santos *et al.*, 2011; Fernandes *et al.*, 2016b). Os habitats epígeos dessas regiões apresentam temperaturas mais elevadas e maior influência de estações secas quando comparados ao ambiente hipógeo, condições que podem atuar como filtros ambientais para grupos associados ou dependentes de ambientes úmidos (ver Fernandes *et al.*, 2016a), como é o caso das aranhas das famílias Ochyroceratidae e Telemidae (Pérez-González *et al.*, 2016; Zhao *et al.*, 2020).

Apesar da elevada sazonalidade climática e das condições ambientais frequentemente restritivas impostas aos habitats epígeos, os domínios do Cerrado e da Caatinga são reconhecidos como importantes *hotspots* de biodiversidade em escala continental (Klink & Machado, 2005; Santos *et al.*, 2011; Strassburg *et al.*, 2017). Essa elevada diversidade biológica tem sido

associada à heterogeneidade ambiental, à complexa história biogeográfica e à coexistência de diferentes regimes ecológicos nessas regiões. No entanto, esses domínios encontram-se sob crescente pressão antrópica, resultante de atividades como desmatamento, mineração, expansão agropecuária e negligenciamento governamental, fatores que têm promovido a degradação e fragmentação dos habitats de superfície (Santos *et al.*, 2011; Fernandes *et al.*, 2016b; Strassburg *et al.*, 2017; Teixeira *et al.*, 2021). Nesse contexto, o ambiente subterrâneo pode atuar não apenas como refúgio climático e ecológico para linhagens sensíveis às condições epígeas, mas também como um cenário favorável à persistência, diversificação e diferenciação funcional de táxons exaptados às condições hipógeas.

Portanto, embora o filtro ambiental seja um fator de grande relevância no ambiente subterrâneo, especialmente para as aranhas (Cardoso, 2012), é inadequado considerá-la como o único processo estruturante. Mesmo em cavernas, a subdispersão e a sobredispersão funcional podem atuar de forma conjunta e simultânea, em direções opostas e com intensidades equivalentes ou distintas, dependendo das condições ambientais locais (Loughnan & Gilbert, 2017; Germain *et al.*, 2018; Mammola *et al.*, 2024). Assim, torna-se fundamental considerar o papel dos processos associados à diferenciação de nichos na construção e evolução das comunidades subterrâneas (Trontelj, 2012; Culver & Pipan, 2015; Fernandes *et al.*, 2016a; Mammola *et al.*, 2016; Mammola *et al.*, 2024).

3.6 CONCLUSÕES

Este estudo demonstra que, para aranhas das famílias Telemidae e Ochyroceratidae que ocorrem em climas marcados dos estados de Minas Gerais e Bahia, o ambiente subterrâneo não atua apenas como um filtro ambiental redutor de diversidade funcional, mas também como um cenário propício à divergência e ao particionamento de nichos. Contrariamente à expectativa clássica de subdispersão funcional em comunidades subterrâneas, as morfoespécies troglóbias apresentaram os maiores valores de diversidade funcional e uma tendência clara à sobredispersão, indicando que processos

como competição interespecífica, especialização em micro-habitats e exploração diferencial de recursos desempenham papel central na estruturação dessas comunidades.

Esses resultados revelam que traços tradicionalmente associados aos troglomorismos clássicos (regressão ocular, despigmentação e alongamento de apêndices) não conduzem necessariamente à homogeneização funcional das comunidades subterrâneas. Ao contrário, tais características podem evoluir ao longo de múltiplas trajetórias adaptativas, refletindo histórias evolutivas independentes, diferentes tempos de isolamento e a elevada heterogeneidade ambiental interna das cavernas. Em contraste, as morfoespécies epígeas exibiram subdispersão funcional marcada, sugerindo que os ambientes superficiais submetidos a secas sazonais atuam como filtros ambientais severos para aranhas criptobióticas e edáficas, restringindo o espectro de traços viáveis. As morfoespécies troglófilas, por sua vez, apresentaram um padrão funcional intermediário, compatível com populações que transitam entre os dois ambientes e mantêm introgressão de genes vantajosos a ambos.

