



TCCE ICMBio / VALE
COMPENSAÇÃO ESPELEOLÓGICA

Um olhar para o passado: Oscilações Paleoclimáticas Explicam os Potenciais Berçários de Troglófauna do Brasil

Pesquisador Responsável: Prof. Dr. Thadeu Sobral de Souza

Bolsistas do Projeto: Dr. Rodrigo Castro Souza e Ms. Geovana Oliveira da
Silva

Relatório final entregue ao Instituto Brasileiro de
Desenvolvimento e Sustentabilidade (IABS)
como forma de finalização e prestação de contas
técnico-científicas do projeto.

Janeiro - 2026

Introdução

A compreensão dos padrões de biodiversidade e da história biogeográfica das cavernas ainda é incipiente no Brasil sendo correlacionados, muitas vezes, à estudos pontuais de algumas espécies ou grupos taxonômicos isolados (Pérez-González et al., 2017; Polhemus & Ferreira, 2018; Alvarenga 2020; Zampaulo & Prous 2022; Castro-Souza et al., 2023). Isso ocorre porque ainda existem inúmeras lacunas e vieses na compreensão da distribuição espacial das cavernas brasileiras (Ficetola et al., 2019; Castro-Souza et al., 2023) além dos déficits taxonômicos (lacuna linneana) e de distribuição das espécies cavernícolas (lacuna wallaceana) (Mammola, 2019). Neste sentido, estudos macroecológicos surgem como uma alternativa visto que, lacunas e vieses podem ser diluídos ou até mesmo desconsiderados diante da busca por padrões de biodiversidade em macroescala (Diniz-Filho et al., 2010).

No Brasil, embora as cavernas estejam associadas a rochas de diferentes idades (desde o Paleoproterozoico até o Quaternário) (Auler, 2004; Auler et al., 2019), a maior parte delas provavelmente se originou e se expandiu durante o Pleistoceno (principalmente nos últimos 200 mil anos) (Cheng et al., 2013; Novello et al., 2017; Wang et al., 2017; Levet et al., 2020; Parker et al., 2022). Desse modo, é possível inferir que as cavernas conhecidas atualmente já estavam presentes nas regiões de carste/pseudocarste há pelo menos algumas centenas de milhares de anos, o que permitiu inúmeros eventos de colonizações e isolamentos.

As cavernas podem apresentar condições de temperatura tamponada em comparação ao clima da superfície (Badino, 2010; Brookfield et al., 2016). Dessa forma, o clima dentro das cavernas é fortemente influenciado pelo clima da superfície (Moore & Sullivan, 1964; Smithson, 1991; Badino, 2004a; Badino, 2004b; Badino, 2010; Mammola & Leroy, 2017). Isso pode indicar que os padrões de biodiversidade encontrados em cavernas podem ser determinados por processos abióticos em macroescala (veja Hortal, 2010). Logo, a macroecologia pode lançar luz à padrões sobre a relação entre biodiversidade e mudanças climáticas ao longo do tempo. Em regiões temperadas as cavernas são consideradas locais de refúgio e relictos da biodiversidade (Barr 1968; Barr & Holsinger 1985; Botosaneanu & Holsinger 1991).

Neste sentido, durante os pulsos de mudanças climáticas glaciais e interglaciais populações de espécies se isolaram e evoluíram nas cavernas (Poulson & White 1969; Mammola 2019a), resultando nos surgimentos de diversas espécies troglóbias, organismos com populações fontes exclusivamente cavernícolas sensu Mammola

(2019a). Contudo, em ambientes cavernícolas tropicais, esses processos paleoecológicos ainda não foram investigados, visto que as dinâmicas paleoclimáticas foram menos severas e ainda existem inúmeras lacunas taxonômicas e espaciais no estudo da fauna cavernícola (Howarth & Moldovan 2018). Isso nos leva a questionar a origem e os processos de diversificação das 283 espécies troglóbias descritas para o Brasil, mesmo sabendo que essa estimativa ainda é subestimada (*sensu* Dias, 2021; Zampaulo & Simões 2022).

Mesmo diante de pouca fonte de investigação, acredita-se que as oscilações climáticas pretéritas foram o grande motor que impulsionou a colonização, isolamento e especiação dentro dos ambientes cavernícolas no Brasil. No entanto, até agora, isso não foi testado em estudos que objetivem observação de processos e padrões em ampla escala espacial. Compreender como as oscilações paleoclimáticas do Pleistoceno moldaram a biodiversidade das regiões de carste/pseudocarste brasileiras é algo primordial e urgente. O entendimento desse padrão pode nos ajudar a identificar regiões de cavernas climaticamente estáveis e instáveis como forma de desvelar regiões de refúgios e berçários da biodiversidade cavernícola. Mapear tais localidades permitiria identificar os berçários potenciais de espécies troglóbias (troglofauna), detectando cavernas/regiões que são prioritárias para conservação, principalmente diante dos impactos da urbanização, fragmentação da paisagem, poluição e extração de minerais (Ferreira et al., 2018; Mammola et al., 2019b; Ferreira et al., 2022; Mammola et al., 2022).

