



VANESSA MENDES MARTINS

**ESTRUTURAÇÃO DA ASSEMBLEIA DE INSETOS
AQUÁTICOS EM AMBIENTE EPÍGEO E HIPÓGEO**

LAVRAS-MG

2017

VANESSA MENDES MARTINS

**ESTRUTURAÇÃO DA ASSEMBLEIA DE INSETOS AQUÁTICOS EM AMBIENTE
EPÍGEO E HIPÓGEO**

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

Dr. Rodrigo Lopes Ferreira
Orientador

LAVRAS-MG
2017

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

Martins, Vanessa Mendes.

Estruturação da assembleia de insetos aquáticos em ambiente
epígeo e hipógeo / Vanessa Mendes Martins. - 2016.

85 p. : il.

Orientador(a): Rodrigo Lopes Ferreira.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2016.

Bibliografia.

1. Ecologia. 2. Caverna. 3. Atributos funcionais. I. Ferreira,
Rodrigo Lopes. . II. Título.

VANESSA MENDES MARTINS

**ESTRUTURAÇÃO DA ASSEMBLEIA DE INSETOS AQUÁTICOS EM AMBIENTE
EPÍGEO E HIPÓGEO
STRUCTURING OF AQUATIC INSECT'S ASSEMBLY IN EPIGEAN AND
HYPOGEAN ENVIRONMENT**

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

APROVADA em 5 de Novembro de 2016

Dr. Eneida Maria Eskinazi Sant'Anna UFOP

Dr. Paulo dos Santos Pompeu UFLA

Dr. Rodrigo Lopes Ferreira
Orientador

**LAVRAS-MG
2017**

À minha querida e amada avó Maria da Conceição, que infelizmente não pode me ver concluir esta importante etapa de minha vida. Com sua simplicidade sempre me incentivou e me desejou o melhor.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

O grande poeta João Cabral de Melo Neto sabiamente escreveu que “Um galo sozinho não tece uma manhã: ele precisará sempre de outros galos. De um que apanhe esse grito que ele e o lance a outro...”. Assim sendo, inúmeras pessoas fizeram parte e foram fundamentais nessa trajetória.

À minha avó Maria da Conceição que sempre me perguntava: “Tá catalogando muito “bichinho”? E assim demonstrava seu interesse por meu trabalho e de quem levarei ensinamentos valiosos. À avó Santinha de quem herdei o amor pela natureza.

Aos meus pais, Maria e Ricardo, pelo poio incondicional e por sempre me estimularem a buscar meus objetivos e sonhos. À minha querida irmã Daniela, por se preocupar comigo e fazer de tudo para me ajudar.

Aos tios e tia por serem exemplos de determinação e por acreditarem em mim e me darem força para correr atrás dos meus sonhos.

Sou grata ao meu orientador Rodrigo Lopes Ferreira, por abrir as portas do laboratório a mim e me apresentar esse ecossistema fantástico e ainda pouco estudado. Pelas preciosas sugestões e por sempre me apresentar algo de novo em meu trabalho. Por me proporcionar momentos hilários no laboratório e em viagens de campo, lembranças essas que ficarão em minha memória. Ao professor Marconi, pela ajuda em campo e por sua generosidade nas palavras, sempre com um sorriso no rosto, embora acanhado, disposto a tornar as coisas melhores e menos pesadas.

Aos colegas de laboratório que me auxiliaram em campo: Protolesma (Lucas Rabelo), por me acalmar quando eu achava que tinha perdido ou esquecido alguma coisa, que por fim ou estava na bolsa ou na minha mão! Ao Pirilo (Rodrigo Souza), a quem admiro, por sempre ajudar com bom humor. À Pepa (Rafaela Bastos) pela ajuda fundamental em campo e por suas palavras sensatas. À Cachelfa (Laís Furtado) pela ajuda e companheirismo, sempre disposta a ajudar mais um pouquinho. Ao Minhoca de cemitério (Michal Rendoš), pela ajuda e por me proporcionar momentos inesquecíveis de risos.

Ao Gilson Argolo, fundamental no trabalho em laboratório, pelas inúmeras horas de auxílio na triagem que perdurava até tarde, e pelas conversas que tornavam o trabalho menos cansativo. À Sassanha (Thaís Pellegrini) por estar sempre disposta a retirar as inúmeras dúvidas sobre macroinvertebrados bentônicos. À Paquitão (Isabela Lourenzon) pelas conversas e risadas durante o almoço. À Xucra (Maysa Fernandes) por ouvir meus desabafos sobre a vida, e compartilhar suas experiências comigo.

A Universidade Federal de Lavras, ao programa de pós-graduação em Ecologia Aplicada, bem como, aos professores pelas importantes informações passadas, especialmente ao professor Paulo Pompeu pelo empréstimo de equipamento.

À Fundação de Desenvolvimento Científico e Cultural (FUNDECC) pela bolsa concedida através do convênio com a Vale.

À eterna amiga Eliana Nunes, que desde os tempos do ensino fundamental me tolera. Sou grata por sua amizade e pelas conversas sobre política, filosofia e literatura que ajudaram a me tornar a pessoa que sou hoje.

À minha grande amiga Daniele Guiliana por cada palavra de estímulo. Por acreditar em mim, mesmo quando eu não acreditava. Por todos os momentos de descontração que me proporcionou e sempre me fizeram bem.

Por último e não menos importante ao meu amigo, companheiro de sonhos e vida, Alex. Por sempre estar ao meu lado me apoiando! Você foi parte fundamental nessa trajetória, sem você eu não teria dado conta.

Muito obrigada a todos!

“... Entendo bem o sotaque das águas.
Dou respeito às coisas desimportantes
e aos seres desimportantes.
Prezo insetos mais que aviões.
Prezo a velocidade
das tartarugas mais que as dos mísseis.
Tenho em mim esse atraso de nascença.
Eu fui aparelhado
para gostar de passarinhos.
Tenho abundância de ser feliz por isso.
Meu quintal é maior do que o mundo...”

O apanhador de desperdícios

Manoel de Barros

RESUMO

A estabilidade ambiental do ambiente cavernícola, bem como a simplicidade de suas comunidades, confere a esse ambiente o *status* de laboratório natural. Sendo assim, esse ecossistema oferece oportunidade única para estudos ecológicos. Contudo, ainda é incipiente o conhecimento sobre a estruturação ecológica da comunidade em ambiente subterrâneo, principalmente em se tratando de organismos aquáticos. Diante disso, coletou-se com auxílio da rede surber macroinvertebrados bentônicos em um trecho hipógeo e epígeo do rio Pai João no Parque Estadual da Lapa Grande Montes Claros-MG. Os objetivos do presente estudo foram compreender como a assembleia de insetos aquáticos no ambiente cavernícola se estrutura, bem como compará-la a assembleia do epígeo, a fim de verificar diferenças entre os ambientes. Coletou-se um total de 1566 indivíduos, dos quais 1458 foram pertencentes ao epígeo, 8 na região ecotonal e 100 ao hipógeo. A menor diversidade no ambiente hipógeo se deu pelas inúmeras restrições do ambiente cavernícola. Os organismos *Hexacylloepus* sp. e *Heterelmis* sp. evitaram a sobreposição de nicho por meio da diferenciação do tamanho corporal e preferências ambientais no ambiente cavernícola. Contudo, no ambiente epígeo *Hexacylloepus* sp. e *Heterelmis* sp. sobrepueram o tamanho corporal, muito provavelmente por não haver competição diante da abundância de recursos tróficos. De acordo com a análise RLQ a distribuição das espécies não ocorre em função dos atributos funcionais. Contudo, a análise fourth-corner demonstrou que alguns atributos funcionais, da assembleia de insetos aquáticos, relacionaram-se significativamente às variáveis ambientais. A diversidade funcional (α) no ambiente hipógeo (38.3) foi menor que a epígea (57.8). Tais diferenças entre os ambientes epígeo e hipógeo demonstram que o ambiente cavernícola age como um filtro ambiental, reduzindo drasticamente as funções no ambiente subterrâneo. Resultados como estes demonstram que a dinâmica da assembleia de insetos aquáticos no ambiente subterrâneo é distinta do epígeo, portanto, compreender as peculiaridades do ambiente cavernícola é extremamente útil para ações de manejo e conservação destes ambientes.

Palavras chaves: Insetos aquáticos. Tamanho corporal. Competição. Similaridade limitante. Habitat físico.

ABSTRACT

The environmental stability of the cave environment, as well as the simplicity of their communities, gives this environment the status of a natural laboratory. Therefore, this ecosystem offers a unique opportunity for ecological studies. However, knowledge about the ecological structuring of the community in the subterranean environment is still incipient, especially in the case of aquatic organisms. Therefore, benthic macroinvertebrates were collected with a surber collector in a hypogean and epigeal sections of the Pai João river in the Lapa Grande State Park, Montes Claros, MG. The objectives of the present study were to understand how the assembly of aquatic insects in the cave environment is structured, as well as to compare it to the epigeal assembly in order to verify differences between environments. A total of 1566 individuals were collected, of which 1458 belonged to the epigeal environment, 8 in the ecotonal region and 100 to the hypogean. The lower diversity in the hypogean environment was due to the innumerable restrictions of the cave environment. The organisms *Hexacylloepus* sp. and *Heterelmis* sp. avoided niche overlap via differentiation of body size and environmental preferences in the cave environment. However, in the epigeal environment *Hexacylloepus* sp. and *Heterelmis* sp. body sizes overlap, most likely because there is no competition facing the abundance of trophic resources. According to RLQ analysis the species distribution does not occur as a function of the functional attributes. However, the fourth-corner analysis demonstrated that some functional attributes of the aquatic insect assembly were significantly related to environmental variables. Functional diversity (α) in the hypogean environment (38.3) was lower than in the epigeal (57.8). Such differences between the epigeal and hypogean environments demonstrate that the cave environment acts as an environmental filter, drastically reducing functions in the subterranean environment. Results such as these demonstrate that the dynamics of the aquatic insect assembly in the subterranean environment is distinct from the epigeal, so understanding the peculiarities of the cave environment is extremely useful for mitigation and conservation actions of these environments.

Keywords: Aquatic insects. Body size. Competition. Limiting similarity. Physical habitat.

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	12
1	APRESENTAÇÃO	12
2	REFERÊNCIAL TEÓRICO	12
2.1	Relevos cársticos	12
2.2	Ambientes subterrâneos	13
2.3	Fauna cavernícola	13
2.4	Águas subterrâneas	14
2.5	Cenário espeleológico e ameaças aos ambientes cavernícolas no Brasil	15
2.6	Legislação espeleológica brasileira	16
3	CONCLUSÕES	17
	REFERÊNCIAS	17
	SEGUNDA PARTE - ARTIGOS	20
	ARTIGO 1: FATORES AMBIENTAIS QUE ESTRUTURAM A ASSEMBLEIA DE INSETOS AQUÁTICOS EM UM RIO CÁRSTICO NEOTROPICAL	21
	ARTIGO 2: SIMILARIDADE LIMITANTE EM ECOSISTEMAS CAVERNÍCOLAS: Diferenciação de nicho em Elmidae (Coleoptera) em ambiente epígeo e hipógeo	44
	ARTIGO 3: A CAVERNA SELECIONA ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE INSETOS AQUÁTICOS?	63

PRIMEIRA PARTE

1 APRESENTAÇÃO

A dissertação foi dividida em duas partes, a primeira contendo referencial teórico, na qual é realizada a contextualização do ambiente cavernícola e sua fauna. Aborda-se também o tema águas subterrâneas, suas principais ameaças, legislação e espeleologia no Brasil, e por fim os resultados gerais do presente estudo.

A segunda parte é composta por três artigos, que utilizaram como dados os insetos aquáticos coletados em um trecho epígeo e hipógeo do rio Pai João, localizado no Parque Estadual da Lapa Grande, Montes Claros-MG. O primeiro artigo é uma caracterização da assembleia de insetos aquáticos no ambiente subterrâneo e epígeo, nele avaliou-se quais as variáveis estruturam a assembleia. O segundo artigo teve por objetivo verificar se há diferença no tamanho corporal entre indivíduos de *Hexacylloepus* sp. e *Heterelmis* sp. dos ambientes epígeo e hipógeo, em função da competição. O objetivo do terceiro artigo foi verificar se o ambiente cavernícola funciona como um filtro na seleção de atributos funcionais de insetos aquáticos, bem como verificar a diferença de atributos funcionais entre os ambientes.

2 REFERÊNCIAL TEÓRICO

2.1 Relevos cársticos:

O carste é uma típica paisagem que ocorre em rochas carbonáticas (e.g. calcário e dolomito) cuja formação se dá basicamente pela ação da água. As características básicas de tais regiões são; presença de depressões no terreno (dolinas), cavernas, nascentes em torno de áreas periféricas às essas regiões e rios que submergem (Gilli, 2011). Embora o relevo cárstico ocorra primariamente em rochas de fácil solubilização, é possível verificar feições similares em rochas menos solúveis como quartzito, granito, e outras (Gibert et al., 1994; Gillieson, 1996; Kohler, 2001). Mais de 15% da superfície do planeta livre de gelo é formado por áreas cársticas (Ford & Williams, 2007; Gilli, 2011).

A formação de cavernas e canais é um resultado direto da dissolução química das rochas carbonáticas (Milanović, 2005), devido à alta solubilidade e porosidade de suas rochas (Ford & Williams, 2007). A permeabilidade das rochas encontradas em áreas cársticas permite a formação de grandes aquíferos, cuja importância ecossistêmica e econômica é enorme, visto que 20 a 30% da população mundial dependem quase ou inteiramente de água obtida do subterrâneo (Ford & Williams, 2007).

2.2 Ambientes subterrâneos:

Uma característica marcante do ambiente subterrâneo é a ausência de luz, fato esse que leva à restrição de recursos, visto que organismos autotróficos são virtualmente inexistentes (com raras exceções) nas áreas afóticas (Culver e Pipan, 2009). Diante disso, a ausência de autótrofos leva o ambiente à condição de oligotrofia (Ferreira, 2004), que por sua vez restringe a ocorrência de organismos, além de modelar biológica e ecologicamente os organismos que ocorrem em tais ambientes. Portanto, o ambiente hipógeo é basicamente composto por organismos detritívoros e predadores (Gnaspini-Neto, 1989).

Ambientes subterrâneos apresentam temperaturas estáveis e alta umidade quando comparado com ambiente externo (Hüppop, 2005; Romero, 2009; Culver & Pipan, 2009). Contudo, a estabilidade do espeleoclima não é homogênea ao longo da caverna, visto que a partir da entrada nota-se um gradiente de decréscimo da luz e aumento da estabilidade ambiental (Howarth, 1983). Segundo Romero (2009) é possível detectar essa variação ambiental com o uso de instrumentos que medem múltiplos parâmetros. Assim sendo, tais condições sofrem alterações no tempo e no espaço e dependem de fatores como dimensão da caverna, morfologia e localização.

O ambiente hipógeo não é um sistema fechado, pois se verifica uma constante troca de energia com o meio epígeo, o que o caracteriza como altamente dependente do ambiente externo, sendo muitas vezes a matéria orgânica totalmente de origem alóctone (Howarth, 1983). A entrada de matéria orgânica no ambiente subterrâneo pode ocorrer através do rio, água de percolação do solo e epicarste ou mesmo pelo movimento de animais que regularmente entram e saem da caverna (e.g. morcego e grilos) (Simom et al., 2007).

2.3 Fauna cavernícola:

Diante de um ambiente cujas características são muito restritivas, a sobrevivência dos organismos é dependente de pré-adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais. Diante disso, Holsinger & Culver (1988) modificaram o sistema criado por Schiner & Rachovizta (1907) a fim de classificar os organismos de acordo com especializações morfológicas ao ambiente subterrâneo. Essa classificação distingue três categorias de organismos, sendo eles:

1. Troglóxenos: organismos que não conseguem completar o ciclo de vida no interior da caverna. No ambiente cavernícola são comuns nas áreas de entrada, sendo importante agente de importação de matéria orgânica.

2. Troglófilos: organismos que conseguem completar o ciclo de vida no interior e/ou exterior da caverna. No ambiente epígeo tais organismos são encontrados em locais úmidos e sombreados.
3. Troglóbio: são espécies que ocorrem restritamente em ambiente hipógeos. Apresentam inúmeras especializações morfológicas, tais como; redução ocular, despigmentação e aumento de apêndices, além de apresentarem especializações comportamentais e fisiológicas.

Além destas categorias ainda existe, como proposto por Laruth (1939), o acidental, que são organismos que não possuem nenhuma especialização ao ambiente subterrâneo e que possivelmente, caso não consigam sair do meio hipógeo, morrerão e servirão de importante fonte de alimento para outros organismos.

2.4 Águas subterrâneas:

Devido à porosidade das áreas cársticas é comum nesse tipo de paisagem a formação de aquíferos. Tais regiões permitem o desenvolvimento de ecossistemas complexos, cujas espécies geralmente são adaptadas às pressões do meio em diferentes graus, devido a uma variedade de nichos disponíveis (Humphreys, 2009).

A água atmosférica ao precipitar entra em contato com a superfície e infiltra no solo, preenche vazios da rocha formando zonas saturadas de água e muitas vezes formam grandes reservas de água doce (Danielopol et al., 2003). Portanto, águas subterrâneas são importantes componentes do ciclo hidrológico. Além de fonte de água fornecem também serviços essenciais à humanidade e aos ecossistemas que deles dependem (Danielopol, 2000, Danielopol et al., 2003; Griebler & Avramov, 2015), como banhado, rios, sistemas cavernícolas, ecossistemas ripários e estuários bem como toda a biota dele dependente (Evans & Clifton, 2001; Boulton, 2005; Griebler & Avramov, 2015)

Aquíferos cársticos captam água via infiltração difusa e pontos concentrados de recarga como dolinas e sumidouros (Kovacic, 2003). Tais aquíferos diferem dos demais por apresentarem alta conexão com águas superficiais. Através de inúmeros condutos presentes nas rochas a matéria orgânica de águas superficiais acessa o ambiente subterrâneo (White, 2005). O aquífero é muito similar ao sistema hidrológico superficial, visto que pequenos rios convergem à jusante na bacia hidrográfica seguindo juntos com proporções maiores (Gilli, 2011).

Águas subterrâneas abrigam fauna e microrganismos são bastante peculiares e muitas vezes desconhecidos pela ciência. Essa diversidade tem potencial para o uso como indicador

da integridade e *status* do ecossistema por participarem de processos fundamentais que ocorrem nos aquíferos (Griebler et al. 2010).

Em ambientes subterrâneos existem inúmeros organismos que ocorrem exclusivamente em águas subterrâneas, conhecidos como estigóbios. Tais organismos apresentam características bastante peculiares, como maturidade tardia, longevidade e prole menor. (Gilbert et al., 1994). Tais organismos desempenham importantes funções no ambiente e são fundamentais à manutenção da saúde ambiental desses ambientes. Microrganismos presentes em águas subterrâneas participam do *turnover* de energia e matéria. (Danielopol et al., 2003).

É importante ressaltar que a poluição das águas subterrâneas é considerada uma das maiores ameaças à biodiversidade subterrânea e ao fornecimento de água potável (Danielopol et al., 2003; Boulton, 2005). Mesmo diante da importância desse ecossistema, os estudos são escassos e na sua maioria realizados em clima temperado.

2.5 Cenário espeleológico e ameaças aos ambientes cavernícolas no Brasil:

Estima-se que no Brasil as áreas cársticas perfazem 190.000 km² (Auler et al., 2001). De acordo com Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas (CECAV/IBAMA), o Brasil apresenta um total de 15850 cavernas cadastradas. Contudo, segundo Auler et al., (2001), devido à extensão da área cárstica brasileira é possível que no Brasil exista mais de 100.000 cavernas.

Mesmo diante da importância que as áreas cársticas têm sob o ponto de vista ecológico, as principais ameaças que ocorrem sob estas áreas são oriundas de impactos antrópicos tais como desmatamento, agricultura, mineração, turismo, poluição e extração de água (Murray & Kuns, 2005; Ford & Williams, 2007; Souza-Silva, 2008; Gilli, 2011, Auler & Piló, 2011).

O desmatamento na região de entorno de uma cavidade, geralmente diminui o aporte de recursos para o interior da caverna. Além disso, pode trazer consequências ao espeleoclima, como o aumento da temperatura e umidade nos primeiros metros da entrada (Simões et al., 2012). Outras fontes comuns de impacto são: o esgoto doméstico, os resíduos industriais, pesticidas e herbicidas que ao serem carreados para águas subterrâneas podem exterminar a biota ou mesmo favorecer espécies mais tolerantes (Gillieson, 1996).

2.6 Legislação espeleológica brasileira:

A constituição de 1988 considera as cavidades naturais como bens da união e reconhece o valor cultural destes ambientes. O decreto 99.556 de 1990 previa a proteção integral das cavidades naturais, a fim de permitir estudos e pesquisas científicas, além de atividades culturais. Embora, as cavidades fossem legal e integralmente protegidas, o que observava eram ações em discordância com a lei, visto que inúmeras cavidades com importância histórica, paleontológica e ecológica foram suprimidas para fins minerários.

Diante disso, a fim de permitir a conservação e uso econômico das cavidades em consonância com o desenvolvimento econômico do país, no ano de 2008 o decreto 6.640/2008 é lançado. O decreto dispõe sobre a proteção de cavidades no território brasileiro e prevê proteção integral de cavidades naturais de máxima relevância. Para tal é necessário que a cavidade se enquadre em alguns requisitos, tais como; abrigo para espécies ameaçadas de extinção, destacada relevância histórica e religiosa, habitat de troglóbio raro, entre outros. O decreto significou um grande avanço à legislação espeleológica, visto que em caso de supressão de uma cavidade de grau alto de relevância, o empreendedor deve garantir através de medida compensatória, a preservação de duas cavidades naturais com o mesmo grau de relevância. Além disso, o decreto ao permitir o uso das cavidades naturais obriga o empreendedor a realizar estudos de impacto ambiental. O principal objetivo dos estudos é levantar dados biológicos, ecológicos e geológicos, bem como mensurar os possíveis impactos que o empreendimento terá sob a paisagem e comunidade do entorno. Somente após a implantação desse instrumento legal foi possível aumentar o conhecimento destes ambientes únicos.

Após o lançamento do decreto 6640/2008, que já mencionava a categorização em graus de relevância das cavidades naturais, a Instrução Normativa nº2 de 2009 veio para dispor sobre as normas da classificação das cavidades, instrumento esse que facilita a categorização das cavidades.

No ano de 2009 o Ministério do Meio Ambiente lança a portaria de 358/2009 que institui o Programa Nacional de Conservação do Patrimônio Espeleológico, cujo objetivo é desenvolver estratégia nacional de conservação e uso sustentável do patrimônio espeleológico brasileiro. No mesmo ano o Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade lança a portaria que cria o Centro Nacional de Pesquisas e Conservação de Cavernas, cujo principal objetivo é realizar pesquisas científicas e ações de manejo para conservação destes ambientes.

Diante dos inúmeros avanços dos dispositivos legais no âmbito da proteção espeleológica ainda é possível apontar inúmeras carências, visto que a legislação de que trata

de águas subterrâneas, bem como a biota desse ambiente ainda é incipiente. Basicamente a legislação de águas subterrâneas relaciona-se ao uso de água mineral (Decreto nº 7.841, de 1945), inúmeras outras leis apenas fazem menção a esse ecossistema.

Nos últimos anos, diante da crise hídrica que inúmeras cidades brasileiras têm vivenciado, o uso de água subterrânea tem aumentado enormemente. Isso por sua vez ressalta a necessidade de estudar esse ecossistema, a fim de melhor compreendê-lo e conseqüentemente gerar subsídios, por meios legais, para sua proteção e conservação.

3 CONCLUSÕES

O presente estudo verificou que a composição do ambiente hipógeo bem como a riqueza e abundância são distintas do epígeo. Observou-se também que os organismos de *Hexacyllopeus* sp. e *Heterelmis* sp. apresentaram diferença do tamanho corporal no ambiente hipógeo, muito provavelmente em função da redução do recurso trófico, que por sua vez aumenta a pressão competitiva entre os organismos. Além da diferenciação do tamanho corporal, os organismos também evitaram a competição através da segregação espacial e redução da sobreposição de nicho, por meio de modificação das preferências ambientais. Embora o ambiente subterrâneo seja um forte filtro ambiental, ele não foi capaz de selecionar atributos funcionais uma vez que a assembleia hipógea é uma subamostra da assembleia do ambiente epígeo.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. et al. **Köppen's climate classification map for Brazil**. Meteorologische Zeitschrift. v. 22, n. 6, p. 711–728. 2014.
- AULER, A; RUBBIOLI, E.; BRANDI, R. **As grandes cavernas do Brasil**. Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas. Belo Horizonte, 2001.
- BOULTON, A. J. **Chances and challenges in the conservation of groundwaters and their dependent ecosystems**. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. v. 15, p. 319–323. 2005.
- BRASIL. **Decreto nº 6.640, de 7 de Novembro de 2008**.
- BRASIL. **Decreto nº 7.841, de 8 de Agosto de 1945**.
- BRASIL. **Decreto nº 99.556, de 1º de Outubro de 1990**.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Instrução Normativa nº 2, de 20 de agosto de 2009**.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Portaria nº 358, de 30 de Setembro 2009.