Do ponto de vista da conservação, a elevada diversidade funcional observada nas aranhas troglóbias indica que cavernas não abrigam apenas conjuntos redundantes de espécies especializadas, mas sim linhagens que desempenham funções ecológicas distintas e potencialmente insubstituíveis. A perda de uma caverna ou de porções específicas de seus micro-habitats implica, portanto, não apenas a extinção local de espécies, mas também a eliminação irreversível de funções ecológicas únicas, cuja recuperação é improvável. Assim, a diversidade funcional emerge como uma dimensão-chave para a avaliação do valor conservacionista dos ambientes subterrâneos, reforçando a necessidade de políticas protecionistas que considerem não apenas a riqueza ou o endemismo, mas também a singularidade funcional das comunidades hipógeas. Em regiões altamente ameaçadas, como a região da transição Cerrado–Caatinga, a preservação das cavernas torna-se fundamental para garantir a persistência evolutiva e funcional de linhagens altamente especializadas e únicas.

Referências

- AB'SABER, A. N. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. **Geomorfologia**, v. 52, p. 1–21, 1977.
- ARNOLD, E. N. Investigating the origins of performance advantage: adaptation, exaptation and lineage effects. Em: EGGLETON, P.; VANE-WRIGHT, R. I. **Phylogenetics and Ecology**. London: Academic Press, 1994. p. 123–167.
- BELMAKER, J.; JETZ, W.; ADAMS, A. E. D. C.; BRONSTEIN, E. J. L. Spatial Scaling of Functional Structure in Bird and Mammal Assemblages. **The American Naturalist**, v. 181, n. 4, p. 464–478, abr. 2013.
- BENNETT, R.; LEDFORD, J. Telemidae. Em: UBICK, D.; PAQUIN, P.; CUSHING, P.; ROTH, V. **Spiders of North America, an identification Manual**. Gainesville: American Arachnological Society, 2005. p. 228–229.
- BRESCOVIT, A. D.; CIZAUSKAS, I.; MOTA, L. P. Seven new species of the spider genus *Ochyrocera* from caves in floresta nacional de carajás, PA, Brazil (araneae, ochyroceratidae). **ZooKeys**, v. 2018, n. 726, p. 87–130, 2018.
- BRESCOVIT, A. D.; ZAMPAULO, R. de A.; PEDROSO, L. M.; CIZAUSKAS, I. Four new species of the genus *Ochyrocera* (Araneae, Ochyroceratidae) from iron caves of the state of Minas Gerais, with the description of the third anophthalmic species from Brazil. **Subterranean Biology**, v. 41, p. 43–68, 2021.
- CARDOSO, P. Diversity and community assembly patterns of epigean vs. troglobiont spiders in the Iberian Peninsula. **International Journal of Speleology**, v. 41, n. 1, p. 83–94, jan. 2012.
- CARDOSO, P.; ARNEDO, M. A.; TRIANTIS, K. A.; BORGES, P. A. V. Drivers of diversity in Macaronesian spiders and the role of species extinctions. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 6, p. 1034–1046, 13 jun. 2010.
- CARDOSO, P.; PEKÁR, S.; JOCQUÉ, R.; CODDINGTON, J. A. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. **PLoS ONE**, v. 6, n. 6, p. e21710, 29 jun. 2011.
- CHRISTIANSEN, K. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Memoires Spelunca**, v. 2, p. 76–78, 1962.
- CHRISTIANSEN, K. Morphological Adaptations. Em: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. [s.l.] Elsevier, 2012. p. 517–528.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats (2 nd)**. 2. ed. New York: Oxford University Press, 2019.
- CULVER, D.; PIPAN, T. Shifting Paradigms of the Evolution of Cave Life. **Acta Carsologica**, v. 44, n. 3, 9 fev. 2015.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646–655, nov. 2001.

DRAY, S.; LEGENDRE, P. Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. **Ecology**, v. 89, n. 12, p. 3400–3412, dez. 2008.

DUARTE, M. V. da S. A.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian Troglomorphic Biodiversity: a neglected fauna in conservation actions. **Biota Neotropica**, v. 25, n. 3, 2025.

FERNANDES, C. S.; BATALLA, M. A.; BICHUETTE, M. E. Does the Cave Environment Reduce Functional Diversity? **PLOS ONE**, v. 11, n. 3, p. e0151958, 22 mar. 2016.

FERNANDES, G.; AGUIAR, L.; ANJOS, A. F.; BUSTAMANTE, M.; COLLEVATTI, R.; DIANESE, J.; DINIZ, S.; FERREIRA, G.; FERREIRA, L.; FERREIRA, M.; FRANÇO, R.; LANGEANI, F.; MACHADO, R.; MARIMON, B.; JR, B.; NEVES, A.; PEDRONI, F.; SALMONA, Y.; SANCHEZ, M.; COLLI, G. Cerrado: um bioma rico e ameaçado. Em: PEIXOTO, A. L.; LUZ, J. R. P.; BRITO, M. A. **Conhecendo a biodiversidade**. Brasília: MCTIC, CNPq, PPBio, 2016. p. 68–84.