Além disso, estudos paleoclimáticos e paleoecológicos permitiriam detectar potenciais regiões com cavernas como novos hotspots de troglofauna brasileira, algo crucial para a conservação da fauna subterrânea no Brasil, visto que atualmente existem apenas três hotspots de biodiversidade subterrânea (Silva & Ferreira 2016; Souza-Silva et al., 2021), principalmente por não entendermos os processos que originaram sua biodiversidade, que ainda são desconhecidos. Neste projeto nós tivemos os objetivos de mapear a distribuição potencial das cavernas brasileiras ao longo dos últimos 800 mil anos como forma de evidenciar os berçários de biodiversidade. Para isso nós hipotetizamos que: i) regiões de carste/pseudocarste com menor oscilação climática (refúgios) nos últimos 800 mil anos potencialmente possuem maior chance de terem sido berçários para espécies troglóbias; ii) os três hotspots de espécies troglóbias conhecidos para o Brasil estariam dentro dos berçários aqui propostos, além disso indicamos espacialmente potenciais regiões de novos hotspots de troglofauna das

cavernas. Para testar nossas hipóteses, construímos modelos de paleodistribuição baseados em dados paleoclimáticos e paleoecológicos para as cavernas nos últimos 800.000 anos.

O estado da arte sobre efeitos paleoclimáticos sobre a biodiversidade de cavernas brasileiras

O Brasil é um dos países tropicais mais biodiversos (OECD, 2015). Assim como toda a região tropical, o Brasil possui inúmeras lacunas de conhecimento e vieses de amostragens de biodiversidade para localidades de fácil acesso (Souza-Baena, Garcia, Peterson, 2014; Oliveira et al. 2016., Carvalho et al., 2023). Isso não é diferente para os ambientes cavernícolas brasileiros, onde a compreensão dos padrões de biodiversidade e da história biogeográfica das cavernas ainda é pouco explorada, apesar de haverem estudos relacionados à ecologia de comunidades nas diferentes cavernas. Soma-se a isso a existência de inúmeras lacunas e vieses de conhecimento da distribuição espacial das cavernas brasileiras, que atualmente estão atrelados a fatores como a acessibilidade e atividades de mineração (Ficetola et al., 2019; Castro-Souza et al. 2024), além dos déficits taxonômicos (lacuna linneana) e de distribuição das espécies cavernícolas (lacuna wallaceana) (Mammola, 2019a), bem como outras lacunas (Hortal et al., 2015) que ainda passaram despercebidas pela comunidade bioespeleológica.

As cavernas estão associadas a ambientes com solos cársticos (Veress, 2022). O Brasil apresenta grande geodiversidade, incluindo formações cársticas como as províncias do grupo Bambuí (Bahia, Goiás, Minas Gerais), Serra da Bodoquena (Minas Gerais), Alto Paraguai (Mato Grosso), Vale do Ribeira (São Paulo), e muitas outras (Karmann & Sanchez, 1979; Travassos & Varela, 2022). Regiões cársticas, ou seja, áreas com o potencial de ocorrência de caverna, geralmente são formadas por rochas carbonáticas, siliciclásticas, ferruginosas, vulcânicas, entre outras (Davies & Morgan, 1991). A formação dessas rochas é datada com idades diferentes, desde o Paleoproterozóico até o Quaternário (Schobbenhaus & Brito Neves, 2003; Auler, 2004; Auler et al., 2019). Dessa maneira, pode-se inferir que as cavernas conhecidas já existiam há milhares de anos (Osborne, 2006; Brumm et al., 2021), o que possibilitou a colonização de diferentes formas de vida, abrigando processos ecológicos e evolutivos que precisam ser melhor estudados em regiões tropicais.