- CULVER, C. D.; PIPAN, T. **The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats**. New York: Oxford, 2009. 273p.
- DANIELOPOL, D. L. et al. **Present state and future prospects for groundwater ecosystems**. *Environmental Conservation*, v. 30, n. 2, p. 104-130, 2003.
- DANIELOPOL, D.L.; POSPISIL, P.; ROUCH, R. **Biodiversity in groundwater: a large-scale view**. *Trends Ecology & Evolution*. Mondsee, v.15, n. 6, p. 223–224, 2000.
- EVANS, R.; CLIFTON, C. **Environmental Water Requirements to Maintain Groundwater Dependent Ecosystems**. Environment Australia: Canberra. 2001.
- FERREIRA, R.L. **A medidade de complexidade e suas aplicações na conservação e manejo de ecossistemas subterrâneos**. Tese apresentada ao programa de pós-graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte Minas Gerais, Brasil, 2004. 158p.
- FORD, D.; WILLIAMS, P. **Karst Hydrogeology and Geomorphology**. England: John Wiley & Sons, 2007. 578p.
- GIBERT, J. et al. **Attributes of Groundwater Ecosystems and Prospects for Research**. In: Gibert, J.; Danielopol, D.L.; Stanford, A, J. *Groundwater Ecology*. California: Academic Press Limited, 1994. 562pp.
- GILLI, E. **Karstology: karsts, caves and springs**. Dunod: Paris, 2011, 256 p.
- GILLIESON, D.S. **Caves: processes, development and management**. Malden: Blackwell Publishers, 1996. 324p.
- GNASPINI-NETO, P. **Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil: primeira aproximação**. *Revista Brasileira de Entomologia*. São Paulo, v. 33, n.2, p. 183-192, 1989.
- GRIEBLER, C.; AVRAMOV, M. **Groundwater ecosystem services: a review**. *Freshwater Science*. v. 34, n. 1, p. 355-367. 2015.
- GRIEBLER, C. et al. **Ecological assessment of groundwater ecosystems—vision or illusion?** *Ecological Engineering*. v. 36, p.1174–1190. 2010.
- HOFFMANN, P. P. **Caracterização de fragmentos de floresta estacional decidual do Parque Estadual da Lapa Grande, Montes Claros, MG**. Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado em Ciências Agrárias ao programa de pós-graduação do Instituto de Ciências Agrárias/UFGM, Belo Horizonte Minas Gerais, Brasil, 2013. 78p.
- HOLSINGER, R.; CULVER, D. C. **The Invertebrate Cave Fauna of Virginia and a Part of Eastern Tennessee: Zoogeography and Ecology**. *Brimleyana*, v.14, p. 1-162.1998.
- HOWARTH, F.G. **Ecology of cave arthropods**. *Annual Review of Entomology*, v. 28, p. 365-389, 1983.
- HUMPHREYS, W. F. **Hydrogeology and groundwater ecology: Does each inform the other?** *Hydrogeology Journal*, v. 17, p. 5–21. 2009.
- HÜPPOP, K. **Adaptation to Low Food**. In: Culver, C. D & White, W. D. **Encyclopaedia of Cave**. California:Elsevier Academic Press, 2005. p.4-9.

IEF-Instituto Estadual de Florestas. **Estudo técnico para ampliação dos limites do Parque Estadual da Lapa Grande, município de Montes Claros, MG.** Belo Horizonte. 2014. 65p.

KORBEL, K. L.; LIM, R. P.; HOSE, G. C. **An inter-catchment comparison of groundwater biota in the cotton-growing region of north-western New South Wales.** *Crop & Pasture Science*, v. 64, p.1195–1208, 2013.

KOVAČIČ, G. **The Protection of Karst Aquifers: the Example of the Bistrica Karst Spring (SW Slovenia).** *Acta Carsologica*, Ljubljana, v.32, n.2, p. 219-234, 2003.

MILANOVIĆ, P.T. **Water resources engineering in karst.** New York: CRC press, 2005, 340p.

PILO, L. B.; AULER, A. Introdução à espeleologia. In: ICMBIO. **III curso de espeleologia e licenciamento ambiental.** Brasília: CECAV/ Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade 2011.197p.

ROMERO, A. **Cave Biology: Life in Darkness.** Cambridge University Press, 2009, 291p.

SIMÕES, M. H.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. **Species richness and conservation of caves in the urucuia river sub-basin, a tributary of the san francisco river: a case study in caves of Arinos, Minas Gerais, Brazil.** *Revista Brasileira de Espeleologia*, v.2, n. 2, p. 1-17, 2012.

SIMON, A. K. S.; PIPAN, T.; CULVER, D.C. **A conceptual model of the flow and distribution of organic carbon in caves.** *Journal of Cave and Karst Studies*, v. 69, n. 2, p. 279–284, 2007.

SOUZA-SILVA, M. **Ecologia e conservação das comunidades de invertebrados cavernícolas na Mata Atlântica brasileira.** Tese apresentada ao programa de pós-graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte Minas Gerais, Brasil, 2008. 225p.

WHITE, W.B. **Hydrogeology of Karst Aquifers.** In: CULVER, D.C.; WHITE, W.B. *Encyclopedia of cave.* California: Elsevier Academic Press, 2005. 661p.

SEGUNDA PARTE- ARTIGOS

ARTIGO 1

FATORES AMBIENTAIS QUE ESTRUTURAM A ASSEMBLEIA DE INSETOS AQUÁTICOS EM UM RIO CÁRSTICO NEOTROPICAL

Artigo redigido conforme as normas da revista científica “Journal of Cave and Karst Studies”,
ISSN 1090-6924 (versão preliminar).

RESUMO

Embora sistemas cavernícolas sejam excelentes modelos para estudos ecológicos devido à sua estabilidade ambiental e presença de comunidades simplificadas, ainda é incipiente o conhecimento sobre como as comunidades subterrâneas são estruturadas em rios com trechos hipógeos. Portanto, o presente estudo objetivou identificar quais variáveis estruturam a assembleia de insetos aquáticos no ambiente subterrâneo, além de identificar se a assembleia de insetos aquáticos do epígeo estrutura-se da mesma forma que a hipógea. Objetivou-se também identificar se as restrições ambientais causadas pelo habitat subterrâneo causam redução na riqueza e abundância das espécies. Para tal amostrou-se um trecho de 345m do rio Pai João, no Parque Estadual da Lapa Grande, Montes Claros- MG, utilizando-se da rede surber para coleta de insetos aquáticos. Realizou-se o GLM para identificar as eventuais relações entre variáveis ambientais e a riqueza. A fim de verificar diferenças entre os insetos aquáticos dos dois ambientes utilizou-se o n-MDS. O DistLM foi utilizado para identificar quais variáveis estruturam a assembleia no ambiente epígeo e hipógeo. O GLM demonstrou a relação positiva e significativa da riqueza com as variáveis: porcentagem de imersão, substrato fino e matéria orgânica, além de relação negativa com a condutividade. O n-MDS demonstrou a existência de uma diferença significativa entre os ambientes epígeo e hipógeo. O modelo gerado pelo DistLM, que melhor explicou a estrutura da assembleia incluiu as variáveis condutividade, temperatura e porcentagem de substrato fino. Os resultados do presente estudo demonstram que os insetos aquáticos dos ambientes epígeo e hipógeo apresentam estruturas distintas e, portanto, é fundamental que medidas de manejo em regiões cársticas levem em consideração a descontinuidade da comunidade dos rios destas regiões.

Palavras chaves: Insetos aquáticos, habitat físico, predação, caverna.

ABSTRACT

Although cave systems are excellent models for ecological studies due to their environmental stability and the presence of simplified communities, knowledge about how the subterranean communities are structured in rivers with hypogean stretches is still incipient. Therefore, this study aimed to identify which variables structure the aquatic insect's assembly in the subterranean environment, and identify if the epigeal aquatic insect's assembly is structured similarly to the hypogean. We also sought to identify whether environmental restrictions caused by the subterranean cave habitat cause reduction in the species richness and abundance. For that, we sampled a 345m stretch of the Pai João river in the Lapa Grande State Park, Montes Claros, MG, using a Surber net to collect aquatic insects. A GLM was used to identify possible links between environmental variables and richness. In order to verify differences between the aquatic insect's assembly of the two environments we used the n-MDS. The DistLM was used to identify which variables structure the community in epigeal and hypogean environment. The GLM showed a positive and significant relation between richness and the variables: immersion percentage, fine substrate and organic matter, and negative relation with the conductivity. The n-MDS demonstrated the existence of a significant difference between the epigeal and hypogean environments. The model generated by DistLM that best explained the assembly structure included the variables conductivity, temperature and percentage of thin substrate. The results of this study demonstrate that communities of epigeal and hypogean environments have different structures, therefore it is essential that management practices in karst regions also consider the discontinuity of river communities in these regions.

Keywords: Aquatic insects, physical habitat, predator, caves.

INTRODUÇÃO

O ecossistema cavernícola impõe uma descontinuidade ao longo de um contínuo ecológico em um sistema lótico, uma vez que a ausência permanente de luz torna-o inóspito, impossibilitando a ocorrência de produtividade primária (Venarsky et al., 2014), com raras exceções. Diante disso, os ecossistemas cavernícolas são quase sempre dependentes de matéria orgânica alóctone (Gillieson 1996; Simon et al., 2003).

Rios presentes em regiões cársticas são importantes veiculadores de recursos tróficos da superfície para águas subterrâneas. Nestes ambientes, assim como nos epígeos, fatores que determinam a distribuição e transformação de detritos podem influenciar a estrutura e função das comunidades, uma vez que o ambiente tende à oligotrofia (Simon & Benfield, 2001). Segundo Gillieson (1996) a biota cavernícola é extremamente sensível às alterações nos recursos e, portanto, apresentam baixa resiliência em face às mudanças ambientais. Além disso, a alta permeabilidade dos sistemas cársticos leva com rapidez a poluição ao subterrâneo (Ford & Willians, 2007), conferindo aos organismos deste ambiente um grau elevado de ameaça.

Diferentes fatores físico-químicos e biológicos de rios e riachos são reflexos da bacia de drenagem que percorrem (Hynes, 1975). De acordo com o conceito do *rio contínuo*, da cabeceira à foz observa-se um gradiente de condições físicas (Vannote et al., 1980). Esse conceito assume, portanto, que a estrutura e a função de um segmento do rio será bastante semelhante ao segmento adjacente. Contudo, a visão descontínua do rio, que o analisa em escalas menores, demonstra que embora os segmentos estejam longitudinalmente ligados, cada trecho da rede de drenagem é dinâmico e único ao longo do tempo (Polle, 2002). Essa visão se dá, porém, em função da alteração causada por tributários, que modificam o volume d'água, características do leito, profundidade, dentre outros. Essas alterações também modificam a comunidade aquática, além de criarem lacunas na sucessão da fauna à jusante (Rice et al., 2001). Embora esse conceito leve em consideração somente rios epígeos, é possível utilizá-lo para analisar a descontinuidade causada por trechos subterrâneos, que também modificam drasticamente características ambientais, biológicas e ecológicas.

Inúmeros trabalhos reconhecem a importância do habitat físico na riqueza e abundância de espécies aquáticas (e.g. Poff, 1997; Therriault & Kolasa, 1999; Lammert & Allan, 1999; Simpson et al., 2014). As características espaciais e temporais do ambiente físico podem predeterminar o tipo e o alcance da resposta ecológica diante de distúrbios naturais e antrópicos (Poff & Ward, 1990).

Os ambientes subterrâneos apresentam inúmeras restrições ambientais, de modo que são usualmente caracterizados como ambientes severos (Romero, 2009). Portanto, a presença de um trecho subterrâneo é uma oportunidade única para investigar a estruturação da assembleia frente às mudanças naturais abruptas, sendo portanto, modelos úteis para estudar o efeito de alterações de recursos e habitat físico sob uma dada assembleia.

No entanto, o conhecimento sobre a estruturação de insetos aquáticos em ambientes cavernícolas ainda é incipiente, diante da quase inexistência de trabalhos que exploram os mecanismos que estruturam essas assembleias sob tais condições (e.g. Taylor et al., 2012). Compreender, por exemplo, a estruturação de uma assembleia frente à variação ambiental natural subsidia, com informações preciosas, a tomada de decisões em ações de manejo, bem como possibilita prever alterações na biota frente às mudanças antrópicas.

Diante disso, o objetivo do presente estudo foi verificar quais variáveis estruturam os insetos aquáticos no ambiente epígeo e hipógeo, bem como verificar se as alterações ambientais impostas pelo trecho subterrâneo causam redução na riqueza e abundância.

METODOLOGIA

Área de estudo

O trecho do rio amostrado localiza-se dentro do Parque Estadual da Lapa Grande (PELG) que abrange 7,6 mil hectares do município de Montes Claros (IEF, 2014). A região de Montes Claros encontra-se sob a unidade geológica Grupo Bambuí, que data do proterozoico superior (Martínez, 2007). Segundo Alvares (2014) o clima da região é classificado como tropical com verão seco (As), com precipitação do mês mais seco em torno de 25 mm e temperatura no mês mais frio aproximadamente 18°C.

O PELG encontra-se sob domínio do bioma Cerrado, cuja importância biológica é enorme em virtude do alto endemismo (Myers et al., 2000). A formação florestal predominante no parque é a Mata Seca, típica de afloramentos rochosos e solos de origem calcária (Ribeiro & Walter 2008).

A área amostrada compreendeu um trecho epígeo e hipógeo do rio Pai João que, embora sofra pressão fora dos limites do parque, apresenta-se em bom estado de conservação. A região hipógea insere-se na caverna Boqueirão da Nascente (Lat 16.712645 Long: 43.941671), cuja extensão linear é de 620 m e desnível de 4,5m, o trecho subterrâneo amostrado encontra-se à montante em relação ao trecho epígeo (Fig. 1).

Coleta de dados

Macroinvertebrados bentônicos

Amostrou-se um trecho de 345m do rio Pai João, distribuídos em 23 unidades amostrais, dispostas a cada 15m em um único evento amostral (Agosto 2015) no período de seca. Estabeleceram-se 11 pontos na região epígea (jusante), 11 na região hipógea (montante) e um na região ecotonal, a fim de amostrar o gradiente ambiental, cuja coleta ocorreu no sentido jusante-montante.

Os espécimes foram coletados com auxílio da rede Surber (250 mm x 250 mm, malha de 250 µm). Em cada ponto amostral foram coletadas três sub-amostras (totalizando 69). A amostragem foi realizada com o cuidado de se coletar em todos os micro-habitats possíveis.

O material coletado foi lavado e filtrado em campo, com o intuito de retirar substrato não orgânico. Após esse processo o material foi etiquetado e armazenado em potes plásticos e preservado em álcool (70%) para posterior identificação. Os espécimes coletados foram triados com auxílio de estereomicroscópio (modelo Zeiss Stemi 2000) no Centro de Estudo em Biologia Subterrânea (CEBS) da Universidade Federal de Lavras (UFLA) e identificados no menor nível taxonômico possível, com auxílio de chaves de identificação (Pescador et al., 2004; Souza et al. 2007; Calor, 2007; Pinho 2008; Merrit et al., 2008; Segura et al., 2011; Segura et al., 2013, Hamada et al., 2014).

Variáveis físico-químicas

As variáveis oxigênio, condutividade, turbidez, pH e temperatura foram medidas em cada um dos 23 três pontos amostrais, antes da coleta biológica e física, com auxílio da sonda multiparâmetro Horiba U50.

Aplicou-se o protocolo de Peck et al. 2006, simplificado, para caracterizar o substrato (madeira, raízes, depósito de folha, rocha matriz, pedra grande, bloco, pedregulho, cascalho grosso, cascalho fino, silte, argila e argila sedimentada). Cada transecto foi subdividido em cinco pontos, equidistantes, nos quais se realizou medições de profundidade e caracterização do substrato. A cobertura do dossel foi medida com o auxílio do densiômetro, com o qual se realizou quatro medidas do dossel no centro do transecto (centro jusante, centro montante, centro direita e centro esquerda) e duas medidas nas margens do transecto. Além disso, parâmetros como profundidade, inclinação das margens, sinuosidade e declividade do canal também foram medidos (Fig. 1).

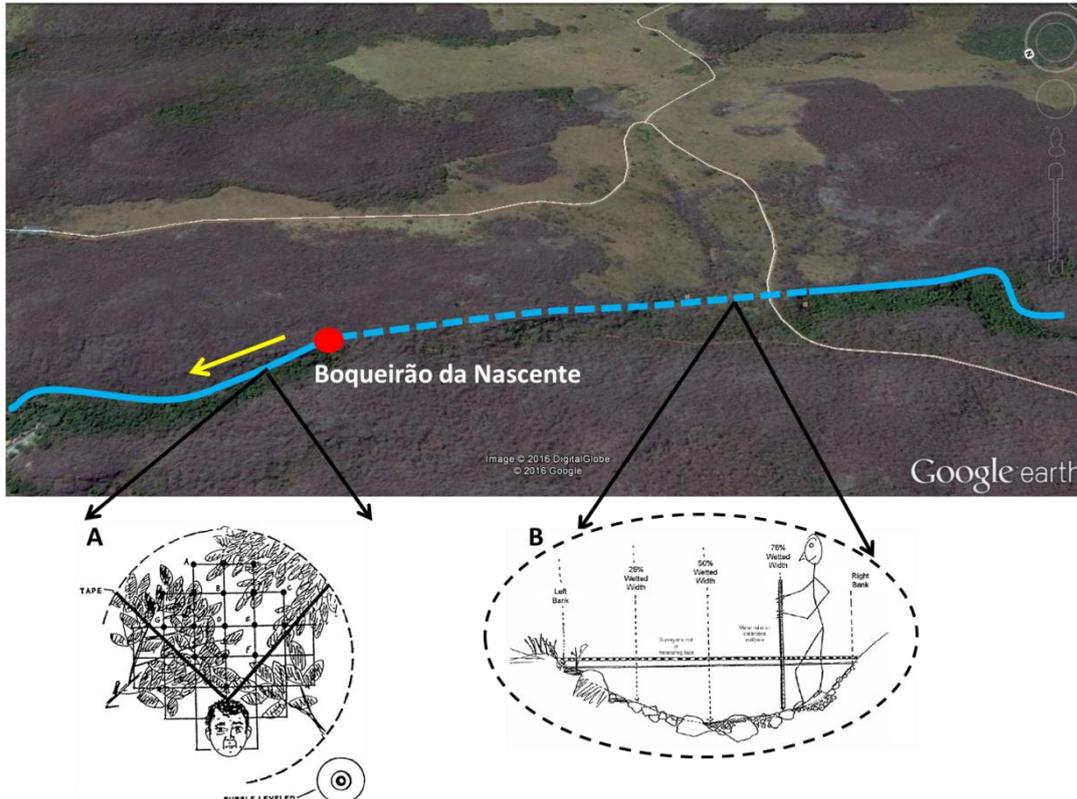


Figura 1: Imagem de satélite da região amostrada, o ponto vermelho a entrada da caverna demonstrando o esquema de medidas realizadas para coleta de variáveis físicas em 23 pontos amostrais, de acordo com o protocolo de hábitat físico (figura adaptada de Peck et al. 2006). Figuras A demonstra medidas realizadas nas seções hipógeas e epígeas. B demonstra medidas da cobertura do dossel com auxílio do densiômetro na região epígea.

Análise de dados

Utilizou-se a análise de Man-Witney para verificar se as variáveis ambientais, riqueza e abundância diferiram significativamente entre os ambientes. Realizou-se também a análise de Modelo Linear Generalizado (GLM) com intuito de verificar a eventual relação entre riqueza e variáveis ambientais. Realizou-se também a análise de similaridade entre os ambientes em relação ao ponto epígeo mais distante da entrada da caverna, bem como do hipógeo em relação à entrada, a fim de verificar se há redução na similaridade em função da distância do centro desta região ecotonal. Todas as análises foram realizadas utilizando-se do programa Statistica 7.

A fim de realizar o DistLM (Modelo Baseado em Distância Linear), selecionou-se variáveis com maior poder de explicação, sendo que aquelas que apresentaram mais de 70% de correlação foram eliminadas. Posteriormente realizou-se a análise de componentes principais (PCA), que possibilitou a exclusão de variáveis que apresentaram baixa ou

nenhuma correlação com o eixo 1. A fim de verificar quais variáveis melhor explicaram a composição da fauna entre os transectos, realizou-se a análise de DistLM para o ambiente epígeo e hipógeo, excluindo-se a região de écotone. Realizou-se também o DistLM para todos ambientes conjuntamente. As análises foram realizadas utilizando-se do método *forward* e critério de seleção de r^2 ajustado, cujas variáveis com maior poder explicativo são selecionadas e adicionadas uma a uma em ordem de importância. A significância do modelo é dada a cada inclusão de uma variável (Anderson et al. 2008), o que possibilita a escolha do modelo com maior poder explicativo.

A fim de ordenar e comparar a composição da fauna de macroinvertebrados bentônicos entre os ambientes realizou-se a análise de n-MDS (Análise multidimensional não métrica), utilizando como fator (variável categórica) o ambiente epígeo, hipógeo e ecótono. Com o intuito de verificar se os grupos formados diferiram significativamente realizou-se a análise de ANOSIM (Análise de Similaridade). As análises foram realizadas através do software Primer 6.

RESULTADOS

Coletou-se um total de 1566 indivíduos, dos quais 1458 foram encontrados no ambiente epígeo, 100 no meio hipógeo e 8 na região ecotonal (entrada) distribuídas em 8 ordens, 34 famílias e 102 gêneros (APÊNDICE A). Do montante amostrado, 97 gêneros ocorreram no ambiente epígeo, 21 no hipógeo e 5 na entrada. Diptera foi a ordem mais abundante (1163 indivíduos) e rica (49 gêneros), representando 74,3% dos organismos coletados. No ambiente epígeo, a família Chironomidae apresentou um total de 736 indivíduos (46 gêneros) seguida por Ceratopogonidae, cuja abundância foi de 378 indivíduos. No ambiente hipógeo, contudo, a abundância da família Ceratopogonidae e Chironomidae restringiu-se a 40 e 39 indivíduos (14 gêneros), respectivamente.

Segundo a análise de Mann-Witney U as seguintes variáveis demonstraram diferenças significativas entre os ambientes epígeo e hipógeo: pH (MW- $U_{(1;22)} = 7.1371$; $p=0.0076$), condutividade (MW- $U_{(1;22)} = 13.0449$; $p=0.0003$), porcentagem de cobertura de dossel (MW- $U_{(1;22)} = 18.0679$; $p = 0.00002$), profundidade média (MW- $U_{(1;22)} = 43.2627$; $p = 0.0709$), porcentagem de imersão (MW- $U_{(1;22)} = 5.3153$; $p = 0.0211$), porcentagem de substrato fino (MW- $U_{(1;22)} = 6.0557$; $p = 0.0139$), porcentagem de substrato grosso (MW- $U_{(1;22)} = 4.3688$; $p = 0.0366$) e matéria orgânica (MW- $U_{(1;22)} = 5.4341$; $p = 0.0197$) (Fig. 2).

Dentre essas variáveis, a análise de GLM demonstrou que a porcentagem de imersão ($F=4.85356$, $df=1$, $p<0.038893$), porcentagem de cobertura de dossel ($F= 25.10502$, $df=1$, $p<$

0.000058), matéria orgânica ($F=7.11093$, $df=1$, $p< 0.014437$) e porcentagem de substrato fino ($F=4.9112$ $p< 0.037861$) apresentaram relação significativamente positiva com a riqueza de espécies. Contudo, a condutividade ($F=18.19583$, $df=1$, $p<0.000344$) demonstrou relação negativa.

Observou-se também diferença significativa da riqueza entre os pontos epígeos e hipógeos (MW-U_(1;22) = 158183; $p = 0.00007$), cuja riqueza é menor no ambiente subterrâneo. A abundância apresentou o mesmo padrão, sendo significativamente maior no ambiente epígeo (MW-U_(1;22) = 158183; $p = 0.00007$) (Fig. 3).

Houve uma redução dos valores de similaridade, entre os pontos amostrais em relação ao ponto mais distante da entrada. Assim, quanto mais à montante, menores foram estes valores, culminando numa total dissimilaridade (valor igual a zero) no ponto mais interno do hipógeo, em relação ao ponto de referência epígeo (Fig.4). Todos os pontos do hipógeo demonstraram total dissimilaridade em relação ao ponto da entrada.