FIŠER, C.; BLEJEC, A.; TRONTELJ, P. Niche-based mechanisms operating within extreme habitats: a case study of subterranean amphipod communities. **Biology Letters**, v. 8, n. 4, p. 578–581, 23 ago. 2012.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Taxonomic distinctness and conservation of a new high biodiversity subterranean area in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 87, n. 1, p. 209–217, 1 mar. 2015.

GERMAIN, R. M.; MAYFIELD, M. M.; GILBERT, B. The ‘filtering’ metaphor revisited: competition and environment jointly structure invasibility and coexistence. **Biology Letters**, v. 14, n. 8, p. 20180460, 22 ago. 2018.

GIBERT, J.; DEHARVENG, L. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. **BioScience**, v. 56, n. 6, p. 473–481, 1 jun. 2002.

GRACO-ROZA, C.; AARNIO, S.; ABREGO, N.; ACOSTA, A. T. R.; ALAHUHTA, J.; ALTMAN, J.; ANGIOLINI, C.; AROVITA, J.; ATTORRE, F.; BAASTRUP-SPOHR, L.; BARRERA-ALBA, J. J.; BELMAKER, J.; BIURRUN, I.; BONARI, G.; BRUELHEIDE, H.; BURRASCANO, S.; CARBONI, M.; CARDOSO, P.; CARVALHO, J. C.; CASTALDELLI, G.; CHRISTENSEN, M.; CORREA, G.; DEMBICZ, I.; DENGLE, J.; DOLEZAL, J.; DOMINGOS, P.; ERÖS, T.; FERREIRA, C. E. L.; FILIBECK, G.; FLOETER, S. R.; FRIEDLANDER, A. M.; GAMMAL, J.; GAVIOLI, A.; GOSSNER, M. M.; GRANOT, I.; GUARINO, R.; GUSTAFSSON, C.; HAYDEN, B.; HE, S.; HEILMANN-CLAUSEN, J.; HEINO, J.; HUNTER, J. T.; HUSZAR, V. L. M.; JANIŠOVÁ, M.; JYRKÄNKALLIO-MIKKOLA, J.; KAHILAINEN, K. K.; KEMPPINEN, J.; KOZUB, Ł.; KRUK, C.; KULBIKI, M.; KUZEMKO, A.; CHRISTIAAN LE ROUX, P.; LEHIKONEN, A.; TEIXEIRA DE LIMA, D.; LOPEZ-URRUTIA, A.; LUKÁCS, B. A.; LUOTO, M.; MAMMOLA, S.; MARINHO, M. M.; MENEZES, L. S.; MILARDI, M.; MIRANDA, M.; MOSER, G. A. O.; MUELLER, J.; NIITTYNEN, P.; NORKKO, A.;

NOWAK, A.; OMETTO, J. P.; OVASKAINEN, O.; OVERBECK, G. E.; PACHECO, F. S.; PAJUNEN, V.; PALPURINA, S.; PICAZO, F.; CAMPOS, J. A.; RODIL, I. F.; SABATINI, F. M.; SALINGRÉ, S.; DE SANCTIS, M.; SEGURA, A. M.; DA SILVA, L. H. S.; STEVANOVIC, Z. D.; SWACHA, G.; TEITTINEN, A.; TOLONEN, K. T.; TSIRIPIDIS, I.; VIRTÁ, L.; WANG, B.; WANG, J.; WEISSER, W.; XU, Y.; SOININEN, J. Distance decay 2.0 – A global synthesis of taxonomic and functional turnover in ecological communities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 31, n. 7, p. 1399–1421, 12 jul. 2022.

HAYWARD, M. W.; O'BRIEN, J.; KERLEY, G. I. H. Carrying capacity of large African predators: Predictions and tests. **Biological Conservation**, v. 139, n. 1–2, p. 219–229, set. 2007.

HOFFMANN, A. A.; PARSONS, P. A. **Extreme Environmental Change and Evolution**. 1. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 259 p.

HOSE, G. C.; CHARITON, A. A.; DAAM, M. A.; DI LORENZO, T.; GALASSI, D. M. P.; HALSE, S. A.; REBOLEIRA, A. S. P. S.; ROBERTSON, A. L.; SCHMIDT, S. I.; KORBEL, K. L. Invertebrate traits, diversity and the vulnerability of groundwater ecosystems. **Functional Ecology**, v. 36, n. 9, p. 2200–2214, 30 set. 2022.