A análise de n-MDS evidenciou diferenças na composição de espécies entre os ambientes epígeo, hipógeo e ecotonal. O resultado do ANOSIM, baseado na matriz de similaridade, indicou diferenças significativas na composição de espécies entre os ambientes ($R=0.746$, $p=0,001$) (Fig. 5).

As variáveis analisadas pelo DistLM não foram capazes de explicar significativamente a estruturação da assembleia no ambiente epígeo e hipógeo separadamente. Contudo, quando a análise foi realizada conjuntamente para os dois ambientes, as variáveis condutividade, temperatura e porcentagem de substrato fino explicaram 23,3% da estrutura da assembleia (Tab. 1). O gráfico (dbRDA) demonstra a explicação das variáveis, nos quais os vetores indicam tendência e força da explicação (Fig. 6).

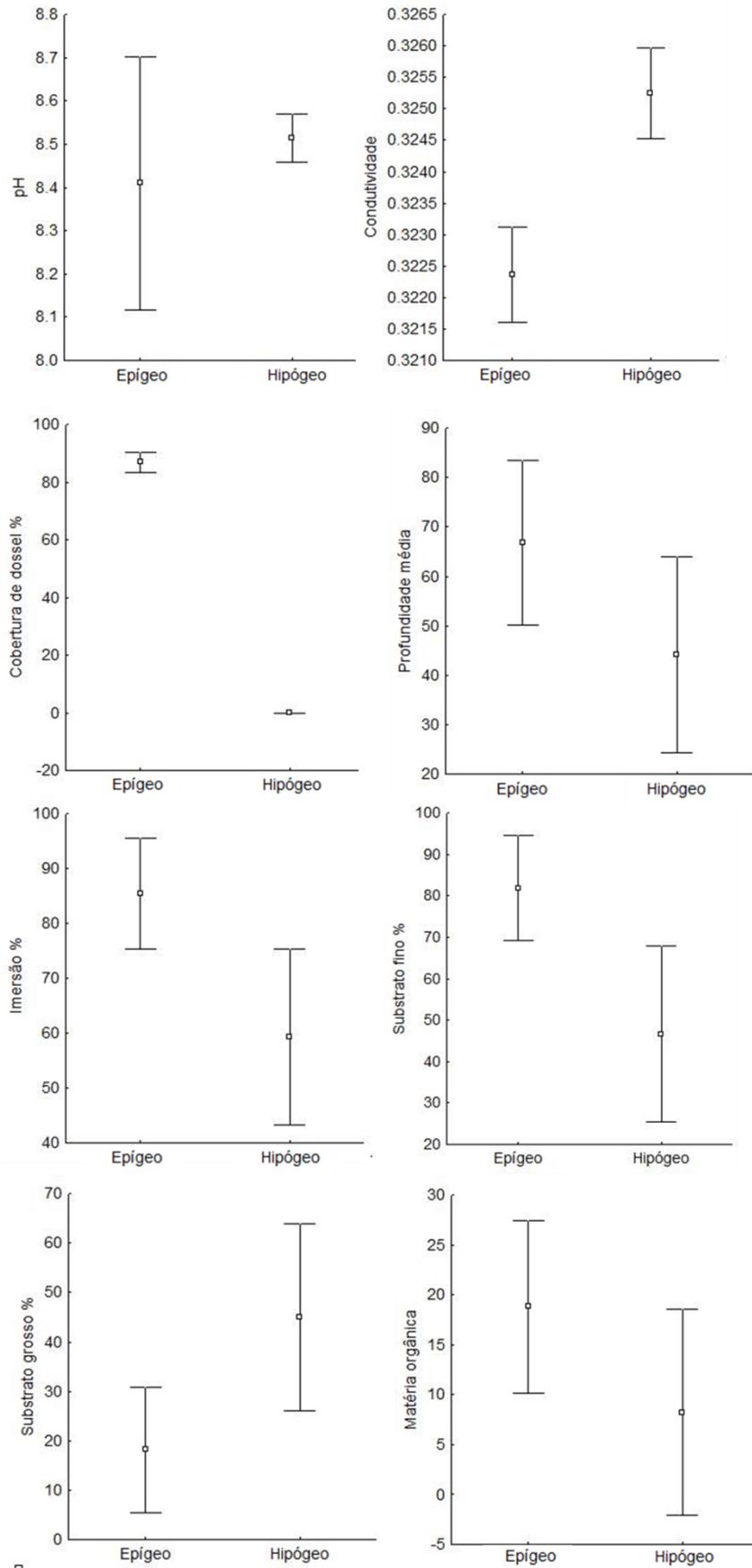


Figura 2: Variação entre os fatores ambientais do epígeo e hipógeo (□ Média \pm Média \pm 0.95 Intervalo de confiança).

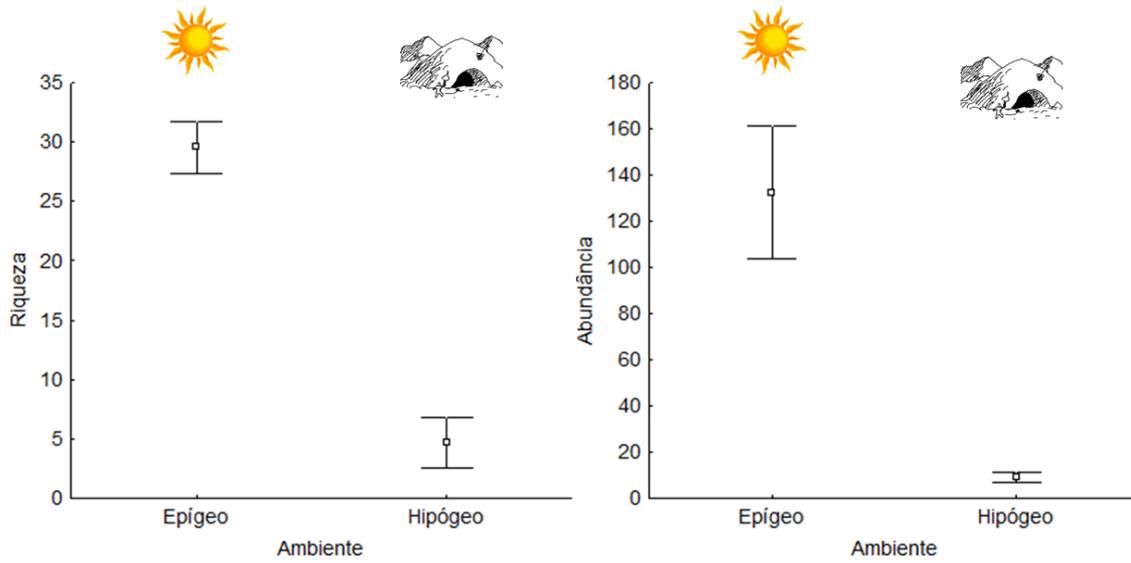


Figura 3: Diferença entre riqueza e abundância entre os ambientes epígeo e hipógeo. □ Média \pm Média \pm Erro padrão.

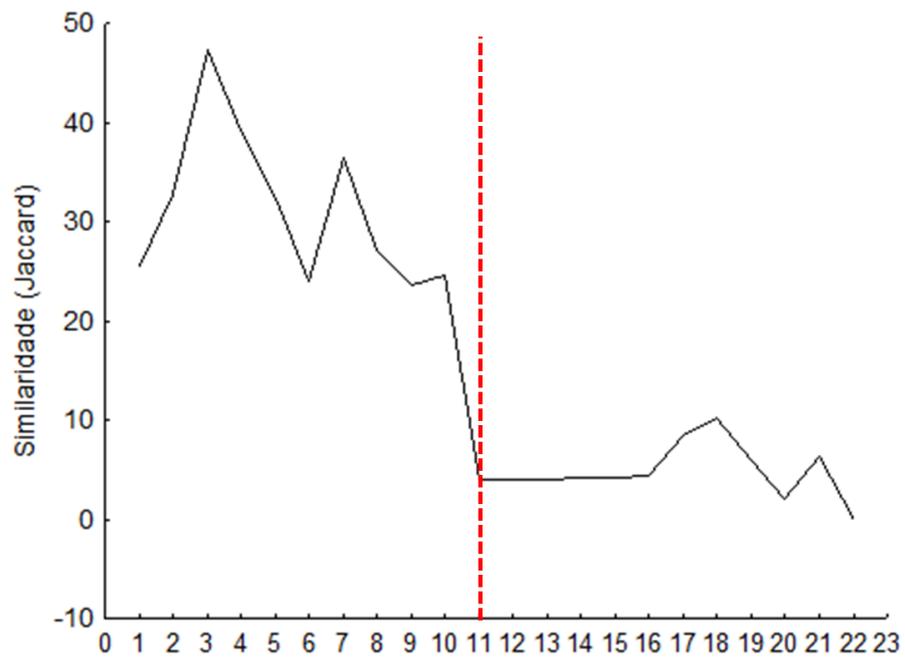


Figura 4. Similaridade dos pontos epígeos e hipógeos em relação ao transecto mais externo do epígeo (sentido: jusante-montante). A linha tracejada representa a entrada da caverna.

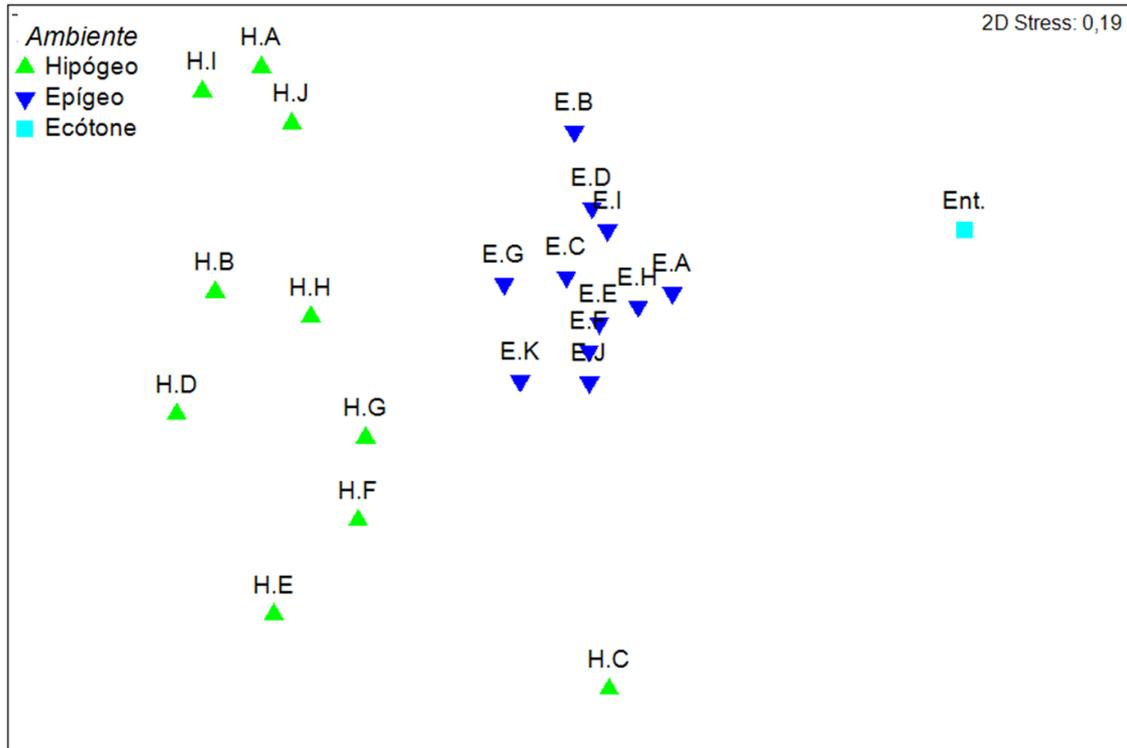


Figura 5. Ordenação da composição de espécies entre os ambientes epígeo, hipógeo e ecótone, gerada a partir da matriz de similaridade de Bray-Curtis.

Tabela 1: Variáveis que melhor explicam a composição de insetos aquáticos pela análise de DistLM.

Variável	R ² ajustado	Pseudo-F	P
Ambiente	7,03E-2	2,6635	0,001
+substrato grosso	9,0838E-2	1,4744	0,016
+% substrato fino	0,11179	1,4717	0,018

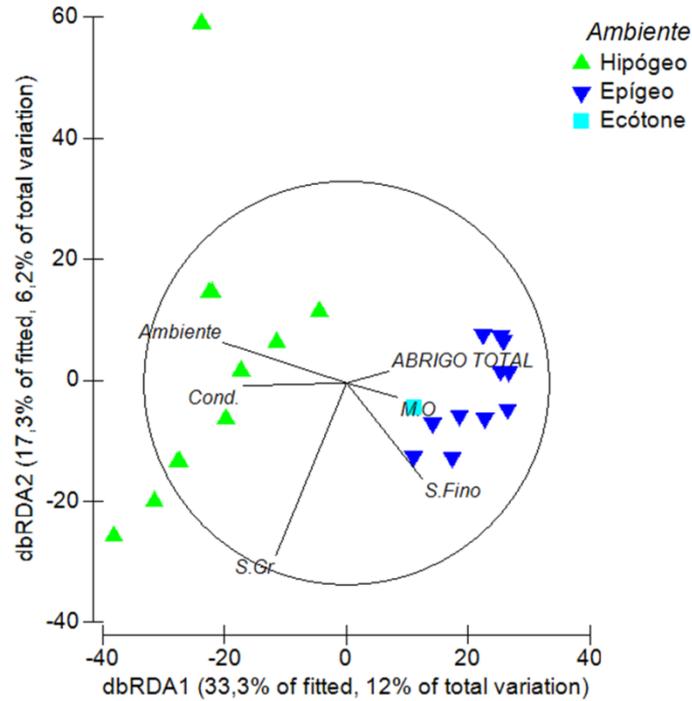


Figura 6. Influências das variáveis ambientais na composição da fauna de macroinvertebrados bentônicos nos ambientes epígeo e hipógeo. Cond. (condutividade), S.gr (% de substrato grosso), S.Fino (% de substrato fino), Pr. Méd (profundidade média), M.O (matéria orgânica) e T°C (temperatura).

DISCUSSÃO

Os resultados deste trabalho demonstraram que embora o rio seja um contínuo, o trecho subterrâneo quando comparado ao trecho epígeo apresenta características químicas, físicas e biológicas significativamente distintas. Diante disso, os organismos aquáticos respondem a essa brusca alteração ambiental através da modificação na composição, riqueza e abundância das espécies que compõem os insetos bentônicos. As modificações nos parâmetros analisados se dão em função das características hidrológicas, geológicas e pela ausência de luz que impossibilita a produtividade primária.

Vários trabalhos demonstram que as características do habitat físico determinam a composição, bem como características ecológicas da comunidade (Poff, 1997; Boyero & Bailey, 2001, Kraft et al., 2015; Milesi et al., 2016).

Os padrões de riqueza, distribuição e abundância de organismos aquáticos correlacionam-se e são fortemente afetados pela cobertura de dossel (Binckley & Resetarits Jr., 2007, Dolný et al., 2012), e conseqüentemente, a quantidade de matéria orgânica. A falta de vegetação ripária no ambiente subterrâneo reduz o aporte de recursos tróficos, o que por sua vez afeta a produtividade do ambiente resultando em uma menor abundância de

organismos. A imersão e a porcentagem de substrato fino também demonstraram relação positiva com a riqueza, uma relação que contradiz inúmeros trabalhos que afirmam que a sedimentação afeta negativamente a diversidade de invertebrados aquáticos (Henley et al., 2000; Allan, 2004; Rabení et al., 2005; Connolly et al., 2016). Contudo, segundo Rabení e colaboradores (2005) invertebrados bentônicos podem tolerar a sedimentação desde que ela não afete sua fonte de alimento ou método de aquisição de recursos. Cabe ressaltar que a maior sedimentação no ambiente externo deve-se às condições hidrológicas e não a impactos. Em períodos de chuva os pulsos de inundação no ambiente subterrâneo removem grande parte do sedimento fino e da matéria orgânica acumulada no leito do rio. Contudo, no meio epígeo os pulsos de inundação são menos intensos, uma vez que água extravasa para a área de inundação. Além disso, a vegetação ripária supre constantemente de matéria orgânica os ambientes epígeos, além de exercer grande influência nas comunidades aquáticas através de alterações do habitat e mudanças físicas e químicas da água (Souza et al., 2012).

Somente a condutividade demonstrou relação negativa com a riqueza. Essa variável reflete a quantidade de sais no ambiente aquático (íons inorgânicos tais como cálcio, sódio e magnésio) (Payakka & Prommi, 2015). Diferenças na composição e proporção de íons levam a alterações na diversidade e distribuição de organismos no ambiente (Tundisi & Tundisi, 2008). O aumento da condutividade gera um custo de ajuste homeostático sendo, portanto, negativo para os organismos (Herbst, 2001).

A diferença significativa da riqueza e abundância observada entre os ambientes demonstra que o meio hipógeo é mais restritivo e, portanto, limita a ocorrência de inúmeras espécies, bem como reduz a abundância daquelas que conseguem tolerar as pressões ambientais. A redução da riqueza e abundância no ambiente subterrâneo é, muito provavelmente, em função da redução da disponibilidade de alimento (Death, 1989), uma vez que o ambiente hipógeo apresentou significativamente menos matéria orgânica (Fig.2). Essa observação é corroborada pela relação significativa entre a riqueza e matéria orgânica, demonstrada pela análise de GLM.

A redução abrupta da similaridade entre pontos epígeos e hipógeos à medida que se afasta da entrada de uma caverna também foi observada por Prous e colaboradores (2015) para fauna terrestre. A redução da similaridade se dá em função das alterações também abruptas das variáveis ambientais, modificações estas que tornam o ambiente extremamente restritivo para a maioria das espécies que existem nos ambientes epígeos.

De acordo com Prous e colaboradores (2004) o limite de um ecótono entre sistemas epígeos e hipógeos é aquele em que a similaridade entre pares de pontos equidistantes passa a

corresponder a 0. Apesar da mudança abrupta entre os ambientes, demonstrada pelas variáveis ambientais, percebe-se que essa mudança não foi suficiente para modificar completamente a composição de insetos aquáticos, o que demonstra que todo o trecho amostrado no presente estudo faz parte do ecótono entre os sistemas subterrâneo e epígeo. Trajano e Andrade (2005) afirmam que ecótonos são áreas de maior diversidade, uma vez que apresentam espécies dos ambientes adjacentes, além de espécies exclusivas. Contudo, Hansen e colaboradores (1988) sugerem que é possível encontrar menor diversidade em ecótonos que sofram distúrbios constantes. As características hidrogeológicas do ambiente cavernícola, diante de um evento chuvoso, conferem grande aumento do volume de água e, possivelmente, resultam em um enorme distúrbio para a assembleia.

A entrada encontra-se na interseção entre os ambientes e, embora tenha apresentado similaridade com o epígeo, ela apresentou-se totalmente dissimilar em relação aos transectos hipógeos. Desta forma, os organismos que colonizam a caverna muito provavelmente percebem essa região como um ambiente totalmente distinto do subterrâneo.

Entre as variáveis analisadas pelo DistLM o ambiente, a porcentagem de substrato grosso e substrato fino explicaram significativa e conjuntamente 23,3% da composição dos insetos aquáticos. O vetor condutividade do gráfico dbRDA demonstra que a composição no ambiente hipógeo está intimamente relacionada a essa variável. A maior condutividade no meio hipógeo ocorre em função da composição química da rocha (calcária), que ao ser continuamente dissolvida pela ação da água disponibiliza íons de Ca^{+2} e, conseqüentemente aumenta a condutividade elétrica (Gillieson 1996, Zhang et al., 2010). A concentração de íons, além da faixa de tolerância, causa estresse osmótico em diversos organismos (Sutcliffe, 1984). Isso, por sua vez, traz conseqüências negativas à fauna, visto que a manutenção da homeostase diante destas condições acarreta gastos excedentes de energia (Cañedo-Argüelles et al., 2013). O número de espécies capazes de sobreviver em água doce com maior concentração de íons é baixo, portanto, a condutividade atua como uma importante força seletiva (Piscart et al., 2006).

A porcentagem de substrato fino e grosso reflete a heterogeneidade de habitat, que além de permitir que mais espécies coexistam confere às comunidades maior resistência a distúrbios (Schneck et al. 2013). A composição da assembleia demonstrou relação significativa com a porcentagem de substrato fino, cuja ocorrência foi maior no ambiente epígeo. A deposição de substrato fino ocorre somente em locais com baixa velocidade de correnteza (Wood, 1997). A baixa velocidade de correnteza, além de possibilitar a deposição

de substrato fino, também possibilita o maior acúmulo de matéria orgânica, que está altamente relacionada à riqueza e abundância de invertebrados aquáticos (Arimoro & Ikomi, 2009).

A temperatura também foi uma importante variável para explicar a composição, visto que ela é determinante na distribuição espacial de insetos aquáticos (Esteves, 1998), bem como modela a resposta ecológica destes organismos (Ward & Stanford, 1982). Além disso, a fauna aquática é intensamente afetada pela temperatura da água em todos os estágios de vida, uma vez que ela atua no desenvolvimento embrionário, crescimento, sobrevivência e distribuição dos indivíduos (Watanabe et al., 1999; Evereall et al., 2014).

Assim sendo, como observado pelo presente estudo, a composição de insetos aquáticos é influenciada por múltiplas variáveis, que se alteram de acordo com características locais, regionais e climáticas (Heino, 2007).

A composição distinta, e a menor abundância e riqueza do ambiente hipógeo em relação ao epígeo, demonstram que a caverna age como uma barreira à colonização e principalmente ao estabelecimento de várias espécies (Death, 1989). Embora a assembleia de insetos aquáticos seja menos rica e abundante no ambiente cavernícola, larvas de Chironomidae e Coleoptera, bem como ninfas de Ephemeroptera, Trichoptera e Heteroptera podem, em determinadas época do ano, manter altas densidades em ambientes subterrâneos (Trajano, 2006). Estes organismos são, inúmeras vezes, capturados pelas teias de aranhas ou mesmo fios-armadilha de larvas de Keroplatidae (Diptera) (Trajano, 2006), sendo, desta forma, de extrema importância à manutenção da rede trófica no ambiente cavernícola.

Em suma, os resultados do presente estudo demonstram que os insetos aquáticos foram prioritariamente influenciados por variáveis do habitat físico, embora variáveis químicas da água também modelem a composição e riqueza da assembleia. Destaca-se aqui, a dissimilaridade da composição dos insetos aquáticos entre ambientes contíguos. Com base nestes resultados, ressalta-se que o manejo em paisagens cársticas deve, necessariamente, considerar as peculiaridades do ambiente subterrâneo e, portanto, traçar medidas adequadas para manter a integridade biótica destes ambientes únicos.

AGRADECIMENTOS

Aos integrantes do CEBS que contribuíram em campo e em laboratório para realização deste trabalho, especialmente ao Gilson Argolo pelo auxílio na triagem. Aos funcionários do Parque Estadual da Lapa Grande por ter viabilizado a estadia da equipe de campo no alojamento. À FUNDECC pela bolsa concedida por meio do convênio com a Vale.

REFERÊNCIAS

- Agrawal, A.A., Ackerly, D.D., Adler, F., Arnold, A.E., Ceres, C., Doak, D.F., Post, E., Hudson, P.J., Maron, J., Mooney, K.A., Power, M., Schemske, D., Stachowicz, J., Strauss, S., Turner, M.G., and Werner, E., 2007, Filling key gaps in population and community ecology, *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 5, p.145-152.
- Allan, J.D., 2004, Landscapes and riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 35, p.257–84.
- Arimoro, F.O., Ikomi, R.B., 2009, Ecological integrity of upper Warri River, Niger Delta using aquatic insects as bioindicators. *Ecological indicators*, v. 9, p. 455 – 461.
- Calor, A.R., 2007, Trichoptera. In: *Guia on-line de Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo*. Disponível em: http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/index_trico.
- Cañedo-Argüelles, M., Kefford, B.J., Piscart, C., Prat, N., Schäfer, R.B., Schulz, C.J., 2013, Salinisation of rivers: An urgent ecological issue. *Environmental Pollution*, v. 173, p.157-167.
- Connolly, N.M., Pearson, R.G., and Pearson, B.A., 2016, Riparian vegetation and sediment gradients determine invertebrate diversity in streams draining an agricultural landscape, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, v. 221, p. 163–173.
- Death, R.G., 1988, Drift distance, periodicity and frequency of benthic invertebrates in a cave stream, *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, v. 23, p.1446-1450.
- Death, R.G., 1989, The effect of a cave on benthic invertebrate communities in a South Island stream, *New Zealand Natural Sciences*, v. 16, p.67-78.
- Dolný, A., Harabiš, F., Bárta, D., Lhota, S. and Drozd, P., 2012, Aquatic insects indicate terrestrial habitat degradation: changes in taxonomical structure and functional diversity of dragonflies in tropical rainforest of East Kalimantan, *Tropical Zoology*, v.25, no.3, p. 141-157, DOI: 10.1080/03946975.2012.717480
- Esteves, F.A, 1998, *Fundamentos da Limnologia*. Rio de Janeiro. Interciencias FINEP.p.575.
- Everall, N.C., Johnson, M.F., Wilby, R.L., and Bennett, C.J., 2014, Detecting phenology change in the mayfly *Ephemera danica*: responses to spatial and temporal water temperature variations, *Ecological Entomology*, v.40, no.2, p. 95-105. DOI: 10.1111/een.12164
- Ferrington, L.C, J, 2008, Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater, *Hydrobiologia*,v.595, p.447–455 DOI 10.1007/s10750-007-9130-1
- Ford, D. & Williams, P. *Karst Hydrogeology and Geomorphology*. England: John Wiley & Sons, 2007. 578p.
- Gilli, E., 2011, *Karstology: karsts, caves and springs*. Dunod: Paris. p.256 .
- Gillieson, D.S., 1996, *Caves: Processes, development, management*. Oxford, England and Malden. Blackwell Publishers.
- Hamada, N., Nessimian, J.L., and Querino, R.B., 2014, Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia. Manaus : Editora do INPA. p.724 .
- Hansen, A. J., di Castri F., Naiman, R. J., 1988, Ecotones: what and why? *Biology International*, 17: p.9–46.
- Heino, J., Mykra, H., Kotanen, J., and Muotka, T., 2007, Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path? *Ecography*, v. 30, p. 217-230.
- Henley, W.F., Patterson, M.A., Neves, R.J., and Lemly, A.D., 2000, Effects of sedimentation and turbidity on lotic food webs: a concise review for natural resource managers. *Reviews in Fisheries Science* , v.8, p.:125–39

- Herbs, D.B., 2001, Gradients of salinity stress, environmental stability and water chemistry as a templet for defining habitat types and physiological strategies in inland salt Waters, *Hydrobiologia*, v.466, p. 209–219.
- Holt, R.D., 1985, Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theor. Popul. Biol.* 28:181-208.
- Hynes, H. B. N. 1975. The stream and its valley. *Verhandlungen der internationale Vereinigung der theoretische und angewandte Limnologie* 19:1 - 15.
- IEF, 2014, Estudo técnico para ampliação dos limites do parque estadual da lapa grande, município de Montes Claros, MG. Belo Horizonte. p.66.
- Lammert, M., and Allan, J.D., 1999, Assessing Biotic Integrity of Streams: Effects of Scale in Measuring the Influence of Land Use/Cover and Habitat Structure on Fish and Macroinvertebrates, *Environmental Management*, v. 23, no.2, p. 257–27
- Larson, K.C., and Whitham, T.G., 1991, Manipulation of food resources by a gall-forming aphid: the physiology of sink-source interactions, *Oecologia*, v.. 88, p.15-21.
- Martínez, M.I., 2007. *Estratigrafia e Tectônica do Grupo Bambuí no Norte do Estado de Minas Gerais (Mestrado em Geologia)*. UFMG/Belo Horizonte. p. 122
- Merritt, R.W., Cummins, K.W., and Berg, M.B., 2008, *An Introduction to the Aquatic Insects of North American*. 4th edition. Kendal: Hunt Publishing Company. p.1158.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000, Biodiversity hotspots for conservation priorities, *Nature*, v. 403, p. 853–858. DOI: 10.1038/3500250
- Peck, D.V., Herlihy, A.T., Hill, B.H., Hughes, R.M., Kaufmann, P.R., Klemm, D.J., Lazorchak, J.M., McCormick, F.H., Peterson, S.A., Ringold, P.L., Magee, T., Cappaert, M.R., 2006, *Western Pilot Study: field operations manual for wadeable streams*. Office of Research and Development, US Environmental Protection Agency, p. 332.
- Pescador, M.L., Rasmussen, A.K., and Harris, S.C., 2004, *Identification manual for the caddisfly (Trichoptera) larvae of Florida (Revised edition)*, p. 141 .
- Pinder, L.C.V., 1986, *Biology of freshwater Chironomidae*. *Annual Review of Entomology*, v.31, p. 1-23.
- Pinho, L.C., 2008, *Diptera*. In: *Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo*. Disponível em: <http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guiaonline>
- Piscart, C., Usseglio-Polatera, P., Moreteau, J.C., Beisel, J.N., 2006, The role of salinity in the selection of biological traits of freshwater invertebrates. *Archiv für hydrobiologie*, v.166, p. 185-198.
- Poff, N.L., 1997, Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology, *The North American Benthological Society*, v.. 16, no.2, p. 391–409.
- Poff, N.L.R., and Ward, J.V., 1990, Physical Habitat Template of Lotic Systems: Recovery in the Context of Historical Pattern of Spatiotemporal Heterogeneity, *Environmental Management*, v. 14, no.5, p.629-645.
- Prous, X, Ferreira R.L., and Parentoni, R., 2004, Ecotone delimitation: Epigeian–hypogean transition in cave ecosystems, *Austral Ecology*, no 29, p. 374–382.
- Prommi, T., and Payakka, A., 2015,. *Aquatic Insect Biodiversity and Water Quality Parameters of Streams in Northern Thailand*, *Sains Malaysiana*, v. 44, no.5, p. 707–717.
- Prous, X, Ferreira, R.L., and Jacobi C.M., 2015, The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. *Journal of Speleology*, v. 44, no2, p. 177-189.
- Pulliam, H.R., 1988, Sources, sinks and population regulation, *American Naturalist*, v. 132, p.652-661.

- Rabeni, C.F., Doisy, K.E., and Zweig, L.D., 2005, Stream invertebrate community functional responses to deposited sediment. *Aquatic Sciences*, v. 67, no. 395 – 402
- Ribeiro, J.F., and Walter, B.M.T., 2008, As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: *Cerrado: ecologia e flora*. Publisher: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, Editors: Sueli Matiko Sano, Semíramis Pedrosa de Almeida, José Felipe Ribeiro, p.151-212
- Romero, A., 2009, *Cave Biology Life in Darkness*. Cambridge University Press. p.319.
- Sankarperumal, G., and Pandian, T.J., 1992, Larval abundance of *Chironomus circumdatus* in relation to biotic and abiotic factors, *Hydrobiologia*, v. 246, p. 205-212.
- Schneck, F., Schwarzbald, A & Melo, A.S., 2013, Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness, *Journal of the North American Benthological Society*, v. 30, p.1049–1056.
- Segura, M.O., Valente-Neto, F, and Fonseca-Gessner, A.A., 2011, Family level key to aquatic Coleoptera (Insecta) of Sao Paulo State, Brazil, *Biota Neotropica*, v. 11, no. 1, p. 393-412. <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1/pt/abstract?article+bn02711012011>.
- Segura, M.O., Siqueira, T., and Fonseca-Gessner, A.A., 2013, Variation in body size of *Phanocerus clavicornis* Sharp, 1882 (Coleoptera: Elmidae: Larainae) in Atlantic Rainforest streams in response to hydraulic disturbance. *Brazilian Journal of Biology*, v. 73, no.4, p. 747-752.
- Simon, K.S., and Benfield, E.F., 2001, Leaf and wood breakdown in cave streams, *The North American Benthological Society*, v.20, no.4, p.550–563.
- Simon, K.S., Benfield, E.F., and Macko, A.S., 2003, Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. *Ecology*, v.84, no.9, p. 2395–2406.
- Simpson, A., Turner, I., Brantley, E., Helms, B., 2014, Bank erosion hazard index as an indicator of near-bank aquatic habitat and community structure in a southeastern Piedmont stream, *Ecological Indicators*, v.43, no. 19–28.
- Sket, B., 2005, Anchialine Caves. In: Culver DC & White WB. *Encyclopedia of cave*. Elsevier Inc. p.661.
- Souza, A.L.T., Fonseca, D.G., Libório, R.A, Tanaka, M.O., 2013, Influence of riparian vegetation and forest structure on the water quality of rural low-order streams in SE Brazil, *Forest Ecology and Management*, v. 298, p. 12–18.
- Souza, L.O.I., Costa, J.M., and Oldrini, B.B., 2007, Odonata. In: *Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo*. Disponível em: http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/Guia_online
- Sutcliffe, D.W., 1984, Quantitative aspects of oxygen uptake by *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda) - a critical review. *Freshwater Biology*, v. 14, p. 443–489.
- Taylor, E.L.S. & Ferreira, R.L., 2012, Determinants on the structure of an aquatic invertebrate community in a neotropical limestone cave. *Revista Brasileira de Espeleologia*, v.2, no.1, p.1-12.
- Therriault, T.W. & Kolasa, J., 1999, Physical determinants of richness, diversity, evenness and abundance in natural aquatic microcosms. *Hydrobiologia*, v. 412, p. 123–130.
- Trajano, E. & Andrade, R., 2005, *Biologia subterrânea*. Em: *Espeleologia: noções básicas*. (Auler A. e Zogbi L. autores) Ed. RedeEspeleo Brasil, São Paulo. p.25-32.
- Trajano, E., 2006, America, south: biospeleology .In: Gunn J. *Encyclopedia of Caves and Karst Science*. Taylor & Francis Books.p.1970.
- Tundisi, J.G., and Tundisi, T.M., 2008, *Limnologia*. Oficina de texto. p.623.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., and Cushing, C.E., 1980, The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v., 37, no. 1, p. 130-137. DOI: 10.1139/f80-017

- Venarsky, M.P., Huntsman, B.M., Huryn, A.D., Benstead, J.P., and Kuhajda, B.R., 2014, Quantitative food web analysis supports the energy-limitation hypothesis in cave stream ecosystems. *Oecologia*, v. 176, no. 3, p. 859–869. DOI 10.1007/s00442-014-3042-3.
- Wardl, J.V., 1982, Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, v.27, p.97-117.
- Watanabe, N.C., Mori, I. and Yoshitaka, I., 1999, Effect of water temperature on the mass emergence of the mayfly, *Ephoron shigae*, in a Japanese river (Ephemeroptera: Polymitarcyidae), *Freshwater Biology*, v. 41, p. 537-541.
- Wood, P.J., 1997, Biological effects of fine sediment in the lotic environment. *Environmental Management*, v. 21, no 2, p. 203–217.
- Zhang, D.D., Peart, M., Zhang, Y.J., Zhu, A., Cheng, X., 2000, Natural water softening processes by waterfall effects in karst areas, *Desalination*, v. 129, p. 247-259.

APÊNDICE A

Abundância de insetos aquáticos coletados no Parque Estadual da Lapa Grande no ambiente epígeo e hipógeo (Boqueirão da Nascente).

Ordem	Família	Gênero	Epígeo	Entrada	Hipógeo
Coleoptera	Elmidae	<i>Heterelmis</i> sp.	16	0	7
	Elmidae	<i>Hexacylloepus</i> sp.	94	0	10
	Elmidae	<i>Macrelmis</i> sp.	1	1	0
	Elmidae	<i>Microcyllloepus</i> sp.	0	0	2
	Dytiscidae	<i>Pachydrus</i> sp.	6	0	4
	Elmidae	<i>Xenelmis</i> sp.	18	0	3
Diptera	Chironomidae	<i>Ablabesmyia</i> sp.	33	0	1
	Chironomidae	<i>Aedokritus</i> sp.	6	0	0
	Chironomidae	<i>Apedium</i> sp.	1	0	0
	Chironomidae	<i>Caladomyia</i> sp.	145	0	0
	Chaoboridae		0	0	1
	Ceratopogonidae		378	0	40
	Chironomidae	<i>Chironomus</i> sp.	11	0	0
	Chironomidae	<i>Coelotanypus</i> sp.	7	0	0
	Chironomidae	<i>Constempellina</i> sp.	1	0	0
	Chironomidae	<i>Corynoneura</i> sp.	2	0	4
	Chironomidae	<i>Cricotopus</i> sp.	2	1	0
	Chironomidae	<i>Cryptochironomus</i> sp.	1	0	0
	Chironomidae	<i>Denopelopia</i> sp.	1	0	0
	Chironomidae	<i>Djalmabatista</i> sp.	43	0	8
	Chironomidae	<i>Dricrotendipes</i> sp.	0	0	1
	Empididae		2	0	0
	Chironomidae	<i>Endotribelus</i> sp.	3	0	0
	Chironomidae	<i>Fissimentum</i> sp.	2	0	0
	Chironomidae	<i>Fittkauimyia</i> sp.	1	0	0
	Chironomidae	<i>Labrundinia</i> sp.	17	0	0
	Chironomidae	<i>Larsia</i> sp.	9	0	1
	Chironomidae	<i>Lauterboniella</i> sp.	74	0	0
	Chironomidae	<i>Microchironomus</i> sp.	2	0	0
	Chironomidae	<i>Nanocladius</i> sp.	2	0	0
	Chironomidae	<i>Nilothauma</i> sp.	4	0	0
	Chironomidae	<i>Parachironomus</i> sp.	41	0	0
	Chironomidae	<i>Paracladius</i> sp.	14	1	0
	Chironomidae	<i>Parakiefferiella</i> sp.	24	0	0
	Chironomidae	<i>Paralauterboniella</i> sp.	3	0	0
	Chironomidae	<i>Parapentaneura</i> sp.	3	0	0
	Chironomidae	<i>Pararchironomus</i> sp.	12	0	0
	Chironomidae	<i>Paratanytarsus</i> sp.	10	3	0
	Chironomidae	<i>Pentaneura</i> sp.	10	0	0
Chironomidae	<i>Phaenopsectra</i> sp.	1	0	0	
Chironomidae	<i>Polipediis</i> sp.	2	0	0	

Continuação

	Chironomidae	<i>Polypedilum</i> sp.	34	0	1
	Chironomidae	<i>Procladius</i> sp.	18	1	0
	Chironomidae	<i>Pseudochironomus</i> sp.	3	0	0
	Chironomidae	<i>Riethia</i> sp.	12	0	0
	Chironomidae	<i>Saetheria</i> sp.	3	0	0
	Chironomidae	<i>Stempellinella</i> sp.	5	0	0
	Chironomidae	<i>Stenochironomus</i> sp.	69	0	1
	Tabanidae		1	0	3
	Chironomidae	<i>Tanypus</i> sp.	5	0	0
	Chironomidae	<i>Tanytarsus</i> sp.	58	0	4
	Tipulidae		1	0	0
	Chironomidae	<i>Thienemannimyia</i> sp.	5	1	0
	Chironomidae	<i>Ubatubaneura</i> sp.	2	0	0
	Chironomidae	<i>Xestochironomus</i> sp.	13	0	2
	Chironomidae	<i>Zavreliella</i> sp.	3	0	0
	Chironomidae	<i>Zavreliomyia</i> sp.	1	0	0
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Baetidae</i> sp.	2	0	0
	Caenidae	<i>Brasilocaenis</i> sp.	9	0	0
	Caenidae	<i>Caenis</i> sp.	12	0	0
	Baetidae	<i>Callibaetis</i> sp.	7	0	0
	Baetidae	<i>Callibaetoides</i> sp.	12	0	0
	Leptophlebiidae	<i>Hagenulopsis</i> sp.	1	0	0
	Leptohyphidae	<i>Leptohyphidae</i> sp.	1	0	0
	Leptophlebiidae	<i>Leptophlebiidae</i> sp.	1	0	0
	Leptophlebiidae	<i>Miroculis</i> sp.	3	0	0
	Baetidae	<i>Paracleodes</i> sp.	8	0	0
	Leptohyphidae	<i>Traverhyphes</i> sp.	17	0	1
	Leptohyphidae	<i>Tricorythodes</i> sp.	0	0	1
	Leptophlebiidae	<i>Ulmeritoides</i> sp.	5	0	0
	Baetidae	<i>Waltzoyphius</i> sp.	2	0	1
Hemiptera	Naucoridae	<i>Limnocois</i> sp.	4	0	0
	Veliidae	<i>Microvelia</i> sp.	0	0	1
	Pleidae	<i>Neoplea</i> sp.	17	0	1
	Notonectidea	<i>Notonecta</i> sp.	1	0	0
	Veliidae	<i>Rhagovelia</i> sp.	1	0	0
	Corixidae	<i>Tenagobia</i> sp.	1	0	0
Lepidoptera	Pyralidae		5	0	0
Megaloptera	Corydalidae	<i>Chloronia</i> sp.	2	0	0
	Sialidae	<i>Protosialis</i> sp.	8	0	0
Odonata	Gomphidae	<i>Archaeogomphus</i> sp.	2	0	0
	Coenagrionidae	<i>Argia</i> sp.	23	0	0
	Libellulidae	<i>Brechmorhoga</i> sp.	2	0	0
	Gomphidae	<i>Desmogomphus</i> sp.	1	0	0
	Libellulidae	<i>Erythrodiplax</i> sp.	1	0	0
	Gomphidae	<i>Gomphoides</i> sp.	4	0	0

Continuação					
	Dicteriadidae	<i>Heliocaris</i> sp.	1	0	0
	Libellulidae	<i>Libellula</i> sp.	2	0	0
	Libellulidae	<i>Orthemis</i> sp.	2	0	0
	Perilestidae	<i>Perilestes</i> sp.	12	0	0
	Gomphidae	<i>Peruviogomphus</i> sp.	1	0	0
	Gomphidae	<i>Phyllocycla</i> sp.	1	0	0
	Gomphidae	<i>Phyllogomphoides</i> sp.	9	0	0
	Gomphidae	<i>Phyllogomphus</i> sp.	4	0	0
	Gomphidae	<i>Zonophora</i> sp.	1	0	0
Trichoptera	Ecnomidae	<i>Austrotinodes</i> sp.	6	0	0
	Phylopotamidae	<i>Chimarra</i> sp.	1	0	0
	Hydropsichidae	<i>Macronema</i> sp.	9	0	0
	Calamoceratidae	<i>Phylloicus</i> sp.	8	0	0
	Polycentropodidae	<i>Polycentropus</i> sp.	11	0	0
	Leptoceridae	<i>Triplectides</i> sp.	1	0	0
			1458	8	100

ARTIGO 2

SIMILARIDADE LIMITANTE EM ECOSSISTEMAS CAVERNÍCOLAS:
Diferenciação de nicho em Elmidae (Coleoptera) em ambiente epígeo e hipógeo

Artigo redigido conforme as normas da revista científica “Functional Ecology”. ISSN: 1365-2435 (versão preliminar).

Resumo: As pressões ambientais dos ambientes cavernícolas atuam sob as espécies na seleção de atributos funcionais, que permitem seu melhor desempenho no ambiente. Cavernas são ambientes simplificados e muitas vezes extremos, o que faz destes ambientes locais ideias para se testar modelos ecológicos com mais acurácia. Nesta perspectiva, o objetivo do presente estudo foi verificar se a competição limita a similaridade morfológica entre indivíduos dos gêneros *Heterelmis* sp. e *Hexacylloepus* sp. no ambiente epígeo e hipógeo. Para tal utilizou-se o teste de Mann-Whitney para verificar eventuais diferenças morfológicas entre os indivíduos. Objetivou-se também testar se no ambiente subterrâneo os organismos evitam a sobreposição do nicho. Para este fim utilizou-se a análise de Marginalidade de Nicho (OMI). Os resultados indicam que no ambiente subterrâneo os organismos evitaram a sobreposição de nicho através da diferença do tamanho corporal e nas preferências ambientais, muito provavelmente em função do aumento das interações competitivas. A modificação morfológica como aumento do tamanho corporal em resposta a evolução ao ambiente cavernícola, pode se dar, entre outras razões, em função da redução da similaridade entre espécies coocorrentes.

Palavras chaves: competição, epígeo, hipógeo, marginalidade de nicho, tamanho corporal.

Abstract: Environmental pressures of cave environments act on species in the selection of functional attributes that enable their best performance in the environment. Caves are simplified environments and often extreme, which makes these environments ideal locations to more accurately test ecological models. From this perspective, the objective of this study was to determine whether the competition limits the morphological similarity between individuals of *Heterelmis* sp. and *Hexacylloepus* sp. genera in epigeal and hypogean environment. For this we used the Mann-Whitney test to verify any morphological differences between individuals. The objective was to also test if organisms avoid niche overlap in the subterranean environment, for which the Niche Marginality analysis (OMI) was used. The results show, through the difference in body size and environmental preferences, that in the subterranean environment organisms avoided the niche overlap, most likely in response to the increase in competitive interactions. Morphological modification, such as increased body size in response to the cave environment evolution, may be due, among other reasons, to the reduction of the similarity among co-occurring species.

Keywords: Niche Marginality, competition, epigeal, hypogean, body size.

INTRODUÇÃO

O ambiente age como uma força seletiva sobre as espécies, de modo que a ocorrência de uma dada espécie em um habitat depende primariamente de atributos que permitam sua tolerância às pressões do ambiente (Lamouroux, Dolédec & Bayraud 2004; Kraft et al. 2015). Estas pressões seletivas, vulgarmente denominadas “filtros ambientais”, têm recebido atenção em inúmeros estudos em ecologia, já que possuem a capacidade de “moldar” os atributos funcionais de diferentes organismos que compõem uma comunidade (e.g. Lamouroux, Dolédec & Bayraud 2004, Lebrija-Trejos et al. 2010, Farjalla et al. 2012, Kraft et al. 2015). Segundo Farjalla e colaboradores (2012), a ação dos filtros ambientais, ao excluir espécies do ambiente, resulta na relação positiva entre espécies com nichos fundamentais similares, uma vez que seleciona atributos semelhantes. Contudo, a teoria da exclusão competitiva prevê que espécies com atributos semelhantes podem apresentar interações negativas, levando à exclusão da espécie competitivamente inferior (Chase 2003).

Segundo Hardin (1960) “competidores perfeitos não podem coexistir”. Sendo assim, a coexistência somente é possível caso existam diferenças na forma como as espécies utilizam o recurso (Gause 1934). A diminuição da competição e a consequente possibilidade de coexistência estável muitas vezes ocorrem quando as espécies diferem em tamanho, o que leva a uma redução na sobreposição de seus nichos. De acordo com a teoria da similaridade limitante, deve haver um limite de semelhança morfológica entre espécies coexistentes que, por fim, permite diferenças ecológicas na utilização dos recursos (MacArthur & Levins 1967). De acordo com Hutchinson (1959) a razão do tamanho corporal entre espécies que se encontram no mesmo nível trófico, tende a ser de 1.1 a 1.4, sendo a razão média de aproximadamente de 1.3.

O tamanho corporal é um importante atributo biológico, pois se relaciona a inúmeros componentes da história de vida (Begon et al. 2006). Além disso, tem relação direta com inúmeros outros atributos, sendo considerado o melhor descritor de nicho das espécies (Allen et al. 2006; Smith & Lyons 2011). A história de vida e as relações ecológicas entre os organismos, bem como a maior parte da variação entre espécies, são determinadas pelo tamanho corporal, que por sua vez, controla a temperatura e a composição química dos indivíduos, como a proporção de carbono e nitrogênio (Brown et al. 2004).

O tamanho corporal limita e estabelece a forma e a magnitude com a qual os organismos interagem com o ambiente, bem como modela a forma e a simetria das interações com outras espécies (Schluter 2000 apud Sistrom et al. 2012). Embora o tamanho corporal

seja um importante determinante da relação dos organismos com o ambiente, ele também responde às pressões seletivas dos filtros ambientais.

O ecossistema subterrâneo é um poderoso filtro ambiental, visto que apresenta fortes pressões seletivas - e.g. ausência de luz e oligotrofia - (Culver & Pipan 2009) que restringem a colonização a poucas espécies, muitas se tornam altamente especializadas (Gibert & Deharveng 2002). Parâmetros ambientais extremos e o estreito nicho ecológico disponível às espécies caracterizam os ambientes subterrâneos como estressantes. Todas essas características, por sua vez, levam a uma convergência de atributos entre os organismos que conseguiram vencer a pressão seletiva do ambiente (Fišer et al. 2012). Entretanto, a alta similaridade de atributos em um dado ambiente tende a aumentar a competição.