HOWARTH, F. G. High-Stress Subterranean Habitats and Evolutionary Change in Cave-Inhabiting Arthropods. **The American Naturalist**, v. 142, p. S65–S77, jul. 1993.

HOWARTH, F. G.; HOCH, H. Adaptive Shifts. Em: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2012. p. 230–234.

HOWARTH, F. G.; MOLDOVAN, O. T. The Ecological Classification of Cave Animals and Their Adaptations. Em: MOLDOVAN, O. T.; KOVÁČ, L.; HALSE, S. **Cave Ecology**. 235. ed. [s.l.] Ecological Studies, 2018. p. 41–67.

JARZYNA, M. A.; JETZ, W. Taxonomic and functional diversity change is scale dependent. **Nature Communications**, v. 9, n. 1, p. 2565, 2 jul. 2018.

JOCQUÉ, R.; DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. **Spider families of the world**. [s.l.] Musée royal de l'Afrique centrale Tervuren, 2006. 336 p.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157–164, 24 abr. 1992.

KEMBEL, S.W.; COWAN, P.D.; HELMUS, M.R.; CORNWELL, W.K.; MORLON, H.; ACKERLY, D.D.; BLOMBERG, S.P.; WEBB, C.O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, p. 1463-1464, 2010.

KLINK, C.; MACHADO, R. A. conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, v. 1, 1 jan. 2005.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A. distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, p. 299-305, 2010.

LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; SHIPLEY, B. **FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology**. R package version 1.0-12.3, 2014.

LANGECKER, T. G. The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. Em: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. 1. ed. Amsterdam: Elsevier, 2000.

LHOTSKY, B.; KOVÁCS, B.; ÓNODI, G.; CSECSEKITS, A.; RÉDEI, T.; LENGYEL, A.; KERTÉSZ, M.; BOTTA-DUKÁT, Z. Changes in assembly rules along a stress gradient from open dry grasslands to wetlands. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 2, p. 507–517, 17 mar. 2016.

LOSOS, J. B. Adaptive Radiation, Ecological Opportunity, and Evolutionary Determinism. **The American Naturalist**, v. 175, n. 6, p. 623–639, jun. 2010.

LOSOS, J. B.; MAHLER, D. L. Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. Em: **Evolution Since Darwin: The First 150 Years**. [s.l: s.n.]p. 381–420.

LOUGHNAN, D.; GILBERT, B. Trait-mediated community assembly: distinguishing the signatures of biotic and abiotic filters. **Oikos**, v. 126, n. 8, p. 1112–1122, 8 jul. 2017.

MAECHLER, M.; ROUSSEEUW, P.; STRUYF, A.; HUBERT, M.; HORNIK, K. **cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions**. R package version 2.1.6, 2023.

MAMMOLA, S.; GRACO-ROZA, C.; BALLARIN, F.; HESSELBERG, T.; ISAIA, M.; LUNGHI, E.; MOURON, S.; PAVLEK, M.; TOLVE, M.; CARDOSO, P. Functional convergence underground? The scale-dependency of community assembly processes in European cave spiders. **Global Ecology and Biogeography**, v. 33, n. 6, 29 mar. 2024.

MAMMOLA, S.; ISAIA, M. Niche differentiation in *Meta Bourneti* and *M. menardi* (Araneae, Tetragnathidae) with notes on the life history. **International Journal of Speleology**, v. 43, n. 3, p. 343–353, set. 2014.

MAMMOLA, S.; ISAIA, M. Spiders in caves. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1853, p. 20170193, 26 abr. 2017.

MAMMOLA, S.; PAVLEK, M.; HUBER, B. A.; ISAIA, M.; BALLARIN, F.; TOLVE, M.; ČUPIĆ, I.; HESSELBERG, T.; LUNGHI, E.; MOURON, S.; GRACO-ROZA, C.; CARDOSO, P. A trait database and updated checklist for European subterranean spiders. **Scientific Data**, v. 9, n. 1, p. 236, 26 maio 2022.

MAMMOLA, S.; PIANO, E.; ISAIA, M. Step back! Niche dynamics in cave-dwelling predators. **Acta Oecologica**, v. 75, p. 35–42, ago. 2016.

MASON, N. W. H.; DE BELLO, F.; MOUILLOT, D.; PAVOINE, S.; DRAY, S. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 794–806, 20 set. 2013.

MCGILL, B.; ENQUIST, B.; WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 4, p. 178–185, abr. 2006.

MOUCHET, M. A.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867–876, 13 ago. 2010.

NASCIMENTO, I. V. Cerrado: o fogo como agente ecológico. **Territorium**, n. 8, p. 25–35, 15 set. 2001.