A fim de testar a hipótese de que a coexistência no ambiente cavernícola é mediada pelo princípio da similaridade limitante, o objetivo do presente estudo foi verificar se coleópteros da família Elmidae (*Heterelmis* sp. e *Hexacylloepus* sp.) coletados em ambientes epígeo e hipógeo de uma mesma drenagem, diferem em tamanho corporal entre os ambientes e entre si. Utilizou-se organismos da família Elmidae como modelo uma vez que seus representantes apresentam interações com outros taxa, sendo tais interações determinantes para sua distribuição (Di Dato et al. 2005). Além disso, alguns representantes desta família são altamente sensíveis a alterações ambientais (Compin & Céréghino 2003). Dentre os organismos com maior abundância encontrados nos dois ambientes, a família Elmidae apresenta taxonomia mais definida, além de serem representantes da fauna bentônica presentes na maioria dos riachos tropicais. Objetivou-se também verificar se a sobreposição do nicho é menor em algum dos ambientes em relação ao outro.

METODOLOGIA

Área de estudo

O trabalho foi realizado no Parque Estadual Lapa Grande (PELG) município de Montes Claros, Minas Gerais. O PELG insere-se em área de transição de Cerrado *sensu stricto* para áreas de Floresta Estacional Decidual, também conhecida por Mata Seca, associada a afloramentos calcários (IEF 2014). O clima da região é classificado como As, também conhecido como clima tropical com verão seco, cuja temperatura do mês mais frio excede 18°C e a precipitação do mês mais seco 25 mm (Alvares 2014). O estudo foi realizado no rio Pai João, em dois segmentos: um epígeo e um hipógeo. O trecho hipógeo compreendeu um intervalo do rio que percorre o interior da Caverna Boqueirão da Nascente, enquanto a

região epígea compreende a continuidade do segmento do rio a partir da entrada da caverna (Figura 1A).

Coleta de dados

Os espécimes foram coletados em Agosto de 2015, com auxílio de uma rede Surber (25 X 25 cm, malha de 0.5mm) em 23 pontos dispostos a cada 15 m. A coleta de invertebrados se deu no trecho jusante para montante com 11 pontos dispostos na região epígea, 1 na região ecotonal (entrada) e 11 na seção hipógea, totalizando um trecho de 345 metros do rio.

O material coletado pela rede Surber foi lavado e coado em campo, sendo que a matéria orgânica, e os invertebrados foram conservados em álcool 70% e levados ao laboratório. O material foi triado com auxílio de estereomicroscópio óptico (Marca: Zeiss, modelo: Stemi 2000). Os organismos foram identificados e separados em morfoespécies a partir da definição de tipos morfológicos (morfótipos) (Oliver & Baettie 1996).

Hidroquímica e matéria orgânica

Com auxílio do equipamento Horiba U-50, foram medidas a temperatura, oxigênio dissolvido, condutividade elétrica, sólidos totais dissolvidos (TDS) e pH. A medição dos dados abióticos ocorreram antes da coleta dos invertebrados, a fim de evitar alteração nestas variáveis. Em cada ponto amostral, o habitat físico foi caracterizado segundo o protocolo simplificado de Peck et al. 2006. Cada transecto foi subdividido em cinco partes, nas quais se realizou medidas de profundidade, estimou-se visualmente o substrato (rocha matriz, cascalho, bloco, cascalho grosso, pedregulho, cascalho fino, areia, argila, silte, argila sedimentada, madeira, raiz e folhas) e a porcentagem de imersão (Fig. 1B). Na região epígea, além destas variáveis, foram realizadas seis medidas da cobertura do dossel em cada ponto amostral (centro montante, centro jusante, centro esquerda, centro direita, direita e esquerda) com auxílio do densiômetro (Fig. 1C).

A matéria orgânica de cada subamostra foi colocada em estufa durante 48 horas à temperatura de 50°C, para remoção da umidade. Com auxílio da peneira de 1 mm de malha, a matéria orgânica foi separada em matéria orgânica particulada grossa e fina e em seguida pesada. As amostras foram queimadas em mufla à 500°C por três horas. A matéria orgânica foi equivalente ao peso perdido após a queima.

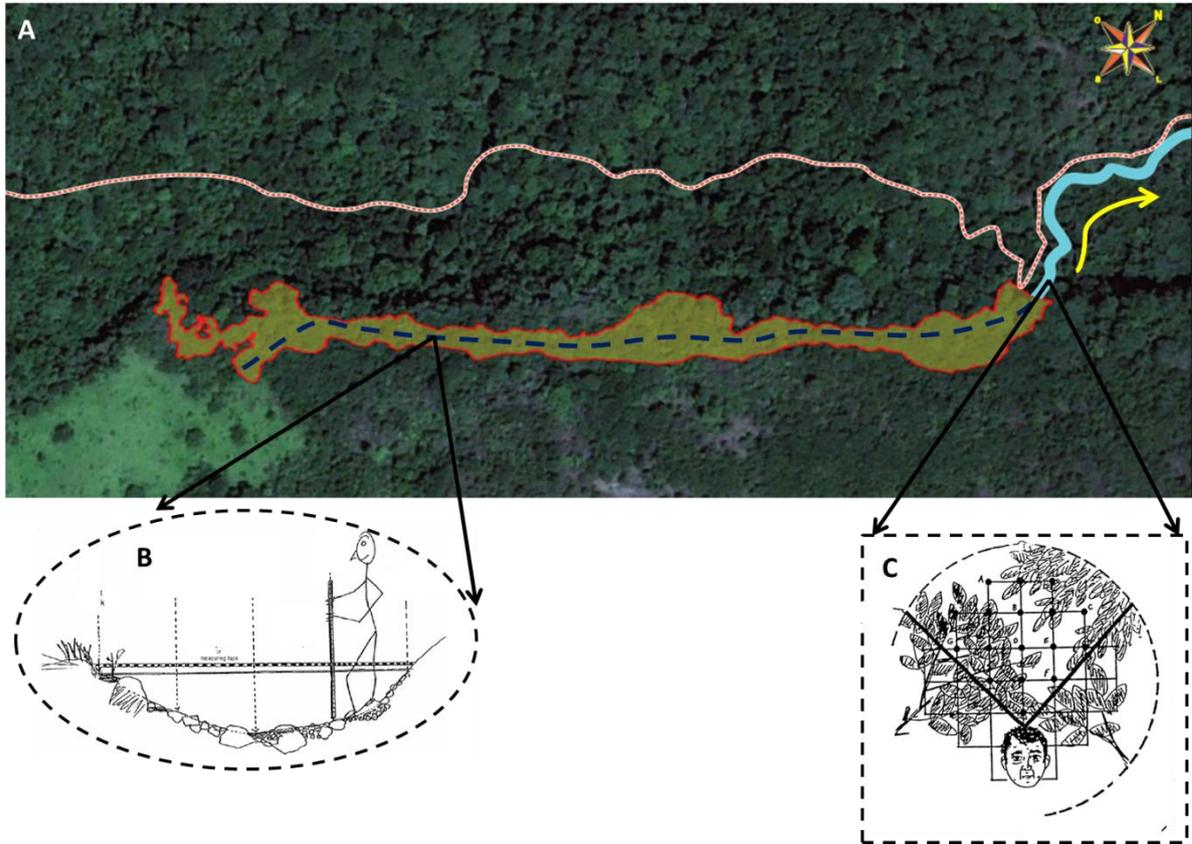


Figura 1. Mapa da área de estudo demonstrando contorno da caverna, bem como o trecho hipógeo (linha tracejada) e o trecho epígeo do rio (linha contínua) (A). Perfil do transecto demonstrando as cinco medidas realizadas para cada variável (B). Medidas da cobertura do dossel realizadas com o densiômetro (C). A seta demonstra o sentido do fluxo.

Medição do tamanho corporal

Dos quatro gêneros de Elmidae coletados, dois foram selecionados para este estudo (*Heterelmis* sp. e *Hexacylloepus* sp.), por apresentarem maior quantidade de organismos nos ambientes epígeos e hipógeos do rio. Os organismos foram medidos com auxílio do estereomicroscópio óptico Axio Zomm V.16 (Zeiss). Para cada indivíduo, tomou-se medidas lineares da maior largura da cabeça (incluindo olhos), largura do protórax (perto da linha de inserção do mesotorax) e comprimento total (Fig. 2), seguindo método proposto por Segura et al. 2013. Através da média do tamanho corporal das morfoespécies, realizou-se a razão entre elas, a fim de verificar a diferença média entre as morfoespécies dos ambientes.

Análises estatísticas

Do total de organismos medidos selecionou-se randomicamente, através da função randbetween do excel, 10 indivíduos de cada gênero (*Heterelmis* sp. e *Hexacylloepus* sp.) do ambiente epígeo para serem analisados. Estabeleceu-se a quantidade de 10 organismos por

morfoespécie e ambiente, em função desta ter sido a quantidade máxima que ocorreu no ambiente hipógeo para a morfoespécie *Heterelmis* sp.

Para verificar a existência ou não de diferenças significativas no tamanho corporal das morfoespécies entre os ambientes (hipógeo e epígeo), bem como entre as duas morfoespécies no ambiente hipógeo e no ambiente epígeo, realizou-se o teste Mann-Whitney. Diferenças de quantidade de matéria orgânica entre os ambientes foram verificadas utilizando-se também o teste Mann-Whitney. As análises foram realizadas com auxílio do software Statistica (Versão 8.0).

Análise de Marginalidade de Nicho (OMI)

A fim de testar a hipótese de que, preferencialmente, no ambiente cavernícola os organismos evitam a sobreposição de nicho, realizou-se a Análise de Marginalidade de Nicho (“Outlying Mean Index”). A OMI é uma análise de ordenação multivariada que mede a distância entre as condições médias ambientais usadas pelas espécies (marginalidade), além das condições ambientais médias da área total amostrada (Dolédec, Chessel & Gimaret-Carpentier 2000). A principal vantagem desta análise é o fato dela dar peso igual para sítios com diferentes abundâncias (Dolédec, Chessel & Gimaret-Carpentier 2000; Thuiller et al. 2005; Kleyer et al. 2012). Além disso, não há necessidade de se conhecer o tipo de resposta das espécies ao longo do gradiente ambiental (*e.g.* linear ou unimodal), como ocorre com as análises de CCA e RDA.

A análise fornece informação sobre a marginalidade do nicho (distância média do centro do hiper-volume- OMI), valores de tolerância (Tol- largura do nicho) e tolerância residual (Rtol-variação da largura do nicho não relacionada às variáveis estudadas). Além disso, a análise calcula a inércia total que estima a influência das variáveis ambientais na separação do nicho (Dolédec, Chessel & Gimaret-Carpentier 2000).

As variáveis ambientais foram padronizadas a fim de igualar as escalas (média 0, desvio padrão igual a 1). Todos os organismos coletados de *Heterelmis* sp. e *Hexacylloepus* sp. (33 e 137, respectivamente) foram incluídos nesta análise, a fim de melhorar acurácia do modelo.

As análises foram realizadas no programa R (*Development Core Team*, 2015) com auxílio do pacote “ade4” (Dray & Dufor 2007). Para avaliar a significância da marginalidade de nicho e a marginalidade média das espécies, utilizou-se a teste de Monte Carlo- 10000 permutações (Dolédec, Chessel & Gimaret-Carpentier 2000).

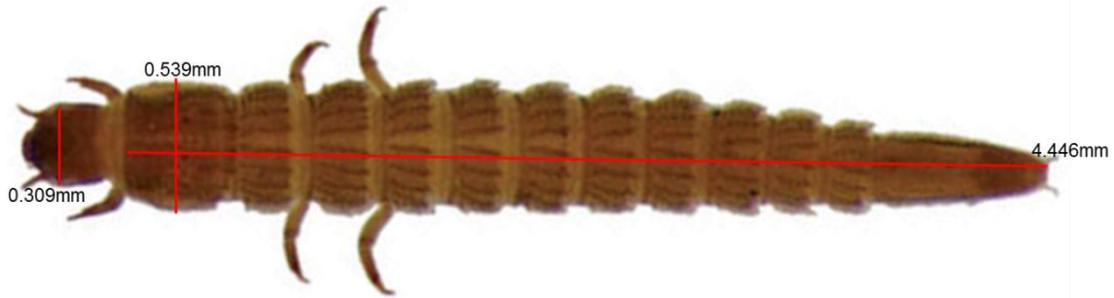


Figura 2: Indivíduo de *Hexacylloepus* sp. e os respectivos atributos medidos; maior largura da cabeça, largura do protórax e comprimento do corpo.

RESULTADOS

Não houve diferença significativa do tamanho corporal de *Heterelmis* sp. entre os ambientes epígeo e hipógeo. Contudo, *Hexacylloepus* sp. apresentou diferenças significativas entre o meio hipógeo e epígeo para todas as medições realizadas - tamanho da cabeça (KW-H(1;70)=10.3532; $p=0,0013$), tamanho do protórax (MW-U(1;70) = 12.7678; $p = 0.0004$) e comprimento total (MW-U(1;70) = 10.9116; $p = 0.0010$) (Fig. 3).

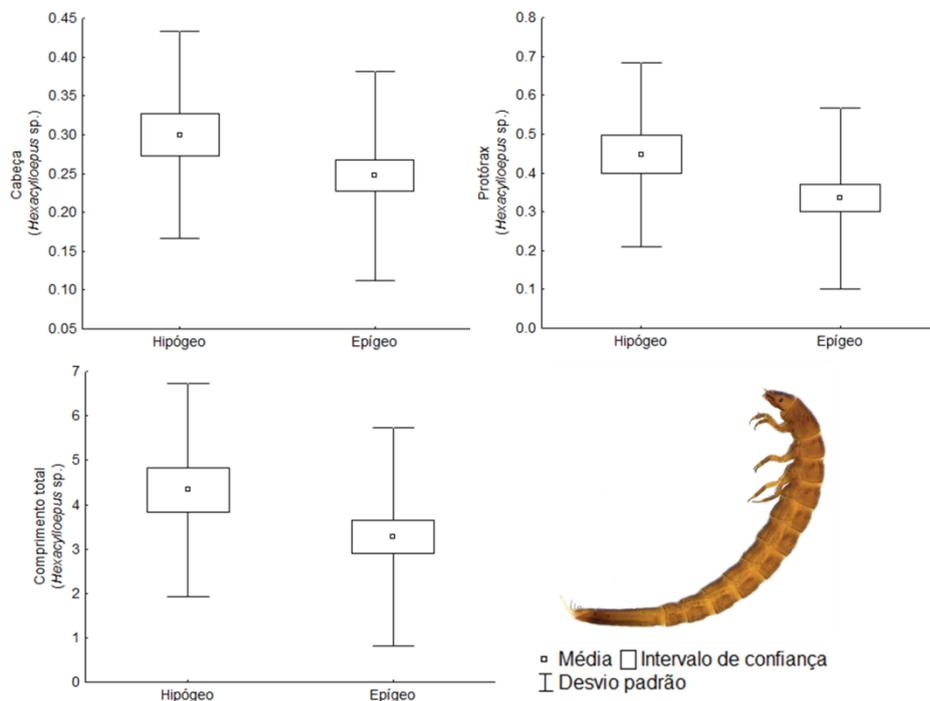


Figura 3. Box-plot para os diferentes atributos avaliados em larvas de *Hexacylloepus* sp. do ambiente hipógeo e epígeo.

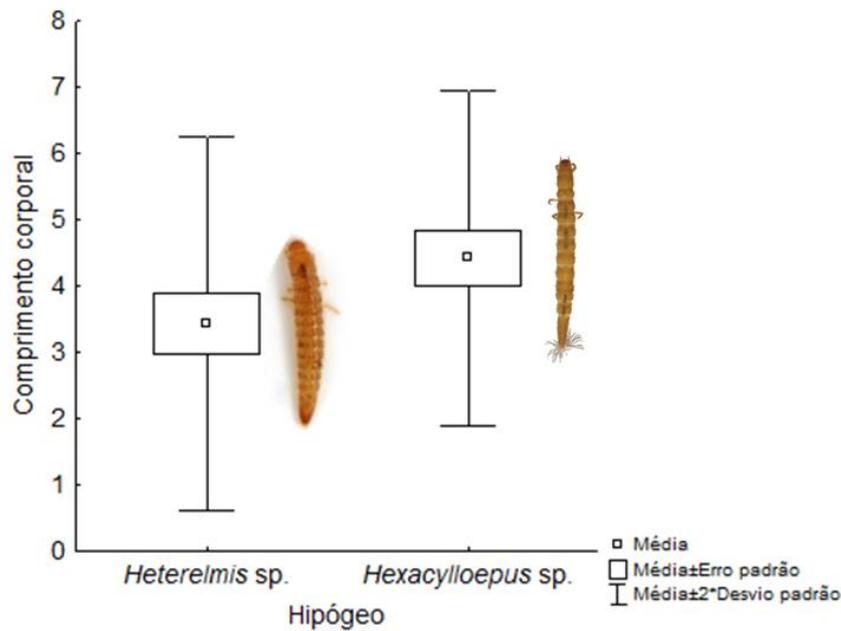


Figura 4. Box-plot do tamanho corporal para *Heterelmis sp.* e *Hexacylloepus sp.* no ambiente hipógeo.

Com relação às diferenças entre as duas morfoespécies, no ambiente epígeo, a análise estatística não demonstrou diferenças significativas em nenhuma das medições. Contudo, para o ambiente hipógeo, verificou-se diferença significativa somente para o comprimento corporal (MW-U(1;19) = 4.1667; $p = 0.0412$) (Fig.4). A razão da média do tamanho corporal entre as morfoespécies no ambiente cavernícola foi de 1.06 e no epígeo de 0.58.

Com relação à matéria orgânica total, observou-se diferença significativa entre os ambientes epígeo e hipógeo (MW-U (1;47) = 11.5225; $p = 0.0007$). Quando a análise foi realizada para CPOM e FPOM separadamente, matéria particulada fina e grossa apresentaram diferença significativa entre os ambientes (MW-U (1;23) = 6.0606; $p = 0.0138$) e (MW-U(1;23) = 5.4697; $p = 0.0193$), respectivamente.

Índice de Marginalidade de Nicho

Os dois primeiros eixos da análise (OMI) explicaram juntos 96,5% da variação das morfoespécies em função das variáveis ambientais. Deste total, o primeiro eixo explicou 90,34% e o segundo 6,2%. Os organismos, no ambiente epígeo, correlacionaram-se mais fortemente à porcentagem de imersão (Imer.), profundidade média (Pr.med) e à porcentagem de substrato fino (S.Fino). No ambiente hipógeo, as morfoespécies relacionam-se positivamente ao oxigênio dissolvido (Oxi. Dis) e à porcentagem de substrato grande (S.Gr.), embora tenham-se relacionado significativamente e negativamente com porcentagem de imersão e substrato fino (Fig. 5).

O índice de Marginalidade de nicho demonstrou que no ambiente epígeo a morfoespécie *Heterelmis* sp. é mais especializada quando comparada à *Hexacylloepus* sp. Contudo, no ambiente cavernícola essa relação se inverte, sendo que *Hexacylloepus* sp. demonstra maior especialização (OMI), embora tenha também aumentado a largura do nicho (Tol). *Hexacylloepus* sp. (epígeo) e *Heterelmis* sp. (hipógeo) não apresentaram relação significativa com as variáveis analisadas. Contudo, a significância global (OMI) demonstrou que a segregação de nicho é efetiva ao longo do gradiente ambiental estudado (Tabl. 1). *Heterelmis* sp. (epígeo) teve alta tolerância residual, indicando que grande parte da variabilidade de sua ocorrência não foi explicada pelas variáveis estudadas.

A análise OMI demonstrou que no ambiente epígeo os nichos das duas morfoespécies, se sobrepuseram quase completamente. Contudo, no meio hipógeo, os nichos reduziram a sobreposição (Fig. 6).

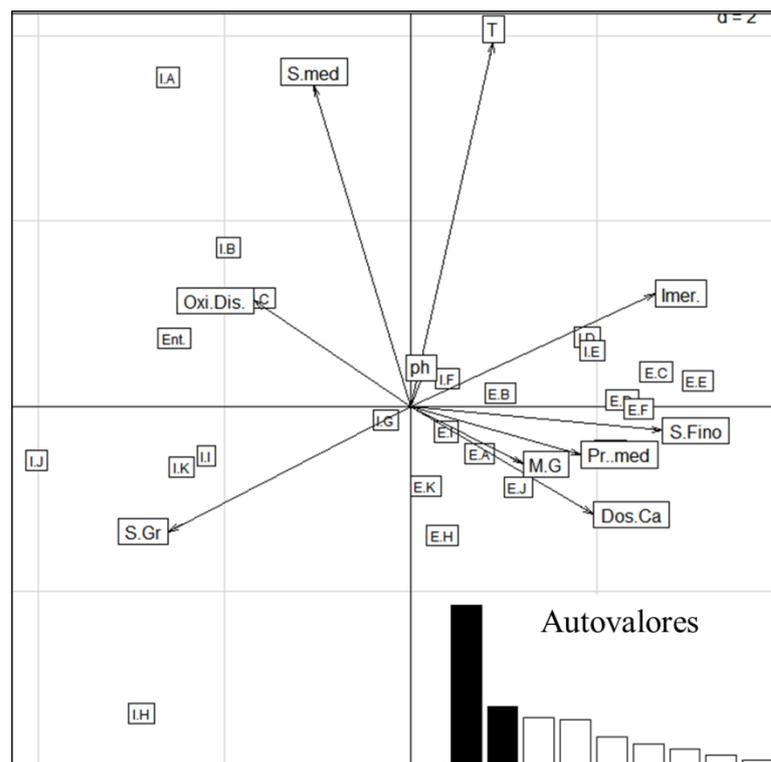


Figura 5. Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis ambientais demonstrando a covariação das variáveis em relação ao ponto.

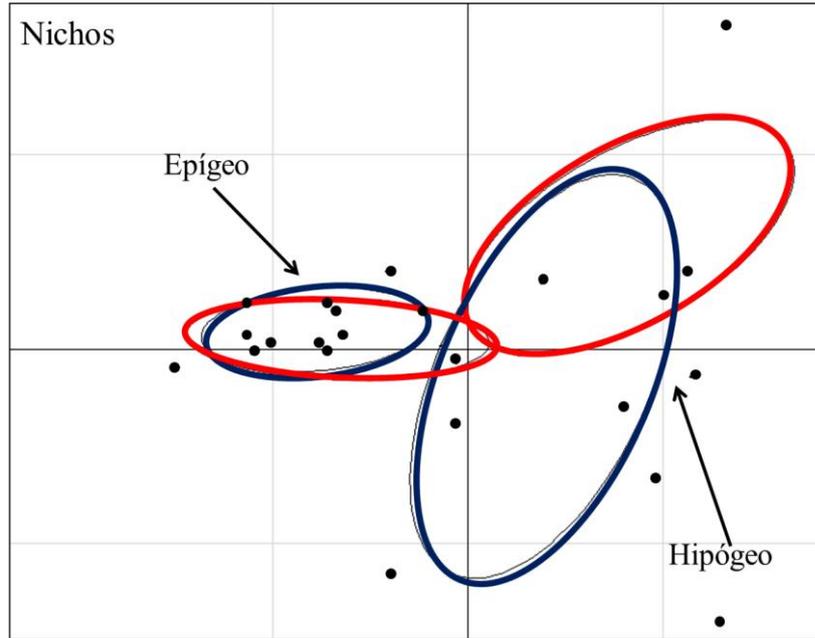


Figura 6. Análise de Marginalidade de Nicho (OMI), em ambiente epígeo e hipógeo. Distribuição das morfoespécies em ambiente epígeo e hipógeo em 23 pontos amostrais. Em vermelho *Hexacylloepus* sp. e azul *Heterelmis* sp.

Tabela 1. Parâmetros do nicho das morfoespécies, coletadas em ambiente epígeo e hipógeo. A inércia, o índice médio de marginalidade (OMI), índice de tolerância (Tol), índice residual de tolerância (Rtol) e o valor de p, foram calculados para as morfoespécies em seus respectivos ambientes de ocorrência.

Morfoespécies	Inércia	OMI	Tol	Rtol	Valor de p
<i>Heterelmis</i> sp. (Epígeo)	7.3246	2.666094	1.346016	3.31249	0.035296
<i>Hexacylloepus</i> sp. (Epígeo)	8.142776	1.79671	2.385122	3.960944	0.051295
<i>Heterelmis</i> sp. (Hipógeo)	12.93425	1.331526	0.451109	11.15161	0.423158
<i>Hexacylloepus</i> sp. (Hipógeo)	12.86192	4.151633	3.381525	5.328761	0.049595
OMI global					0.011999

DISCUSSÃO

Os resultados do presente estudo suportam a hipótese de que o ambiente cavernícola restringe a disponibilidade de recursos tróficos aos organismos, em função da oligotrofia, aparentemente existe uma intensificação da pressão competitiva entre os organismos. Diante disso, a coexistência dos espécimes analisados se dá em função da diminuição da

sobreposição de nicho, decorrente de diferenças no tamanho corporal e preferências por condições ambientais distintas.

Os organismos coocorreram somente em um ponto no interior da caverna, o que pode ser um indício de segregação espacial, que representaria uma alternativa para se evitar a competição. No entanto, mesmo diante da segregação espacial observada no interior da caverna, os organismos apresentaram diferenças significativas no tamanho corporal, o que também pode ser um indicativo da separação de nicho.

As diferenças morfológicas, encontradas somente no ambiente hipógeo, sugerem que mecanismos baseados no nicho modularam os caracteres dos organismos no ambiente cavernícola e não no epígeo. Isso é um indício de que os indivíduos de *Haxacylloepus* sp., a fim de minimizar a competição e permitir a coexistência, limitaram a similaridade entre si através de diferenciação morfológica.

A alteração no tamanho corporal está entre as modificações morfológicas possíveis de ocorrer nessas situações. Tal caractere reflete aspectos do nicho funcional dos organismos, visto que inúmeros atributos funcionais (e.g. tipo de respiração, locomoção e escolha do habitat) estão diretamente ligados ao tamanho dos organismos (Banks & Thompson 1987; Scheffer & Nes 2006; Scheffer et al. 2015; Thorne et al. 2006).

As morfoespécies analisadas (*Heterelmis* sp. e *Hexacylloepus* sp.) não apresentaram diferenças entre si no ambiente epígeo, muito provavelmente, em função da maior quantidade de recurso alimentar presente neste ambiente. Tal fato suscita a ideia de que talvez exista uma maior especialização do uso dos recursos na presença de uma grande oferta energética (Robinson & Wilson 1998). Corroborando essa hipótese, a teoria do forrageio ótimo prevê que dietas altamente especializadas ocorrem quando o recurso é abundante (Pyke 1977). Contudo, durante eventos de escassez, os organismos ampliam a preferência alimentar (Perry & Pianka 1997) e aumentam as interações competitivas, o que possivelmente desencadeou as diferenças observadas no ambiente hipógeo.

O fato dos *Hexacylloepus* sp. apresentarem aumento significativo do tamanho no ambiente hipógeo quando comparado ao epígeo, revela que possivelmente esta é a espécie de maior habilidade competitiva em relação a *Heterelmis* sp. O aumento no tamanho corporal pode ser vantajoso por permitir uma redução no gasto energético quando comparado a um organismo de menor tamanho (e.g. Passow et al. 2015). Levando em consideração o metabolismo relacionado ao tamanho corporal, verifica-se que a razão superfície/volume é menor em organismos maiores, o que acarreta a diminuição do gasto energético por grama de biomassa para a manutenção da homeostase (Begon, Townsend & Harper 2006). Além disso,

Hexacylloepus sp. apresentou maior abundância no ambiente epígeo e hipógeo quando comparado a *Heterelmis* sp., permitindo inferir que esta espécie consegue alocar melhor os recursos mesmo em um ambiente mais restritivo. Em geral, organismos maiores apresentam vantagens durante interações competitivas (Schoener 1983; Messina 2004), podendo se beneficiar por terem um menor custo energético na competição por interferência (Persson 1985).

A menor quantidade de matéria orgânica no ambiente hipógeo reforça a hipótese de que a restrição trófica no ambiente cavernícola aumenta as interações competitivas. Como exemplo, é possível citar genericamente as espécies troglóbias, que são mais especializadas a determinados habitats em função da maior competição (Sket 1999). Observou-se diferença significativa entre a matéria orgânica particulada fina (FPOM) e grossa CPOM. As morfoespécies analisadas são classificadas como coletores-catadores, grupo no qual os organismos alimenta-se de partículas inferiores a 10^3 μ m (FPOM). Diante disso, ressalta-se que a menor quantidade de recurso possivelmente foi um dos fatores que desencadeou a diferenciação morfológica.

Dois estudos com coleópteras (Dytiscidae) em ambientes subterrâneos e epígeos corroboram os resultados deste trabalho, pois também verificaram que espécies coocorrentes demonstraram diferença no tamanho corporal em função da competição (Vergnon et al. 2013; Scheffer et al. 2015). Tais estudos identificaram, respectivamente, que a razão do tamanho entre as espécies foi aproximadamente 1.6 e 1.3. No presente estudo, resultados similares foram observados, visto que a razão entre os espécimes (*Heterelmis* sp. e *Hexacylloepus* sp.) no ambiente hipógeo foi de 1.06. Contudo, os mesmos espécimes não apresentaram essa razão no ambiente epígeo (0.58). A maior diferença de tamanho corporal no ambiente subterrâneo, juntamente com a sobreposição de nicho mais evidente no epígeo (Fig. 6), corrobora com a hipótese de que a competição é mais pronunciada no ambiente hipógeo devido à escassez de recursos. Assim, os presentes dados sugerem a que assembleia hipógea foi moldada pelo princípio da similaridade limitante como também observado em outros trabalhos (Fišer, Blejec & Trontelj. 2012; Fišer et al. 2015).

Fišer, Blejec & Trontelj (2012) trabalhando com anfípodas subterrâneas, também observaram diferenças nas espécies em função do nicho, uma vez que verificaram que espécies coexistentes não se sobrepuseram morfológicamente. Tais autores afirmam que a dissimilaridade de atributos, observada entre os organismos, sugere que mecanismos baseados no nicho operam mesmo em ambientes extremos. Isso demonstra que ambientes oligotróficos ainda mantêm potencial para diversificação através da diferenciação de nicho (Wilson &

Stubbs 2012). Tais estudos, mais uma vez, corroboram os resultados deste trabalho, visto que foi observada uma maior plasticidade das espécies em diversificar o nicho em um ambiente pobre em recursos.

Os dados do presente trabalho sugerem que os organismos, além de evitarem a competição por diferenciação do tamanho corporal, também evitam a sobreposição de nicho pela ocorrência em condições ambientais distintas, como demonstrada pela análise de OMI. A alteração do nicho realizado do ambiente epígeo em relação ao hipógeo demonstrou maior influência de variáveis físicas (e.g. porcentagem de substrato fino e imersão) em detrimento das variáveis químicas. Dole-Olivier e colaboradores (2009) estudaram aquíferos e também observaram, para troglóbios, que a comunidade foi mais influenciada por variáveis geográficas, hidrológicas e históricas do que por variáveis químicas da água. Outros estudos em aquíferos também corroboram essa relação, o que demonstra que os organismos epígeos estruturam-se de forma semelhante aos organismos troglóbios (e.g. Duma, Bou & Gibert 2001; Hahn & Fuchs 2009; Paran et al. 2005).

Os resultados de OMI demonstraram que os organismos apresentam grande plasticidade ecológica, visto que no ambiente hipógeo os organismos correlacionaram-se negativamente à porcentagem de substrato fino e positivamente à porcentagem de substrato grande. Contudo, no ambiente epígeo, as morfoespécies correlacionaram-se negativamente a essas mesmas variáveis. A variabilidade ambiental é um dos fatores que pode favorecer a coexistência de espécies competidoras (Chesson 1985). O ambiente epígeo mostrou-se mais homogêneo (menor variabilidade de características físicas) quando comparado ao ambiente hipógeo. No entanto, embora o ambiente epígeo seja mais homogêneo, a alta oferta de recursos tróficos possibilitou a alta sobreposição do nicho entre estas espécies.

No ambiente hipógeo, mais heterogêneo, os organismos puderam escolher microhabitats mais apropriados às suas demandas ecológicas. De acordo com Merritt, Cummins & Berg (2008), *Heterelmis* sp. e *Hexacylloepus* sp. ocorrem preferencialmente em ambientes erosionais, comuns em locais de corredeiras cujo substrato predominante são pedras, seixos e cascalhos. Contudo, o ambiente epígeo foi caracterizado predominantemente como ambiente deposicional, cujas características principais são alta porcentagem de substrato fino e menor velocidade de correnteza. Diante disso, é possível afirmar que os organismos apresentaram no meio epígeo, uma alta correlação com as variáveis típicas de ambientes deposicionais, pelo fato desse ser o habitat disponível. Embora o habitat preferencial dos organismos não estivesse disponível, a alta oferta de recursos tróficos propiciou um maior nível de sobreposição de nicho. Contudo, na região hipógea, a heterogeneidade ambiental foi maior,

possibilitando que os organismos utilizassem o ambiente de acordo com as suas preferências ecológicas. Além disso, a menor oferta de recursos energéticos aparentemente forçou o distanciamento do nicho.

O presente estudo é o primeiro a demonstrar que organismos primariamente epígeos modificam sua distribuição do tamanho em ambientes subterrâneos. Portanto, isso permite inferir que tais ambientes aumentam a pressão competitiva entre as espécies, por se tratar de ambientes pobres em recursos alimentares.

Diante disso, é possível inferir que a competição é o principal processo ecológico que age sob a assembleia de Elmidae na Caverna Boqueirão da Nascente. É válido ressaltar que essa diferença morfológica bem como a modificação no nicho se deu em uma pequena escala espacial (165 metros na região hipógea e 165 metros na região epígea, adjacente à caverna). Tal fato demonstra que os organismos estudados apresentam alta plasticidade fenotípica, uma vez que foram capazes de modificar a dinâmica e a preferência ecológica de suas populações mesmo em pequenas escalas espaciais.

A colonização do ambiente subterrâneo é o primeiro evento em direção à evolução de organismos exclusivamente subterrâneos (Christiansen 1992). Segundo Culver, Kane & Fong (1995) organismos maiores tendem a ser selecionados em cavernas, muito provavelmente, pela ausência de predadores e o aumento da disponibilidade e variedade de alimento frente ao acréscimo no tamanho. Além disso, organismos maiores tendem a apresentar maior sucesso reprodutivo e passar à sua prole esse atributo, levando os organismos ao aumento do tamanho corporal no ambiente cavernícola. Diante disso, umas das principais adaptações morfológicas às cavernas incluem aumento no comprimento total, resultante do alongamento progressivo do corpo e apêndices (Culver 1892).

Os resultados do presente estudo trouxeram luz ao mecanismo ecológico de que os organismos utilizam a fim de minimizar a competição e que pode, em muitos casos, ser a razão da especiação de espécies no ambiente cavernícola, visto que em termos gerais, as espécies troglóbias são maiores que seus parentes epígeos. Embora, o presente estudo tenha aberto caminho para se compreender as diferenças no tamanho corporal de organismos em ambiente cavernícola, vale ressaltar que este trabalho apresenta limitações como o reduzido tamanho amostral e coleta em realizada uma única vez.

AGRADECIMENTOS

À equipe do CEBS pelo auxílio em campo e laboratório, especialmente ao Gilson Argolo pela ajuda na triagem do material. Aos funcionários e gestores do Parque Estadual da

Lapa Grande por cederem o alojamento, bem como pela atenção dispendida. VMM é grata pela fundação Vale pela bolsa concedida.

REFERÊNCIAS

- Allen, C.R., Garmestani A.S., Havlicek, T.D., Marquet, P.A., Peterson, G.D., Restrepo, C., Stow, C.A. & Weeks, B.E. (2006) Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses. *Ecology Letters*, **9**, 630–643.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M. & Sparovek, G. (2014) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, **22** (6), 711–728.
- Banks, M.J., Thompson, D.J. (1987) Lifetime reproductive success of females of the damselfly *Coenagrion puella*. *Journal of Animal Ecology*, **56**, 815–832.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*. 752pp. Blackwell Publishing, Oxford.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85** (7), 1771–1789.
- Chase, J.M. (2003). Experimental evidence for alternative stable equilibria in a benthic pond food web. *Ecology Letters*, **6**, 733–741.
- Chesson, P.L. (1985) Coexistence of Competitors in Spatially and Temporally Varying Environments: A Look at the Combined Effects of Different Sorts of Variability. *Theoretical Population Biology*, **28**, 263-287.
- Christiansen, K. (1992) Biological processes in space and time: cave life in the light of modern evolutionary theory. In 'The Natural History of Biospeleology'. (Ed. A. I. Camacho.), pp. 453–480. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC): Madrid, Spain.
- Compin, A. & Céréghino, R. (2003). Sensitivity of aquatic insect species richness to disturbance in the Adour-Garonne stream system (France). *Ecological Indicators*, **3**, (2):135-142. [http://dx.doi.org/10.1016/S1470-160X\(03\)00016-5](http://dx.doi.org/10.1016/S1470-160X(03)00016-5).
- Culver, D.C. & Pipan, T. (2009) *The biology of caves and other subterranean habitats*, pp. 273. Oxford University Press.
- Culver, D.C., Kane, T.C. & Fong, D.W. (1995) *Adaptation and natural selection in caves*.- Harvard University Press, pp. 223, Cambridge.
- Culver, D.C. (1982) *Cave life: evolution and ecology*, pp.189. Harvard University Press.
- Di Dato, P., Mancini, L., Tancioni, L. & Scardi, M. (2004) A neural network approach to the prediction of benthic macroinvertebrate fauna composition in rivers. In: Lek, S., Scardi, M., Vardonscot, P. & Jorgensen, S. *Modelling Community Structure in Freshwater ecosystems*. pp. 147-157. Springer-verlag.
- Dolédec, S., Chessel, D., Gimaret-Carpentier, C. (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology and Society*, **81**(10), 2914-2927.
- Dole-olivier, M.J., Malard, F., Martin, D., Bure, T.L. & Gibert, J. (2009) Relationships between environmental variables and groundwater biodiversity at the regional scale *Freshwater Biology*, **54**, 797–813
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**: 1-20.
- Dumas, P., Bou, C. & Gibert, J. (2001) Groundwater macrocrustaceans as natural indicators of the Ariège alluvial aquifer. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, **86**: 619–633.

- Farjalla, V.F., Srivastava, D.S., Marino, N.A.C., Azevedo, F.D., Dib, V., Lopes, P.M., Rosado, A.S., Bozelli, R.L. & Esteves, F.A. (2012) Ecological determinism increases with organism size. *Ecology*, **93**, (7), 1752–1759.
- Fišer, C., Blejec, A. & Trontelj, P. (2012) Niche-based mechanisms operating within extreme habitats: a case study of subterranean amphipod communities. *Biology Letters*, **8**(4), 578–81.
- Fišer, C., Luštrik, R., Sarbu, S., Flot, J.F. & Trontelj, P. (2015) Morphological Evolution of Coexisting Amphipod Species Pairs from Sulfidic Caves Suggests Competitive Interactions and Character Displacement, but no Environmental Filtering and Convergence. *PLoS ONE* 10(4): e0123535. doi:10.1371/journal.pone.0123535
- Gause, G.F. (1934) *The struggle for existence*. pp.192. Willians and Wilkins press, Baltimore.
- Gilbert, J. & Deharveg, L. (2002) Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. *BioScience*, **52** (6): 473–481.
- Hahn, H.J. & Fuchs, A. (2009) Distribution patterns of groundwater communities across aquifer types in south-western Germany. *Freshwater Biology*, **54**, 848– 860.
- Hardin, G. (1960) The competitive exclusion principle. *Science*, **131**: 1292–1297.
- Hutchinson, G.E. (1959) Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93** (870), 145–159.
- IEF. (2014) Estudo técnico para ampliação dos limites do parque estadual da lapa grande, município de Montes Claros, MG. pp.66. Belo Horizonte.
- Kleyer, M., Dray, S., Bello, F., Leps, J., Pakeman, R., Strauss, B., Thuiller, W. & Lavorel, S. (2012) Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science*, **23**, 805–821.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, **29**: 592–599
- Lamouroux, N., Dolédec, S. & Bayraud, S. (2004) Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 449–466.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E., Meave, J. & Pooter, L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, **91**(2), 386–398
- MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Society of Naturalists*, **101**, 377–385.
- Merritt, R.W., Cummins, K.W. & Berg, M.B. (2008) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 4aed, pp.1214 Kendall Hunt Publishing. Iowa.
- Messina, F.J. (2004) Predictable modification of body size and competitive ability following a host shift by a seed beetle. *Evolution*, **58**(12), 2788–2797.
- Oliver, I. & Beattie, A.J. (1996) Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology*, **1**(10), 99–109.
- Paran, F., Malard, F., Mathieu, J., Lafont, M., Galassi, D.M.P. & Marmonier, P. (2005) Distribution of groundwater invertebrates along an environmental gradient in a shallow water-table aquifer. In: *Proceedings of an International Symposium on World Subterranean Biodiversity* (Ed. J. Gibert). pp.99–105. University of Lyon, France.
- Passow, C.N., Greenway, R., Arias-Rodriguez, L., Jeyasingh, P.D. & Tobler, M. (2015) Reduction of Energetic Demands through Modification of Body Size and Routine Metabolic Rates in Extremophile Fish. *Physiological and Biochemical Zoology*, **88**(4), 371–383.
- Perry, G. & Pianka, E. (1997) Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 360–364.

- Persson, L. (1985) Asymmetrical Competition: Are Larger Animals Competitively. *The American Society of Naturalists*, **126**(2), 261-266.
- Pyke, G.H. (1977) Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology*, **52**(2), 137-154.
- R Core Team. (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robinson, B.W. & Wilson, D.S. (1998) Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. *The American Society of Naturalists*, **151**(3), 223-235.
- Scheffer, M. & Nes, E.H.V. (2006) Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**(16), 6230–6235.
- Scheffer, M., Vergnon, R., Nes, E.H.V., Cuppen, J.G.M. & Peeters, E.T.H.M. (2015) The Evolution of Functionally Redundant Species; Evidence from Beetles. *PLoS ONE* 10(10): e0137974
- Schluter, D. (2000) *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, New York, U.S.A. In: Siström M, Edwards DL, Donnellan S, Hutchinson M. 2012. Morphological differentiation correlates with ecological but not with genetic divergence in a *Gehyra* gecko. *Journal Evolutionary Biology*, **25**(4), 647–660.
- Schoener, T.W. (1983) Reviewed Field Experiments on Interspecific Competition. *The American Society of Naturalists*, **122** (2), 240-285.
- Segura, M.O., Siqueira, T. & Fonseca-Gessne, A.A. (2013) Variation in body size of *Phanocerus clavicornis* Sharp, 1882 (Coleoptera: Elmidae: Larinae) in Atlantic Rainforest streams in response to hydraulic disturbance. *Brazilian Journal of Biology*, **73** (4), 747-752.
- Sket, B. (1999) The nature of biodiversity in hypogean waters and how it is endangered. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 1319–1338.
- Smith, F.A. & Lyons, S.K. (2011) How big should a mammal be? A macroecological look at mammalian body size over space and time. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **366**, 2364–2378.
- Thorne, A.D., Pexton, J.J., Dytham, C. & Mayhew, P. (2006) Small body size in an insect shifts development, prior to adult eclosion, towards early reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **273**, 1099–1103 doi:10.1098/rspb.2005.3416
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B. (2005) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 347-357.
- Vergnon, R., Leijts, R., Nes, E.H.V. & Scheffer, M. (2013) Repeated Parallel Evolution Reveals Limiting Similarity in Subterranean Diving Beetles. *The American Society of Naturalists*, **182**(1), 67-75
- Wilson, J.B. & Stubbs, W.J. (2012) Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh. *Journal of Ecology*, **100**, 210–221

ARTIGO 3

A CAVERNA SELECIONA ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE INSETOS AQUÁTICOS?

Artigo redigido conforme as normas da revista científica “Functional Ecology”. ISSN: 1365-2435 (versão preliminar).

Resumo: Ambientes subterrâneos oferecem uma oportunidade singular para estudos ecológicos, uma vez que são mais estáveis e apresentam comunidades mais simplificadas. O uso de atributos funcionais tem se tornado comum em estudos ecológicos, uma vez que permitem identificar mudanças na estrutura funcional da comunidade e, portanto, inferir alterações no funcionamento do ecossistema. Sendo assim, o presente estudo teve por objetivo verificar se as restrições ambientais do ambiente subterrâneo selecionam atributos funcionais da assembleia de insetos aquáticos, bem como verificar diferenças da diversidade funcional entre os ambientes epígeo e hipógeo. A amostragem ocorreu em um trecho epígeo e um hipógeo do rio Pai João, na área do Parque Estadual da Lapa Grande-Montes Claros-MG. A análise RLQ e fourth-corner foram conduzidas a fim de verificar relação entre atributos funcionais e as variáveis ambientais. A RLQ demonstrou que os insetos aquáticos são estruturados pelas variáveis físicas e não apresentou relação significativa entre atributos funcionais e a composição dos insetos aquáticos. Contudo, a fourth-corner demonstrou relação significativa entre alguns atributos e variáveis ambientais, ressaltando a complementariedade das análises. A diversidade funcional demonstrou-se maior na seção epígea do rio, uma vez que o ambiente hipógeo é mais restritivo. Estudos com atributos e diversidade funcional em ambientes cavernícolas são ainda incipientes e trazem importantes informações, uma vez que permitem verificar modificações na comunidade frente a alterações ambientais. Informações sobre diversidade funcional podem trazer dados relevantes para ações de manejo e conservação de ambientes subterrâneos.

Palavras chaves: atributos funcionais, RLQ, hipógeo, diversidade funcional, insetos aquáticos, hábitat físico.

Abstract: Subterranean environments offer a unique opportunity for ecological studies, since they are more stable and have more simplified communities. The use of functional attributes has become common in ecological studies as they permit identification of changes in the community functional structure and therefore infer alterations in ecosystem functioning. As such, this present study sought to verify if the environmental constraints of the subterranean environment select functional attributes in the macroinvertebrate benthic community, as well as to verify differences in functional diversity between epigeal and hypogean environments. Sampling occurred in epigeal and hypogean stretches of the Pai João River, in the area of the Lapa Grande State Park in Montes Claros, MG. The RLQ and fourth-corner analysis were conducted to verify the relationship between functional attributes and environmental variables. The RLQ demonstrated that the community is structured by the physical variables and presented no significant relationship between functional attributes and community composition. However, the fourth-corner showed a significant relationship among some attributes and environmental variables, highlighting the complementary nature of the analysis. Functional diversity was found to be higher in the epigeal section of the river, since the hypogean environment is more restrictive. Studies on attributes and functional diversity in cave environments are still incipient and provide important information, as they allow to verify community modifications facing environmental alterations. Information on functional diversity can provide relevant data for management and conservation actions in subterranean environments.

Keywords: functional attributes, RLQ, hypogean, functional diversity, aquatic insects, physical habitat.

INTRODUÇÃO

Áreas cársticas são extremamente comuns nos diferentes continentes, representando de 10 a 15 % da superfície terrestre (Ford & Willians 2007). Em tais regiões, os rios são descontínuos, uma vez que frequentemente tornam-se subterrâneos, sendo posteriormente “devolvidos” aos sistemas superficiais. As zonas hipógeas (subterrâneas) constituem-se de inúmeras fissuras e condutos pelos quais a água flui, tendendo, em algum ponto, a confluir para a superfície (Gillieson 1996).

A diferença mais marcante entre os ambientes epígeos e hipógeos é a ausência de luz nestes últimos (Culver & Pipan 2009; Romero 2009), que tem reflexos diretos na disponibilidade de recursos tróficos. A ausência de luz impede o desenvolvimento de organismos fotossintetizantes, o que faz com que sistemas hipógeos tendem a oligotrofia. Outra diferença entre as comunidades de riachos subterrâneos e epígeos é a fonte de obtenção de energia (Gillieson 1996; Simon & Benfield 2001; Simon et al. 2003; Culver & Pipan 2009). Águas subterrâneas são consideradas heterotróficas por dependerem do aporte externo de recursos energéticos (Simon et al. 2003). O ecossistema subterrâneo é entendido como um sistema aberto, uma vez que ocorre troca de matéria e energia com ambiente epígeo. O processamento da matéria orgânica no ambiente hipógeo se dá por diferentes vias (físico e biológico), essa ciclagem no ambiente subterrâneo por vezes influenciam águas superficiais (Simon & Benfield 2001; Schmidt & Hahn 2012).

Riachos subterrâneos bem como águas superficiais não são componentes isolados no sistema hidrológico, visto que interagem de inúmeras formas com os outros componentes do sistema (Sophocleou 2002). A zona de transição entre os dois ambientes desempenha um papel fundamental nesta interação, uma vez que estas regiões ecotonais permitem a troca de energia e de organismos (Kalbus et al. 2006).

Os ambientes cavernícolas apresentam inúmeras restrições ambientais e podem, conceitualmente, ser considerados “extremos”, uma vez que frequentemente possuem fatores de estresse físico-químico que requerem dos organismos adaptações para tolerarem tais pressões ambientais. Ambientes estressantes também se diferem dos demais por apresentarem diferenças ecológicas decorrentes do gradiente ambiental (Tobler 2008). Em ambientes nos quais o estresse ambiental compreende a principal força ecológica, o filtro ambiental tende a agrupar fenotipicamente as espécies, de modo que elas tendem a apresentar atributos funcionais semelhantes (Webb et al. 2002; Cornwell et al. 2006).