NOVAK, T.; TKAVC, T.; KUNTNER, M.; ARNETT, A. E.; DELAKORDA, S. L.; PERC, M.; JANŽEKOVÍČ, F. Niche partitioning in orbweaving spiders *Meta menardi* and *Metellina merianae* (Tetragnathidae). **Acta Oecologica**, v. 36, n. 6, p. 522–529, nov. 2010.

OKSANEN, J.; SIMPSON, G.; BLANCHET, F.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P.; O'HARA, R.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M.; SZOECS, E.; WAGNER, H.; BARBOUR, M.; BEDWARD, M.; BOLKER, B.; BORCARD, D.; CARVALHO, G.; CHIRICO, M.; DE CACERES, M.; DURAND, S.; EVANGELISTA, H.; FITZJOHN, R.; FRIENDLY, M.; FURNEAUX, B.; HANNIGAN, G.; HILL, M.; LAHTI, L.; MCGLINN, D.; OUELLETTE, M.; RIBEIRO CUNHA, E.; SMITH, T.; STIER, A.; TER BRAAK, C.; WEEDON, J.; BORMAN, T. **vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.6-10, 2025. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

PARADIS, E.; SCHLIEP, K. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. **Bioinformatics**, v. 35, p. 526-528, 2019. doi:10.1093/bioinformatics/bty633 <<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>>.

PARIMUCHOVÁ, A.; DUŠÁTKOVÁ, L. P.; KOVÁČ, L.; MACHÁČKOVÁ, T.; SLABÝ, O.; PEKÁR, S. The food web in a subterranean ecosystem is driven by intraguild predation. **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, p. 4994, 2 mar. 2021.

PÉREZ-GONZÁLEZ, A.; RUBIO, G. D.; RAMÍREZ, M. J. Insights on vulval morphology in Ochyroceratinae with a rediagnosis of the subfamily and description of the first Argentinean species (Araneae: Synspermiata: Ochyroceratidae). **Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology**, v. 260, p. 33–44, jan. 2016.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 402–411, 17 maio 2002.

POULSON, T. L.; WHITE, W. B. The Cave Environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971–981, 5 set. 1969.

RICKLEFS, R. E.; MILES, D. B. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. Em: WAINWRIGHT, P. C.; REILLY, S. M. **Ecological morphology: integrative organismal biology**. Chicago: University of Chicago Press, 1994. p. 13–41.

SANTOS, J. C.; LEAL, I. R.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; FERNANDES, G. W.; TABARELLI, M. Caatinga: The Scientific Negligence Experienced by a Dry Tropical Forest. **Tropical Conservation Science**, v. 4, n. 3, p. 276–286, 1 set. 2011.

SCHLUTER, D. **The Ecology of Adaptive Radiation**. 1. ed. [s.l.] Oxford Series in Ecology and Evolution, 2000. v. 1

STRASSBURG, B.; BROOKS, T.; FELTRAN-BARBIERI, R.; IRIBARREM, A.; CROUZEILLES, R.; LOYOLA, R.; LATAWIEC, A.; OLIVEIRA FILHO, F.J.; DE MATTOS SCARAMUZZA, C.; SCARANO, F.; FILHO, B.; BALMFORD, A. Moment of truth for the Cerrado hotspot. **Nature Ecology and Evolution**, v. 1, p. 1–3, 23 mar. 2017.

TEIXEIRA, L. P.; LUGHADHA, E. N.; SILVA, M. V. C. da; MORO, M. F. How much of the Caatinga is legally protected? An analysis of temporal and geographical coverage of protected areas in the Brazilian semiarid region. **Acta Botanica Brasilica**, v. 35, n. 3, p. 473–485, set. 2021.

TERESA, F.B.; RODRIGUES-FILHO, C.A.S.; LEITÃO, R.P. Diversidade funcional de comunidades de peixes de riacho. **Oecologia Australis**, v. 25, n. 02, p. 415–432, 16 jun. 2021.

TOBIN, C. **ggthemr: Themes for 'ggplot2'**. R package version 1.1.0, 2020. Available from: <https://github.com/Mikata-Project/ggthemr>.

TRAJANO, E. A review of biospeleology in Brazil. **Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología**, v. 27, p. 18–23, 1993.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. Em: WHITE, W.B.; CULVER, D.C. **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2012.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. *Biologia Subterrânea: introdução*. São Paulo: Redespeleo Brasil, 2006. v. 1

TRAJANO, E.; COBOLLI, M. Evolution of Lineages. Em: WHITE, W.B.; CULVER, D.C. **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2012. p. 295–304.