Atributos funcionais compreendem características que refletem a adaptação de uma espécie a determinadas pressões ambientais (Townsend & Hildrew 1994). Os atributos

dividem-se em dois grupos: atributos biológicos (e.g. ciclo de vida, tempo de vida, tamanho corporal máximo, locomoção, estratégia de alimentação e reprodutiva, características comportamentais e fisiológicas) e ecológicos (e.g. tolerância às variáveis ambientais, preferência de habitat, distribuição geográfica, dentre outros) (Menezes et al. 2010).

O número de estudos referentes a atributos funcionais têm crescido nos últimos anos, já que tais atributos permitem avaliar as respostas das comunidades frente às alterações ambientais utilizando características biológicas e ecológicas das espécies (e.g. Pollard & Yuan 2010; Colzani et al. 2013; Saito et al. 2015a). As informações geradas por meio destes estudos permitem a tomada de decisão para gestão e manejo dos ecossistemas.

A presença, abundância e a diversidade de um conjunto de atributos funcionais podem ser utilizadas para estimar componentes específicos da diversidade (de Bello et al. 2010). Avaliações baseadas nos atributos funcionais são alicerçadas em características biológicas e fisiológicas dos organismos e não necessitam de identificação taxonômica refinada, podendo ser universalmente utilizadas em monitoramentos ambientais (Menezes et al. 2010). Além disso, o funcionamento dos ecossistemas pode ser afetado por certos atributos funcionais, uma vez que influenciam no desempenho dos organismos no ambiente (McGill et al. 2006). Um exemplo disso é a enorme importância de alguns organismos na atenuação de poluentes, ciclagem de nutrientes e manutenção da condutividade hidráulica em sistemas subterrâneos (Sinton 1984; Danielopol 1989; Jeon & Madsen 2013).

Poucos estudos em ambientes cavernícolas têm avaliado os atributos funcionais das espécies, contudo, tais estudos limitam-se aos atributos morfológicos e não avaliam atributos ecológicos (e.g. Fišer et al. 2012; Fernandes et al. 2016). Embora com escopo totalmente distinto do presente trabalho, tais estudos têm trazido inúmeros avanços para melhor compreender a estruturação dos organismos aquáticos, bem como elucidar a evolução e convergência de determinados atributos no ambiente subterrâneo.

O ambiente cavernícola é considerado um laboratório natural por apresentar estabilidade climática e ambiental (Poulson & White 1969). O meio subterrâneo é muitas vezes considerado extremo e, portanto, oferece uma ótima oportunidade para estudos ecológicos. Além disso, trabalhos nesse tipo de ambiente podem contribuir para responder importantes questões biológicas, na área de adaptação, especiação e evolução (Culver & Pipan 2009). Por fim, o ambiente subterrâneo é uma cópia simplificada das comunidades epígeas, o que possibilita estudar interações entre os organismos de forma mais acurada (Culver 1982).

Diante disso, o objetivo do presente estudo foi: *i*) verificar se a caverna age como um filtro ambiental sob os insetos bentônicos (selecionando atributos e tornando a assembleia hipógea funcionalmente mais homogênea) e *ii*) se as restrições ambientais do ambiente cavernícola diminuem a diversidade funcional.

METODOLOGIA

Área de Estudo:

A área amostrada situa-se dentro Parque Estadual da Lapa Grande (PELG), município de Montes Claros-MG, estando associada a carbonatos proterozoicos do Grupo Bambuí, que por sua vez fazem parte do Crato São Francisco (Travassos & Oliveira 2016). O PELG compreende 7,6 mil hectares do município (IEF 2014), e protege um complexo de cavernas e mananciais que são fonte de abastecimento de água para Montes Claros e municípios vizinhos. O Clima da região é classificado como As (clima tropical com verão seco), cuja temperatura no mês mais frio encontra-se acima de 18°C e a precipitação do mês mais seco em torno de 25 mm Alvares (2014).

O Parque insere-se no bioma Cerrado, segundo maior bioma do Brasil em área (Ribeiro & Walter 2008), sendo considerado um dos *hotspots* de maior relevância para conservação da biodiversidade (Myers et al. 2000). As fitofisionomias predominantes no PELG são as formações florestais Mata Seca Decídua, que ocorrem tipicamente em afloramentos rochosos e solos de origem calcária (Ribeiro & Walter 2008).

O trecho amostrado do rio Pai João percorre toda a extensão da caverna Boqueirão da Nascente (Lat 16.712645 Long: 43.941671), a qual apresenta 620 m de desenvolvimento linear e desnível de 4,5m (Fig.1).

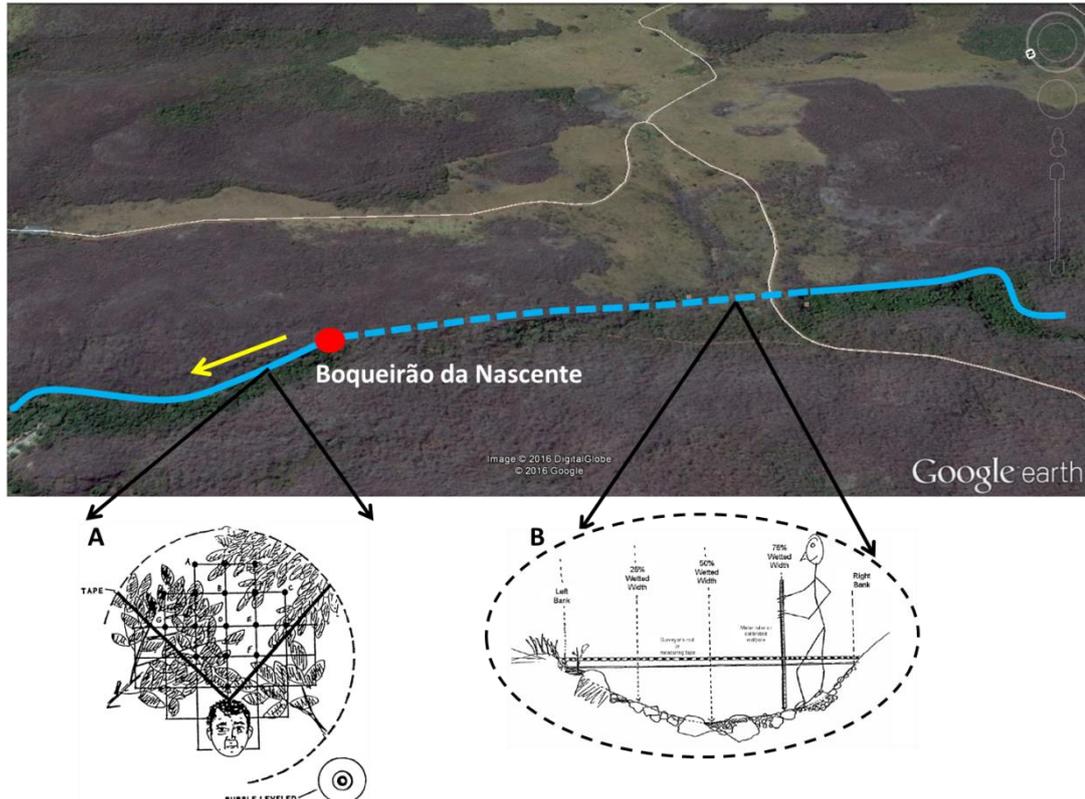


Figura 1: Imagem do Google Earth com o ponto vermelho representando a entrada da caverna Boqueirão da Nascente. A linha azul representa o trecho epígeo do rio, a linha tracejada representa o trecho hipógeo e a seta representa o sentido do rio. A e B: demonstram o esquema de medidas realizadas para coleta de variáveis físicas em 23 pontos amostrais, de acordo com o protocolo de hábitat físico (figura adaptada de Peck et al. 2006). A: medidas realizadas na seção hipógea e epígea. B: medidas da cobertura do dossel com auxílio do densiômetro realizada na região epígea.

Coleta de dados:

Macroinvertebrados bentônicos

Os espécimes foram coletados com auxílio de uma rede de Surber (250 mm x 250 mm, malha de 0.5mm) em 23 pontos dispostos a cada 15 m. A fim de amostrar todo o gradiente de alteração ambiental do meio subterrâneo para o superficial, foram estabelecidos 11 pontos na região epígea do rio, 1 na região ecotonal (junto à linha d'água, isto é, a projeção do teto onde inicia-se a caverna) e 11 na seção hipógea do rio. Todas as variáveis foram coletadas no sentido jusante para montante, a fim de não alterar os parâmetros dos pontos subsequentes.

Cada ponto amostral foi composto por quatro subamostras, as amostragens foram realizadas de forma a representar a maior quantidade possível de micro-habitats em cada unidade amostral. A amostragem foi realizada em um único evento, durante o período de seca na região (Agosto de 2015).

O material coletado foi armazenado em potes plásticos e preservado em álcool (70%) para posterior identificação. Os espécimes coletados foram triados com auxílio de estereomicroscópio (modelo Stemi 2000, marca: Zeiss) no Centro de Estudo em Biologia Subterrânea (CEBS) da Universidade Federal de Lavras (UFLA) e identificados até nível de gênero (exceto para alguns indivíduos, que foram identificados até família), com auxílio de chaves de identificação (Pescador et al. 2004; Souza et al. 2007; Calor 2007; Pinho 2008; Merritt et al. 2008, Segura et al. 2013).

Os atributos funcionais dos organismos coletados englobam dados ecológicos e da história de vida dos espécimes (APÊNDICE A). Os atributos foram estabelecidos através de literatura específica (Obi & Corner 1986; Sites & Nichols 2001; Corbet et al. 2006; Poff et al. 2006; Merritt et al. 2008; Thomson & Holzenthal 2010; Colzani et al. 2013; Conti et al. 2014; Saito et al 2015b) e uso do banco de dados (EPA 2012) que engloba informações de macroinvertebrados bentônicos da América do Norte, uma vez que não existem estes parâmetros estabelecidos para grande parte das espécies presentes na América do Sul.

Parâmetros abióticos

As variáveis físico-químicas do rio foram coletadas por meio de uma sonda multiparâmetro Horiba U-50. Tais variáveis foram: temperatura, oxigênio dissolvido, condutividade elétrica, turbidez, sólidos totais dissolvidos (TDS) e pH.

As coletas de dados abióticos ocorreram antes da coleta dos invertebrados, a fim de evitar alteração nas variáveis. Em cada ponto amostrado, o habitat físico foi caracterizado segundo o protocolo modificado de Peck et al. (2006). Na região epígea, no centro de cada transecto, foram realizadas 6 medidas da cobertura do dossel com auxílio de um densímetro (Fig. 1A). O protocolo mensura variáveis como tamanho do sedimento, porcentagem de imersão do substrato, profundidade, largura molhada, correnteza, presença de matéria orgânica no corpo aquático em cada transecto transversalmente, dos quais são tomadas 5 medidas destas variáveis (Fig. 1B).

Análises estatísticas

Para avaliar a resposta dos atributos funcionais ao ambiente, realizou-se as análises RLQ (Dolédec et al. 1996) e fourth-corner (Legendre et al. 1997), que são complementares, e quando combinadas aumentam o poder de identificação da associação dos atributos funcionais às variáveis ambientais (Dray et al. 2014).

Ambas as análises avaliam simultaneamente três tabelas: variáveis ambientais (R), distribuição das espécies entre as amostras (L) e atributos funcionais das espécies (Q) (Dray & Legendre 2008; Dray et al. 2014).

A RLQ realiza uma análise de dupla inércia das tabelas R e Q, estabelecendo ligação entre o ambiente e os atributos das espécies através da tabela L (abundância das espécies ou dados de presença), produzindo uma ordenação simultânea das três tabelas (Dolédec et al. 1996). A tabela R, formada por variáveis ambientais, foi padronizada a fim de igualar as escalas (média 0, desvio padrão igual a 1). Antes da ordenação feita pela análise de RLQ, realizou-se separadamente a ordenação para cada tabela. Diante disso, realizou-se análise de correspondência (CA) para a tabela de espécie (L) e análise de componentes principais (PCA) para a tabela de variáveis ambientais (Q), sendo esta ponderada pelos escores da CA. Por fim, realizou-se uma análise de correspondência múltipla (ACM) para a matriz de atributos funcionais(Q), sendo os escores da CA igualmente usados como peso.

A ordenação das três tabelas foi realizada (RLQ) com base nos escores da tabela de espécie (L). Sendo assim, a análise selecionou os eixos de ordenação que maximizaram a covariância entre as combinações lineares de R e Q (Dolédec et al. 1996).

Como proposto por Dray & Legendre (2008), para evitar o erro do tipo I, foram executados dois modelos de permutação (Modelo 2 e Modelo 4), uma vez que o método proposto por Dolédéc et al. (1996) realiza somente um teste global. A fim de testar a hipótese de que as espécies não são distribuídas randomicamente, independentemente das variáveis ambientais, realizou-se o modelo nulo 2 (Dray & Legendre 2008), no qual permuta-se as linhas da tabela de variáveis ambientais (R). Além disso, testou-se também o modelo nulo 4, no qual permuta-se as linhas da tabela de atributos (Q) e testa-se a hipótese de que a distribuição das espécies ocorre em função do ambiente e não das adaptações dos organismos (atributos).

A análise fourth-corner testa múltiplas associações entre um atributo e uma variável ambiental (Dray et al. 2014), além de avaliar a significância das relações entre cada atributo e cada variável ambiental por meio de testes de permutação. A fim de evitar o erro tipo I, os resultado dos Modelos 2 e 4 foram combinados para a realização desta análise. A significância da relação entre os atributos e variáveis ambientais foi testada através de 49999 permutações. As análises foram realizadas usando o pacote “ade4” (Dray & Dufour 2007) para programa R (*Development Core Team*, 2015).

A fim de realizar a análise de diversidade funcional (D.F.) construiu-se um dendrograma, baseado na matriz de atributos funcionais, através do método de ligação pela a média do grupo (UPGM) utilizando-se do índice Gower. Posteriormente, a D.F. alfa e beta dos insetos aquáticos foram calculadas com base no comprimento total dos ramos do dendrograma (Petchey & Gaston 2002). Calculou-se também os componentes da beta

diversidade (aninhamento e substituição). As análises foram realizadas no programa R com auxílio do pacote estatístico BAT (Cardoso et al. 2015).

RESULTADOS

As variáveis analisadas (excetuando-se temperatura e porcentagem de substrato médio) não apresentaram diferenças significativas entre os ambientes epígeo e hipógeo (APÊNDICE B). Além disso, o ambiente subterrâneo apresentou menores porcentagens de matéria orgânica (APÊNDICE C).

Os primeiros dois eixos da RLQ extraíram, respectivamente, 64.3% (autovalor: 0.0994) e 23.6%(0.03647) da co-inércia total (Fig. 3). As ordenações separadas da análise de RLQ indicaram que o primeiro eixo da variabilidade explicada pela análise das variáveis ambientais (PCA) e pela análise dos atributos funcionais (ACM) representaram, respectivamente, 43.98% e 12.38%. No entanto, embora as análises separadas não tenham demonstrado um gradiente ambiental claro, no gráfico gerado pela PCA das variáveis ambientais ponderadas pelos gêneros é possível notar a dissimilaridade entre os ambientes epígeo e hipógeo em função das variáveis ambientais (Fig. 4).

As dissimilaridades entre a assembleia epígea e a hipógea ocorrem em função das distintas condições ambientais observadas entre os dois sistemas, visto que as relações entre as variáveis estruturais do hábitat e os gêneros mostraram-se significativas (modelo nulo 2 $p=0.01248$, teste de Monte Carlo 49999 permutações). Desta forma, a composição da assembleia nos ambientes (epígeo e hipógeo) é dependente das características físicas. No entanto, o modelo 4 não apresentou significância, o que demonstra que a distribuição das espécies entre os locais não ocorre em função dos atributos funcionais. Embora o modelo 4 não tenha mostrado significância e, portanto, de modo geral, os organismos não distribuem-se em função de seus atributos funcionais, a análise fourth-corner demonstrou relação significativa ($P < 0.05$) entre quatro variáveis ambientais (% de substrato fino, % de substrato médio, % imersão e ambiente) e dois atributos funcionais (forma do corpo e reofilia) distribuídas em 5 categorias (Fig. 5).

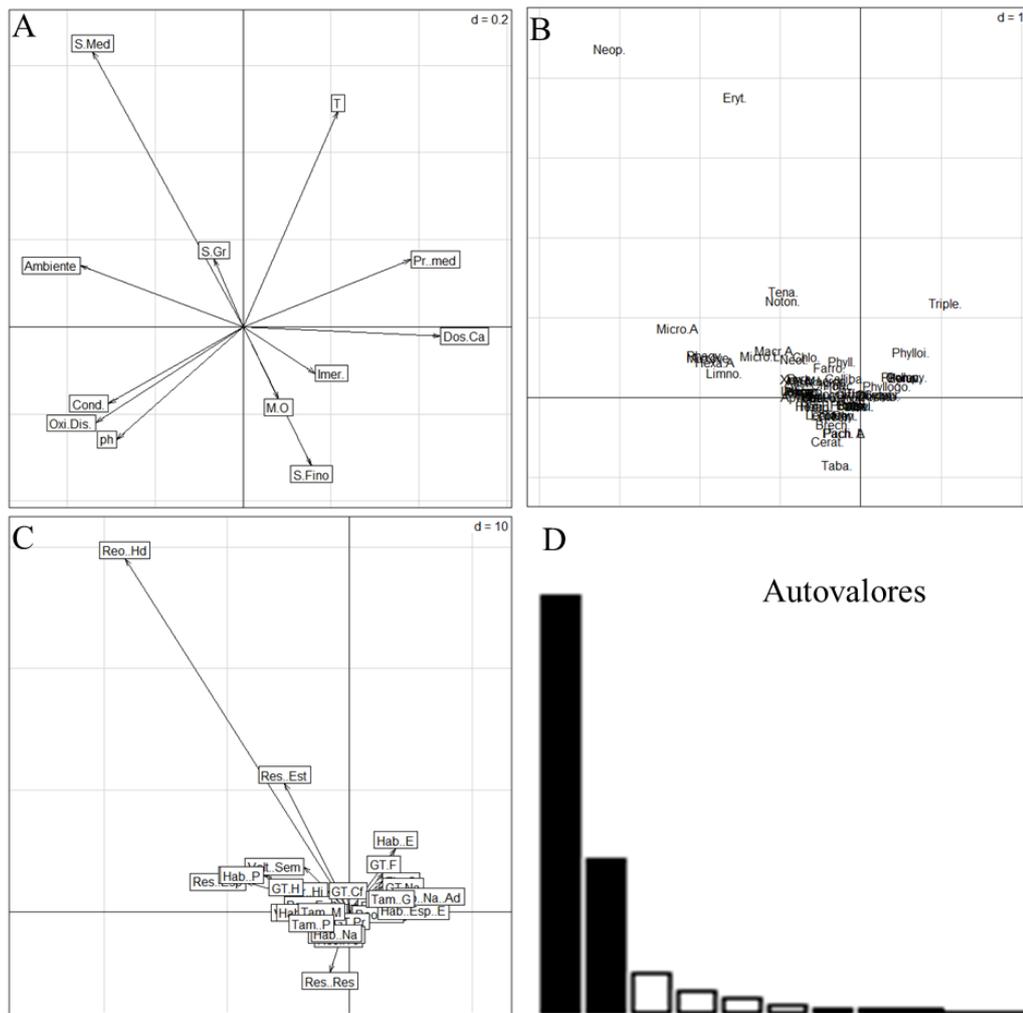


Figura 3: Análise de componentes principais (PCA) demonstrando a covariação das variáveis ambientais A, gêneros B, atributos funcionais C e D os autovalores dos eixos da RLQ.

A diversidade funcional (α) mostrou-se maior no ambiente epígeo (57.8) do que no ambiente hipógeo (38.3). A diversidade funcional β total, de substituição e de aninhamento foi, respectivamente, de 0.917, 0.005 e 0.911. Os dados foram verificados quanto à confiabilidade, de acordo com a intensidade da amostra e utilizando dados de abundância. Portanto, foi possível perceber que com o aumento do número de amostras houve o decréscimo da substituição e aumento do aninhamento (Fig. 6).

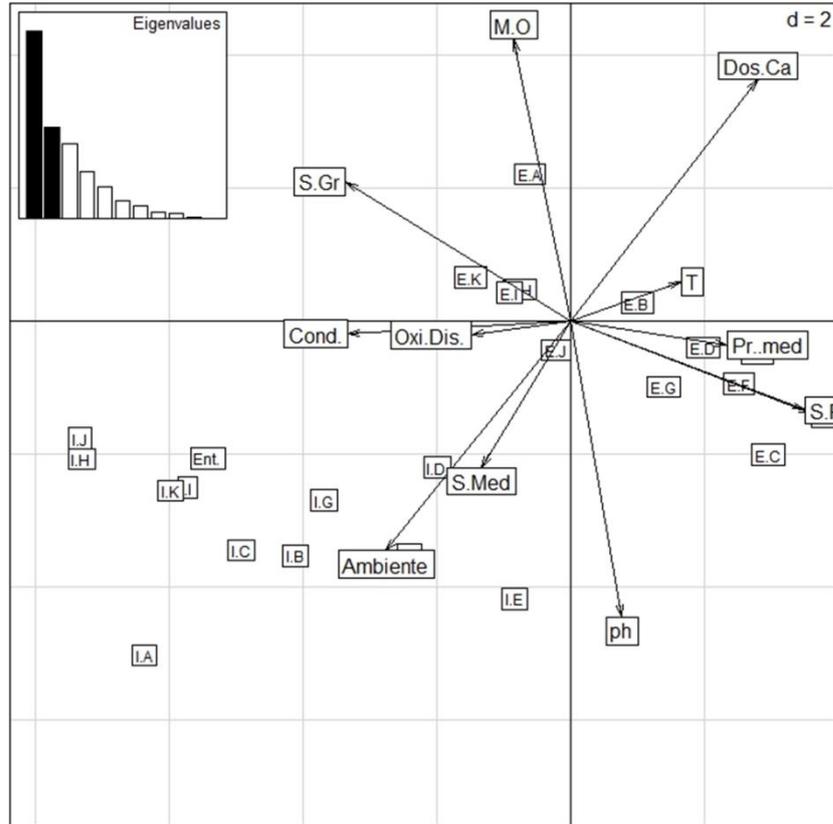


Figura 4: PCA das variáveis ambientais ponderadas pela análise de correspondência das espécies.

	Imer.	S.fino	S.med	Ambiente
For.(Hi)				
For.(Nh)				
Reo.(De)				
Reo.(Er)				
Reo.(Hd)				

Figura 5: Correlações da fourth-corner entre atributos dos gêneros (linhas) e variáveis ambientais (colunas) que apresentaram relação significativa entre si. Células vermelhas demonstram correlações negativas e azuis positivas ($p < 0.05$, baseado em 4999 aleatorizações). Abreviações: Imer.:porcentagem de imersão, S.fino: porcentagem de substrato fino no canal, S.med: porcentagem de substrato médio no canal. For.(Hi) e (Nh): forma hidrodinâmica e não hidrodinâmica. Reo.(De), (Er), e (Hd), deposicional, erosional e hidrófita, respectivamente.

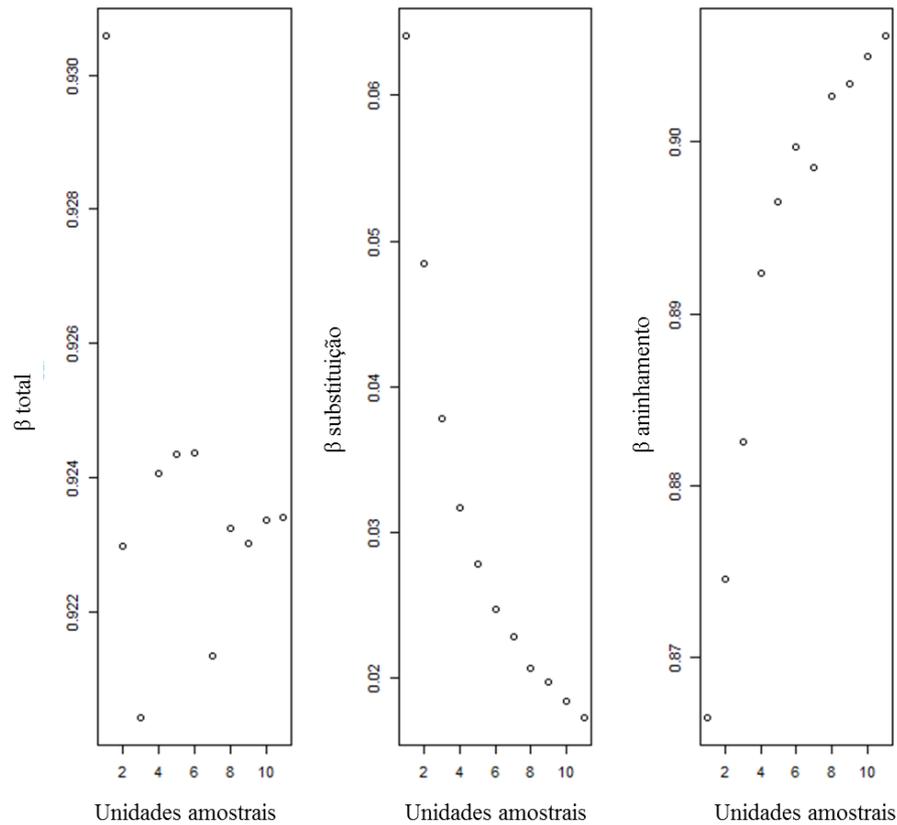


Figura 6: Valores da diversidade β total, β de substituição e β de aninhamento com o processo de acumulação de amostras entre os ambientes epígeo e hipógeo.