TRAJANO, E.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 10, p. 1805–1828, 11 set. 2016.

TRAJANO, E.; UENO, J. C. H.; MENNA-BARRETO, L. Evolution of time-control mechanisms in subterranean organisms: cave fishes under light-dark cycles (Teleostei: Siluriformes, Characiformes). **Biological Rhythm Research**, v. 43, n. 2, p. 191–203, abr. 2012.

TRONTELJ, P.; BLEJEC, A.; FIŠER, C. Ecomorphological convergence of cave communities. **Evolution**, v. 66, n. 12, p. 3852–3865, dez. 2012.

VIOLLE, C.; NAVAS, M.-L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, maio 2007.

WICKHAM, H.; AVERICK, M.; BRYAN, J.; CHANG, W.; MCGOWAN, L.D.; FRANÇOIS, R.; GROLEMUND, G.; HAYES, A.; HENRY, L.; HESTER, J.; KUHN, M.; PEDERSEN, T.L.; MILLER, E.; BACHE, S.M.; MÜLLER, K.; OOMS, J.; ROBINSON, D.; SEIDEL, D.P.; SPINU, V.; TAKAHASHI, K.; VAUGHAN, D.; WILKE, C.; WOO, K.; YUTANI, H. Welcome to the tidyverse. **Journal of Open Source Software**, v. 4(43), p. 1686, 2019. doi:10.21105/joss.01686 <<https://doi.org/10.21105/joss.01686>>.

WILKENS, H. Genes, modules and the evolution of cave fish. **Heredity**, v. 105, n. 5, p. 413–422, 13 nov. 2010.

WORLD SPIDER CATALOG (2026). **World Spider Catalog**. Version 27. Natural History Museum Bern, disponível em: <<http://wsc.nmbe.ch>>. Acesso em: 27 de fevereiro de 2026. doi: 10.24436/2.

ZHAO, H.; LI, S.; ZHANG, A. Taxonomic revision of Telemididae (Arachnida, Araneae) from East and Southeast Asia. **ZooKeys**, v. 933, p. 15–93, 18 maio 2020.

DISCUSSÃO GERAL

Os ecossistemas subterrâneos são reconhecidos como ambientes altamente seletivos, caracterizados por limitação energética, estabilidade microclimática e forte restrição à colonização (Poulson & White, 1969; Howarth, 1983; Culver & Pipan, 2019). Nesse contexto, a presente dissertação adotou uma abordagem integrativa — biogeográfica, morfológica e funcional — para compreender como fatores ambientais, históricos e evolutivos moldam a distribuição, a estrutura populacional e os atributos ecológicos de aranhas cavernícolas neotropicais das famílias Telemidae e Ochyroceratidae.

Os resultados do Capítulo 1 demonstraram que a distribuição potencial do gênero *Pinelema* é fortemente condicionada por variáveis climáticas associadas à estabilidade térmica e hídrica, especialmente aquelas relacionadas à precipitação e sazonalidade da temperatura. Esse padrão é coerente com a premissa de que organismos subterrâneos apresentam tolerâncias fisiológicas mais estreitas e elevada dependência da estabilidade ambiental (Barr, 1968; Culver, 1982; Huey & Kingsolver, 1989). A reconstrução paleoclimática indicou que, durante o Último Máximo Glacial e o Holoceno, houve fragmentação das áreas climaticamente adequadas, sugerindo episódios históricos de isolamento populacional. Esse cenário é compatível com o modelo de vicariância climática frequentemente proposto para organismos hipógeos (Gibert & Deharveng, 2002; Culver & Pipan, 2019) e reforça a hipótese de que processos históricos desempenharam papel central na diferenciação das linhagens subterrâneas.

Além disso, a sobreposição entre áreas de alta adequação ambiental e zonas sob intensa pressão antrópica evidencia um cenário preocupante para a conservação. A expansão de atividades mineradoras e alterações no uso do solo em regiões cársticas brasileiras (Auler *et al.*, 2001; Ruchkys *et al.*, 2015; Gallão & Bichuette 2018) amplia a vulnerabilidade de táxons com baixa capacidade de dispersão e distribuição altamente restrita — característica amplamente documentada para Telemidae (Zhao *et al.*, 2020) e para espécies do gênero *Pinelema* (e.g., Song *et al.*, 2017; Wang & Li, 2016; Chen *et al.*, 2021). Assim, a dimensão biogeográfica identificada no Capítulo 1 fornece a base

macroecológica para interpretar os padrões microevolutivos observados nos capítulos subsequentes.