DISCUSSÃO

Os resultados do presente estudo corroboraram a hipótese de que o ambiente hipógeo reduz a diversidade funcional de insetos aquáticos, em função das restrições ambientais impostas aos organismos. Além disso, verificou-se que a ocorrência dos indivíduos foi, de modo geral, determinada pelas variáveis ambientais.

O ambiente cavernícola funciona como um filtro ambiental e, portanto, somente algumas espécies do pool regional são capazes de sobreviver no ambiente hipógeo (Kraft et al. 2015). Os filtros ambientais têm influência sobre a probabilidade de determinadas espécies, com atributos funcionais específicos, persistirem em uma comunidade local (Poff 1997). Uma espécie, bem como seus atributos, somente será filtrada pelas restrições ambientais caso apresente pré-adaptações ao ambiente subterrâneo (Christiansen 2005). Um atributo bastante comum no ambiente hipógeo é o hábito generalista. Assim, tendem a prevalecer espécies em habitats subterrâneos que apresentam maior plasticidade ecológica (Trajano & Cobolli 2012).

A análise RLQ apresentou valores significativos somente para o modelo 2, o que demonstra que a assembleia foi estruturada pelas variáveis ambientais e, portanto, os atributos funcionais não são determinantes na ocorrência dos organismos. Isso muito provavelmente ocorre em função da comunidade hipógea ser uma subamostra da comunidade epígea. Embora todas as variáveis, excetuando-se a temperatura e porcentagem de substrato médio, mostraram diferenças significativa entre os ambientes, os organismos encontram-se sob condições semelhantes, visto que ocorrem no mesmo riacho. Diante disso, a variação entre os ambientes não foi capaz de diferenciar a assembleia quanto aos atributos funcionais. Esta informação é corroborada pelo alto valor da diversidade funcional β por aninhamento, que reflete que a assembleia hipógea é uma fração da assembleia local. Desta forma, as características frequentemente atribuídas como “extremas” do ambiente cavernícola não foram capazes de moldar, em um tempo ecológico, diferenciações de atributo suficientemente significativas para atuar na distribuição dos organismos.

Embora o modelo 4 não tenha mostrado relação entre os atributos e a ocorrência das espécies, a análise fourth-corner demonstrou relação significativa entre os atributos: forma hidrodinâmica e não hidrodinâmica com a porcentagem de substrato médio e fino. As porcentagens de substratos fino, médio e grande refletem a velocidade da correnteza do ambiente, uma vez que as partículas finas se depositam somente em locais com baixa correnteza (Wood 1997). Sendo assim, a forma hidrodinâmica do corpo é um reflexo da condição de maior velocidade, uma vez ser hidrodinâmico reduz a pressão de arrasto (Statzner 1988). A região epígea demonstrou porcentagens maiores de substrato fino e imersão, enquanto a região hipógea apresentou porcentagens maiores de substrato médio e grande. Sendo assim, era de se esperar que o ambiente epígeo e hipógea apresentassem relação inversa aos atributos forma do corpo (hidrodinâmico e não hidrodinâmico) e reofilia (deposicional e erosional) o que não foi demonstrado pela análise, uma vez que estas condições foram percebidas em ambos os ambientes. Contudo, organismos associados à macrófitas aquáticas ocorreram somente no ambiente epígeo.

É de conhecimento que a comunidade dos ambientes epígeo e hipógea são representantes opostos de um contínuo, cuja comunidade epígea é estruturada basicamente por grande disponibilidade de recurso e a comunidade hipógea estruturada por baixa disponibilidade (Prous et al. 2004; Hüppop 2005; Culver & Pipan 2009). A restrição trófica, dentre outras restrições, age como uma pressão simplificadora da comunidade subterrânea, uma vez que inúmeros atributos funcionais dos insetos aquáticos no epígeo também foram

encontrados no ambiente hipógeo, embora, em menor número de espécies e abundância, o que explica o alto valor de aninhamento.

A diversidade funcional α mostrou-se maior no ambiente epígeo em função do ambiente subterrâneo ser mais restritivo. A ação da caverna como filtro ambiental tem reflexo no tipo de assembleia formada, apresentando espécies mais tolerantes e generalistas.

Embora águas subterrâneas apresentem menor diversidade, tais ambientes são ecossistemas únicos, com fauna e funcionamento peculiar. A diversidade β demonstrou-se elevada, o que reflete a alta variação dos insetos aquáticos entre os ambientes epígeo e hipógeo em função da riqueza. Costa & Melo (2008) estudaram três rios e verificaram que a diversidade β foi maior entre habitats do mesmo riacho do que habitats similares de riachos diferentes. Tal fato corrobora os resultados do presente estudo, uma vez que o trabalho foi realizado em pequena escala espacial, e ainda sim apresentou uma alta diversidade β .

A menor diversidade funcional em um ambiente implica em menor redundância funcional entre espécies, o que pode tornar a comunidade mais vulnerável a impactos (Laliberté et al. 2010). A baixa diversidade funcional do ambiente subterrâneo torna-o mais susceptível à perda de funções ambientais o que, por conseguinte, afeta no funcionamento do ecossistema.

Um recente estudo com isópodes, no Brasil, verificou que o ambiente hipógeo apresentou maior diversidade funcional do que o epígeo, em função da alta dispersão fenotípica (Fernandes et al. 2016). Embora tais autores tenham encontrado maior diversidade funcional no ambiente subterrâneo, cabe ressaltar que o estudo citado levou em consideração espécies troglóbias e seus respectivos troglomorfismos. A inclusão destas espécies considerou na análise estruturas morfológicas ligadas à evolução ao ambiente cavernícola, que obviamente aumentaria a diversidade funcional, uma vez que tais características estão ausentes no ambiente epígeo. O estudo de Cardoso (2012), realizado com aranhas, demonstrou maior diversidade funcional no ambiente epígeo, uma vez que considerou somente atributos ecológicos. Estudos com resultados conflitantes demonstram a variabilidade da diversidade funcional entre os taxa, e ressalta a necessidade de estudos mais detalhados e que envolvam o maior número de taxa possível, a fim de evitar a perda de informações, que poderão ser usadas em medidas de manejo.

Com relação aos componentes da β diversidade os ambientes apresentaram baixa taxa de substituição (0.005). O baixo valor demonstra que a caverna não possui restrição ambiental suficiente para promover um alto *turnover* de espécies. Além disso, a substituição tem relação inversa ao aninhamento (Leibold & Mikkelsen 2002), portanto, verificou-se alto valor de

aninhamento entre os ambientes (0.911). O padrão aninhado pode ocorrer por diferenças na diversidade de nichos disponíveis, capacidade de dispersão dos organismos ou por barreiras físicas (Cutler 1994; Legendre 2014).

É notória a relação da diversidade com a manutenção da saúde ambiental e serviços ecossistêmico, assim sendo, a proteção e o manejo de rios em regiões cársticas devem levar em consideração todos os componentes do rio (hipógeo e epígeo), a fim de conservar todos os elementos da diversidade.

Embora a caverna seja uma subamostra do ambiente epígeo, diante de um impacto o ambiente subterrâneo sofrerá danos maiores quando comparado ao meio externo, uma vez que a baixa diversidade funcional no ambiente hipógeo resultará na eliminação da função no ambiente. A perda ou mudança na distribuição de funções no ambiente têm como consequência a diminuição da resiliência ambiental (Allen 2005). Portanto, a fim de manter as funções ecológicas no meio hipógeo é necessária a conservação de toda extensão epígea do riacho.

Estudos de ecologia aquática em ambiente cavernícola, geralmente, priorizam espécies troglóbias, portanto, ainda é incipiente o conhecimento sobre a função e importância de organismos epígeos para o ambiente cavernícola. Assim sendo, é de grande relevância trabalhos que avaliem a função de espécies epígeas no ambiente hipógeo, principalmente com o intuito de investigar a participação dessas espécies na cadeia trófica e ciclagem de nutrientes no ambiente subterrâneo.

O presente estudo demonstrou que embora a caverna aja como filtro ambiental ela não foi capaz de agrupar atributos funcionais, uma vez que a assembleia, bem como os atributos são uma subamostra da assembleia epígea. Isso traz relevante contribuição à gestão de águas subterrâneas, visto que a conservação dos atributos funcionais no ambiente hipógeo somente é possível através da conservação da comunidade epígea. Futuros estudos são fundamentais para melhor compreender o ambiente hipógeo, uma vez que na área amostrada ocorreram somente espécies epígeas. Portanto, a dinâmica em ambientes com espécies troglóbias, muito provavelmente, é distinta. Assim sendo, é fundamental realizar estudos com insetos aquáticos em que haja a presença de espécies troglóbias, cuja dinâmica ecológica e interação entre espécies epígeas merece ser investigado.

AGRADECIMENTOS

Aos integrantes do CEBS pelo auxílio em campo e em laboratório, especialmente ao Gilson Argolo pela enorme ajuda na triagem do material. Aos funcionários do Parque

Estadual da Lapa Grande, pela receptividade. VMM é grata pela fundação Vale pela bolsa concedida.

REFERÊNCIAS

- Allen, C.R., Gunderson, L. & Johnson, A.R. (2005) The use of discontinuities and functional groups to assess relative resilience in complex systems. *Ecosystems*, **8**, 958–966.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M. & Sparovek, G. (2014) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, **22**(6), 711–728.
- Calor, A.R. Trichoptera (2007) In: Guia on-line de Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo. Disponível em: http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/index_trico.
- Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J.C. (2015) BAT–Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 232–236.
- Cardoso, P. (2012) Diversity and community assembly patterns of epigeal vs. troglobiont spiders in the Iberian Peninsula. *International Journal of Speleology*, **41** (1), 83-94.
- Christiansen, K. (2005) Morphological Adaptations In: Culver D & White WB. *Encyclopedia of Caves*. Elsevier Academic Press.
- Colzani, E., Siqueira, T., Suriano, M.T. & Roque, F.O. (2013) Responses of Aquatic Insect Functional Diversity to Landscape Changes in Atlantic Forest. *Biotropica*, **45**(3): 343–350.
- Conti, L., Schmidt-Kloiber, A., Grenouillet, G., Graf, W. (2014) A trait-based approach to assess the vulnerability of European aquatic insects to climate. *Hydrobiologia*, **721**, 297–315.
- Corbet, P.S., Suhling, F. & Soendgerath, D. (2006) Voltinism of Odonata: a review *International Journal of Odonatology*, **9** (1), 1-44.
- Cornwell, W.K., Schilck, D.W. & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: *Ecology*, **87**(6), 1465–1471.
- Costa, S.S., Melo, A.S. (2008) Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: *Hydrobiologia*, **598**, 131–138.
- Culver, D.C. & Pipan, T. (2009) *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press.
- Culver, D.C. (1982) *Cave life: evolution and ecology*. Harvard University Press.
- Cutler, A. H. (1994) Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape Urban Planning*, **28**, 73 -82.
- Danielopol, D.L. (1989) Groundwater fauna associated with riverine aquifers. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**, 18–35.
- de Bello, F., Lavorel, S., Diaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Martins, P.S., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A. (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity Conservation*, **19** (10), 2873–2893.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C.J.F. & Champely, S. (1996) Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 143-166.
- Dray S & Dufour AB. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1-20.

- Dray, S. & Legendre, P. (2008) Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, **89**, 3400–3412.
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P.R., Thuiller, W., Pavoine, S. & ter Braak, C.J.F. (2014) Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, **95**, 14–21.
- EPA-U.S. (2012) Freshwater Biological Traits Database (Final Report). U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC, EPA/600/R-11/038F.
- Fernandes, C.S., Batalha, M.A., Bichuette, M.E. (2016) Does the Cave Environment Reduce Functional Diversity? *PLoS ONE* **11**(3), e0151958. doi:10.1371/journal.pone.0151958
- Fišer, C, Blejcek, A. & Trontelj, P. (2012) Niche-based mechanisms operating within extreme habitats: a case study of subterranean amphipod communities. *Biology Letters*, **8** (4), 578–81.
- Ford, D.C., Willians, P.W. (2007) Karst hydrobiology and geomorphology. United Kingdom: Jon Wiley & Sons.
- Gillieson, D. Caves: Processes, development and management. Cambridge. Blackweel. 1996.
- Hüppop, K. (2005) Adaptation to low food. In: Culver D & White WB. *Encyclopedia of Caves*. Elsevier Academic Press.
- IEF 2014. Estudo técnico para ampliação dos limites do parque estadual da lapa grande, município de Montes Claros, MG. Belo Horizonte.
- Jeon, C.O. & Madsen, E.L. (2013) In situ microbial metabolismo of aromatic-hydrocarbon environmental pollutants. *Current Opinion in Biotechnology* **24**, 474–481.
- Kalbus, F., Reinstorf, M. (2006) Schirmer. Measuring methods for groundwater ? surface water in- teractions: a review. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions, European Geosciences Union*, **10** (6): 873–887.
- Kraft, N.J.B, Adeler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J. (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, **29**, 592–599
- Laliberté, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S., Vesk, P.A. & Mayfield, M.M. (2010) Landuse intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, **13**: 76–86. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x>
- Legendre, P., Galzin, R. & Harmelin-Vivien, M.L. (1997) Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, **78**, 547–562.
- Legendre, P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology Biogeography*, **23**, 1324–1334.
- Leibold, M.A., Mikkelsen, G.M. (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, **97**, 237–250.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecology and Evolution*, **21**(4), 178–185.
- Menezes, S., Baird, D.J., Soares, A.M.V. (2010) Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 711–711.
- Merrit, R.W., Cummins, K.W. & Berg, M.B. (2008) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 4thed. Iowa, Kendall Hunt Publishing.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858. DOI: 10.1038/3500250
- Obi, A. & Conner, J.V. (1986) Spring and summer macroinvertebrate drift in the Lower Mississippi River, Louisiana. *Hydrobiologia*, **139**, 167–175.

- Peck, D.V., Herlihy, A.T., Hill, B.H., Hughes, R.M., Kaufmann, P.R., Klemm, D.J., Lazorchak, J.M., McCormick, F.H., Peterson, S.A., Ringold, P.L., Magee, T., Cappaert, M.R. (2006) Western Pilot Study: field operations manual for wadeable streams. Office of Research and Development, US Environmental Protection Agency.
- Pescador, M.L., Rasmussen, A.K. & Harris, S.C. (2004) Identification manual for the caddisfly (Trichoptera) larvae of Florida (Revised edition).
- Petchey, O.L., Gaston, K.J. (2002) Functional diversity, species richness and community composition. *Ecology Letters*, **5**, 402–411.
- Pinho, L.C. (2008) Diptera. In: Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo.
- Poff, N.L.R., Olden, J.D., Vieira, N.K.M., Finn, D., Simmons, M.P. & Kondratieff, B.C. (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, **25** (4), 730–755. DOI: [http://dx.doi.org/10.1899/0887-3593\(2006\)025\[0730:FTNONA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1899/0887-3593(2006)025[0730:FTNONA]2.0.CO;2).
- Poff, N.L.R. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *North American Benthological Society*, **16** (2), 391–409.
- Poff, N.L.R., Olden, J.D., Vieira, N.K.M., Finn, D.S., Simmons, M.P. & Kondratieff, B.C. (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *North American Benthological Society*, **25** (4), 730–755.
- Pollard, A.I. & Yuan, L.L. (2010) Assessing the consistency of response metrics of the invertebrate benthos: a comparison of trait- and identity-based measures. *Freshwater Biology*, **55**, 1420–1429.
- Poulson, T.L. & White, W.B. (1969) The cave environment. *Science*, **165** (3897), 971–981.
- Prous, X., Ferreira, R.L. & Martins, R.P. (2004) Ecotone delimitation: Epigeal–hypogean transition in cave ecosystems. *Austral Ecology*, **29**, 374–382.
- R Core Team. (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado.. In: Cerrado: ecologia e flora. Publisher: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, Editors: Sueli Matiko Sano, Semíramis Pedrosa de Almeida, José Felipe Ribeiro.
- Romero, A. (2009) Cave Biology Life in Darkness. Cambridge University Press.
- Saito, V.S., Soininen, J., Fonseca-Gessner, A.A. & Siqueira, T. (2015^a) Dispersal traits drive the phylogenetic distance decay of similarity in Neotropical stream metacommunities. *Journal of Biogeography*, **42**, 2101–2111.
- Saito, V.S., Siqueira, T. & Fonseca-Gessner, A.Ap. (2015^b) Should phylogenetic and functional diversity metrics compose macroinvertebrate multimetric indices for stream biomonitoring? *Hydrobiologia*, **745**, 167–179.
- Schmidt, S.I., Hahn, H.J. (2012) What is groundwater and what does this mean to fauna? – An opinion. *Limnology*, **42**, 1–6.
- Segura, M.O., Siqueira, T. & Fonseca-Gessner, A.Ap. (2013) Variation in body size of *Phanocerus clavicornis* Sharp, 1882 (Coleoptera: Elmidae: Larinae) in Atlantic Rainforest streams in response to hydraulic disturbance. *Brazilian Journal of Biology*, **73** (4), 747–752.
- Segura, M.O., Valente-Neto, F., Fonseca-Gessner, A.Ap. (2011) Family level key to aquatic Coleoptera (Insecta) of Sao Paulo State, Brazil. *Biota Neotropical*, **11**(1), 393–412.

- Simon, K.S. & Benfield, E.F. (2001) Leaf and wood breakdown in cave streams. *J. N. North American Benthological Society*, **20** (4), 550–563.
- Simon, K.S., Benfield, E.F. & Macko, A.S. (2003) Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. *Ecology*, **84**(9), 2395–2406.
- Sinton, L.W. (1984) The macroinvertebrates of a sewage polluted aquifer. *Hydrobiologia*, **9**, 161–169.
- Sites, R.W. & Nichols, B.J. (2001) Voltinism, Egg Structure, and Descriptions of Immature Stages of *Limnocois lutzii* (Heteroptera: Naucoridae). *Annals of the Entomological Society of America*, **94**(1), 26–32.
- Sophocleus, M. (2002) Interactions between groundwater and surface water: the state of the Science. *Hydrogeology Journal*, **10**, 52–67.
- Souza, L.O., Costa, J.M. & Oldrini, B.B. (2007) Odonata. In: Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo. Disponível em: http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/Guia_online.
- Statzner, B. (1988) Growth and Reynolds number of lotic macroinvertebrates: a problem for adaptation of shape to drag. *Oikos*, **51**, 84–87.
- Thonson, R.E. & Holzenthal, R.W. (2010) New Neotropical species of the genus *Austrotinodes* Schmid (Trichoptera: Ecnomidae). *Zootaxa*, **2437**, 38–50.
- Tobler, M. (2008) Divergence in trophic ecology characterizes colonization of extreme habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, **95**: 517–528.
- Townsend, C.R. & Hildrew, A.G. (1994) Species traits in relations to habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265–275.
- Trajano, E., Cobolli, M. Evolution of lineages. (2012) In: White WB, Culver DC, editors. *Encyclopedia of Caves*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. pp. 230–234.
- Travassos, L.E.P. & Oliveira, R.I.C. (2016) Tufa deposits in the karst of Montes Claros, Minas Gerais, Brazil. *Acta carsologica*, **45**(1), 85–96.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **33**, 475–505.
- Wood, P.J. (1997) Biological effects of fine sediment in the lotic environment. *Environmental Management*, **21** (2), 203–217.

APÊNDICE A

Atributos funcionais utilizados na análise de RLQ.

Refúgio	
	Livre Fixado em redes retrateis Abrigos de areia, detritos ou madeira Abrigo de pedaços de folhas
Morfologia	
Esclerotização: proteção externa	Nenhum (corpo delicado) Pouco (ligeiramente esclerotizado) Totalmente (bem protegido)
Respiração	Tegumentar; Brânquial; Espiracular; Plastrão; Estoque de ar;
Tamanho corporal	Pequeno (<9 mm); Médio (9–16 mm); Grande (> 16 mm);
Forma do corpo	Hidrodinâmico (plano ou fusiforme) Não hidrodinâmico (cilíndrico, arredondado)
Ecologia	
Reofilia	Deposicional; Deposicional e erosional; Erosional;
Voltinismo	Semivoltino; Univoltino; Bi ou multivoltino;
Habito	Escalador; Nadador; Patinador; Espalhado; Cavador; Aderido;
Grupo trófico	Coletor-apanhador, raspador; Coletor-filtrador; Herbívoro (pastador e minador de folhas); Predador; Fragmentador.

APÊNDICE B

Valores do teste Kruskal Wallis para variáveis ambientais entre os ambientes epígeo e hipógeo:

% Imersão: MW-U(1;23) = 6.2521; p = 0.0124
% Dossel: MW-U(1;23) = 19.2595; p = 0.00001
T: MW-U(1;23) = 0.0467; p = 0.8289
pH: MW-U(1;23) = 5.5133; p = 0.0189
Condutividade: MW-U(1;23) = 13.9189; p = 0.0002
Oxigênio dissolvido: MW-U(1;23) = 5.913; p = 0.0150
Profundidade média: MW-U(1;23) = 4.127; p = 0.0422
Matéria Orgânica: MW-U(1;23) = 6.3674; p = 0.0116
% Substrato fino: MW-U(1;23) = 7.0328; p = 0.0080
% Substrato médio: MW-U(1;23) = 3.0119; p = 0.0827
% Substrato grosso: MW-U(1;23) = 5.2964; p = 0.0214

APÊNDICE C

Valores das variáveis ambientais entre os ambientes e unidades amostrais.

Ponto	% Imersão	% Dossel	T (C°)	pH	Cond. (l mS/m)	O.dissolvido(mg/l)	P. média (cm)	M.orgânica (g)	% S. fino	% S.médio	% S. grosso
Epígeo	72	89,7059	22	7,5	0,323	5,49	69,2	38,148	60	0	40
Epígeo	80	91,1765	22	8,1	0,321	5,75	96	1,3814	60	0	40
Epígeo	100	88,2353	22	9,4	0,321	4,99	72,6	3,8599	100	0	0
Epígeo	100	82,3529	21,9	8,2	0,322	5,82	75	19,288	100	0	0
Epígeo	100	88,2353	22	8,4	0,322	5,2	106,2	17,3197	100	0	0
Epígeo	100	80,8824	21,9	8,5	0,321	5,86	92,4	12,4813	100	0	0
Epígeo	100	79,4118	21,8	8,5	0,323	5,52	59,2	14,8345	100	0	0
Epígeo	60	83,8235	21,8	8,4	0,322	4,68	47,2	16,609	60	0	40
Epígeo	80	67,6471	21,8	8,5	0,323	7,35	27,6	42,897	80	0	20
Epígeo	80	77,9412	21,8	8,5	0,324	4,97	46,4	12,4128	80	0	20
Epígeo	68	88,2353	21,8	8,5	0,324	6,31	43,2	27,6008	60	0	40
Hipógeo	40	0	22	8,3	0,325	7,5	25,8	0,6015	40	0	60
Hipógeo	66	0	22	8,5	0,325	6,31	31,6	0,9254	0	60	40
Hipógeo	56	0	22	8,5	0,322	6,75	20,8	0,709	40	20	40
Hipógeo	42	0	22	8,6	0,325	5,94	53,8	3,3988	40	20	40
Hipógeo	100	0	22	8,6	0,326	6,04	31,6	57,3771	100	0	0
Hipógeo	100	0	21,9	8,6	0,326	5,65	103,6	4,2065	100	0	0
Hipógeo	84	0	21,9	8,6	0,325	5,5	42,8	4,1135	80	0	20
Hipógeo	70	0	21,8	8,5	0,326	6,9	99	17,1292	60	0	40
Hipógeo	20	0	21,3	8,6	0,326	5,53	69,6	7,8939	20	0	80
Hipógeo	52	0	21,8	8,5	0,326	6,15	10,6	1,6753	40	0	60
Hipógeo	42	0	21,8	8,5	0,325	7,44	18,8	0,4717	0	0	100
Hipógeo	40	0	21,8	8,6	0,326	6,49	21,8	0,0685	40	0	60