No Capítulo 2, as análises morfométricas revelaram dimorfismo sexual significativo em *Pinelema elinae*, particularmente relacionado ao tamanho relativo dos apêndices, além de diferenciação morfológica entre populações de cavernas distintas na Serra do Ramalho. O dimorfismo sexual detectado pode estar associado a pressões seletivas distintas entre machos e fêmeas, possivelmente relacionadas à busca por parceiros, dispersão intrínseca limitada ao ambiente cavernícola e estratégias reprodutivas, padrões já descritos em aranhas epígeas (Foelix, 2011) e potencialmente modulados pelas restrições do ambiente subterrâneo.

Mais relevante ainda foi a identificação de variação morfológica populacional consistente tanto em medidas lineares quanto em forma (morfometria geométrica). Considerando a baixa capacidade de dispersão do grupo (Zhao *et al.*, 2020) e o padrão de endemismo extremo frequentemente observado em Telemidae (Song *et al.*, 2017), a diferenciação detectada sugere redução do fluxo gênico entre cavernas e possível atuação de deriva genética em escala local. Esse padrão é coerente com o isolamento entre sistemas cavernícolas descrito para diversos táxons troglóbios (Juan *et al.*, 2010; Fišer *et al.*, 2018), nos quais mesmo pequenas distâncias geográficas podem representar barreiras efetivas à conectividade populacional.

A integração entre os Capítulos 1 e 2 sugere que os eventos históricos de fragmentação climática podem ter estabelecido o pano de fundo para a estruturação populacional contemporânea observada em *P. elinae*. Assim, fatores macroclimáticos pretéritos e isolamento microgeográfico atual atuariam de forma complementar na promoção da divergência.

No Capítulo 3, a análise de diversidade funcional ampliou a perspectiva do estudo para além de uma única espécie, incorporando múltiplas OTUs de Ochyroceratidae com diferentes categorias ecológico-evolutivas (*sensu* Trajano, 2012). O padrão de sobredispersão funcional observado entre as morfoespécies troglóbias contrasta com a expectativa clássica de forte filtragem ambiental dos ecossistemas subterrâneos que comumente resultam em convergência de

traços (Cardoso, 2012). Em vez disso, os resultados sugerem que, uma vez superado o filtro inicial de colonização do hipógeo, processos de particionamento de nicho e especialização micro-habitat podem promover diversificação funcional.

Esse resultado dialoga com a literatura sobre radiação adaptativa em ambientes isolados (Schluter, 2000; Losos, 2010), indicando que sistemas cavernícolas podem funcionar simultaneamente como filtros ambientais e como arenas de diversificação evolutiva. A elevada heterogeneidade funcional entre troglóbios sugere que o ambiente subterrâneo não é ecologicamente homogêneo, mas composto por microambientes com pressões seletivas diferenciadas, reforçando a visão proposta por Trajano & Bichuette (2006) e Culver & Pipan (2019).

De forma integrada, os três capítulos revelam um padrão consistente:

1. **Escala macroecológica** – a distribuição é fortemente condicionada por estabilidade climática e história paleoclimática;
2. **Escala populacional** – o isolamento espacial entre cavernas promove diferenciação morfológica;
3. **Escala funcional e comunitária** – a especialização subterrânea favorece diversificação de traços e organização não aleatória no espaço funcional.

Assim, o isolamento subterrâneo emerge como eixo central explicativo, atuando como mecanismo estruturador em múltiplos níveis biológicos — da distribuição geográfica à organização funcional.

CONCLUSÃO GERAL

A presente dissertação demonstrou que a biologia das aranhas cavernícolas neotropicais das famílias Telemidae e Ochyroceratidae é moldada por uma interação complexa entre fatores ambientais, históricos e evolutivos.

A modelagem de distribuição potencial evidenciou que a ocorrência do gênero *Pinelema* está associada à estabilidade térmica e hídrica, e que eventos paleoclimáticos contribuíram para a fragmentação histórica das áreas

adequadas. As análises morfométricas revelaram dimorfismo sexual e diferenciação populacional em *Pinelema elinae*, sugerindo isolamento entre cavernas e possível redução de fluxo gênico. Por fim, as análises de diversidade funcional indicaram que espécies troglóbias apresentam elevada heterogeneidade de traços e tendência à sobredispersão funcional, sugerindo particionamento de nicho e especialização ecológica no ambiente subterrâneo.

Conjuntamente, esses resultados reforçam que os ecossistemas cavernícolas não apenas funcionam como filtros ambientais rigorosos, mas também como sistemas evolutivos dinâmicos, capazes de promover diferenciação morfológica, diversificação funcional e potencial especiação em escala local.

Do ponto de vista aplicado, a combinação entre distribuição restrita e baixa capacidade de dispersão das espécies troglóbias, em conjunto com a crescente pressão antrópica sobre áreas cársticas brasileiras evidencia a urgência de estratégias de conservação baseadas em dados ecológicos e evolutivos integrados. A conservação de cavernas deve considerar não apenas a presença de espécies troglóbias, mas também a manutenção da conectividade entre sistemas subterrâneos, a proteção de áreas de recarga hídrica e a estabilidade microclimática regional.

Em síntese, esta dissertação contribui para o avanço do conhecimento sobre ecologia e evolução de aranhas cavernícolas neotropicais ao integrar modelagem biogeográfica, morfometria e ecologia funcional. Ao evidenciar o papel do isolamento subterrâneo como motor de diferenciação biológica, o estudo amplia a compreensão dos processos que estruturam a biodiversidade hipógea e reforça a relevância científica e conservacionista dos ecossistemas subterrâneos brasileiros.

Referências

- AULER, A.; RUBBIOLI, E.; BRANDI, R. **As Grandes Cavernas do Brasil**. 1. ed. Belo Horizonte: Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas, 2001. v. 1.
- BARR, T. C. Cave Ecology and the Evolution of Trogllobites. Em: **Evolutionary Biology**. Boston, MA: Springer US, 1968. p. 35–102.
- CARDOSO, P. Diversity and community assembly patterns of epigean vs. trogllobiont spiders in the Iberian Peninsula. **International Journal of Speleology**, v. 41, n. 1, p. 83–94, jan. 2012.
- CHEN, Z. E. et al. *Pinelema mulunensis* sp. nov. and *Stedocys vittiformis* sp. nov., two new species from southern China (Arachnida: Araneae). **Acta Arachnologica Sinica**, v. 30, n. 1, p. 9–19, 2021.
- CULVER, D. C. **Cave Life. Evolution and Ecology**. Cambridge, Massachussets and London, England: Harvard University Press, 1982.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats (2 nd)**. 2. ed. New York: Oxford University Press, 2019.
- FIŠER, C.; ROBINSON, C.T.; MALARD, F. Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. **Molecular Ecology**, v. 27, n. 3, p. 613–635, 16 fev. 2018.
- FOELIX, R. **Biology of Spiders**. New York: Oxford University Press, 2011. v. 3.
- GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, v. 746, p. 1–23, 2018.
- GIBERT, J.; DEHARVENG, L. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. **BioScience**, v. 56, n. 6, p. 473–481, 1 jun. 2002.
- HOWARTH, F. G. Ecology of Cave Arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 28, n. 1, p. 365–389, jan. 1983.
- HUEY, R. B.; KINGSOLVER, J. G. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 4, n. 5, p. 131–135, maio 1989.
- JUAN, C. et al. Evolution in caves: Darwin's 'wrecks of ancient life' in the molecular era. **Molecular Ecology**, v. 19, n. 18, p. 3865–3880, 13 set. 2010.
- LOSOS, J. B. Adaptive Radiation, Ecological Opportunity, and Evolutionary Determinism. **The American Naturalist**, v. 175, n. 6, p. 623–639, jun. 2010.
- POULSON, T. L.; WHITE, W. B. The Cave Environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971–981, 5 set. 1969.

RUCHKYS, Ú. DE A. et al. **Patrimônio espeleológico em rochas ferruginosas: propostas para sua conservação no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais**. 1. ed. [s.l.] Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2015.

SCHLUTER, D. **The Ecology of Adaptive Radiation**. 1. ed. [s.l.] Oxford Series in Ecology and Evolution, 2000. v. 1.

SONG, Y. et al. Three new species of *Pinelema* from caves in Guangxi, China (Araneae, Telemidae). **ZooKeys**, v. 692, p. 83–101, 21 ago. 2017.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. Em: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. 2. ed. [s.l.] Elsevier, 2012. v. 2.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. *Biologia Subterrânea: introdução*. São Paulo: Redespeleo Brasil, 2006. v. 1

WANG, C.; LI, S. Four new species of the spider genus *Pinelema* (ARANEAE, TELEMIDAE) from caves in south China. **Ecologica Montenegrina**, v. 7, p. 546–566, 14 dez. 2016.

ZHAO, H.; LI, S.; ZHANG, A. Taxonomic revision of Telemidae (Arachnida, Araneae) from East and Southeast Asia. **ZooKeys**, v. 933, p. 15–93, 18 maio 2020.