As cavernas são cavidades naturais subterrâneas associadas a diferentes tipos de litologia (Jansen, Cavalcati, Lamblém, 2012; Veress, 2022). Contudo, nem todas as cavidades subterrâneas são acessíveis para nós humanos, pois alguns são tão pequenos que podem ter tamanhos de pequenas fissuras no solo (Culver & Pipan, 2009). As cavidades subterrâneas apresentam condições ambientais, como temperatura e umidade, temporalmente estáveis quando comparados às condições da superfície (Badino, 2010; Brookfield et al., 2016; Mammola et al., 2019). Mesmo garantindo a estabilidade climática, o clima do interior das cavernas é influenciado pelas condições climáticas da superfície (Mammola & Leroy, 2017; Mammola et al., 2019). Logo, mudanças no clima da superfície pode causar mudanças no clima do interior da caverna, embora de forma menos drástica (Moore & Sullivan, 1964; Smithson, 1991; Badino, 2004a; Badino, 2004b; Badino, 2010; Mammola & Leroy, 2017). Essa característica pode indicar que os padrões de biodiversidade encontrados em cavernas podem ser determinados por processos abióticos em macroescala (Hortal, 2010). Nesse sentido, ferramentas alinhadas às técnicas macroecológicas e biogeográficas podem revelar padrões e processos entre a biodiversidade cavernícola e mudanças climáticas ao longo do tempo.

Em regiões temperadas as cavernas são consideradas locais de refúgio e relictos da biodiversidade (Barr 1968; Barr & Holsinger 1985; Botosaneanu & Holsinger 1991). Durante os pulsos das mudanças climáticas glaciais e interglaciais, principalmente durante as oscilações climáticas pleistocênicas (entre 2 milhões e 6 mil anos atrás), as populações de espécies se conectaram e se isolaram diversas vezes. Tais processos populacionais, durante o tempo evolutivo, aumentaram o processo de especiação alavancando o número de espécies nas cavernas (Poulson & White, 1969; Mammola, 2019a), enquanto no meio epígeo a extinção foi o principal evento ocorrido. Tal processo resultou no aumento da riqueza de espécies troglóbias, organismos restritos à vida cavernícola (Mammola, 2019a). Contudo, em ambientes cavernícolas tropicais, esses processos paleoecológicos ainda não foram extensivamente investigados. Uma das discussões é que as dinâmicas paleoclimáticas foram menos severas em ambientes tropicais, o que impediria a especiação de troglóbios como mecanismo explicativo do aumento de espécies em ambientes cavernícolas durante as oscilações climáticas pleistocênicas (Trajano, 1995).

Para os sistemas subterrâneos tropicais, há duas linhas de pensamento principais. A primeira sugere que as oscilações climáticas do Pleistoceno foram os mecanismos responsáveis por gerar o aumento da riqueza de espécies cavernícolas (Zagmajster et al.,

2014). Em contraposição tem-se a hipótese de que essas oscilações não tiveram influência na origem dessa fauna (Trajano, 1995). Com base nessa dualidade de hipóteses, são levantadas duas perguntas: as oscilações climáticas do Pleistoceno levaram a especiação em cavernas ou outro fenômeno foi o principal mecanismo explicativo de diversificação nas cavernas da região tropical? Se sim, a estabilidade ou instabilidade climática foi responsável pelos eventos de especiação?

Inúmeras lacunas taxonômicas e espaciais no estudo da fauna cavernícola persistem nos trópicos, incluindo o Brasil (Howarth & Moldovan, 2018). Pelas mudanças paleoclimáticas tropicais terem sido menos intensas das ocorridas no hemisfério norte, acreditava-se que espécies troglóbias eram raras em regiões tropicais. Isso nos leva a questionar a origem e os processos de diversificação das espécies cavernícolas descritas para o Brasil bem como a sua distribuição geográfica conhecida, mesmo sabendo que essa estimativa ainda é subestimada (Dias, 2021; Zampaulo & Simões, 2022). A relação entre oscilações climáticas pleistocênicas e riqueza de espécies troglóbias ainda não foi testada em estudos que objetivem a observação de processos e padrões em ampla escala espacial e temporal na América do Sul.

Compreender como as oscilações paleoclimáticas do Pleistoceno moldaram a biodiversidade das regiões de carste/pseudocarste brasileiras é interessante também para medidas de conservação, que visam a proteção das cavidades subterrâneas diante dos desafios atuais para a manutenção da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos correlatos. Entender os processos e mecanismos macroecológicos que geraram o padrão de diversidade conhecido em ambientes cavernícolas pode nos ajudar a identificar cavernas em regiões com elevada estabilidade ou instabilidade, podendo revelar regiões de refúgios e berçários da biodiversidade cavernícola. Tal fato pode ser possível para descrever locais que potencialmente tiveram climas estáveis ao longo do tempo e que ainda possuem biodiversidade desconhecida. Neste sentido, estudos macroecológicos surgem como uma alternativa visto que, lacunas e vieses podem ser diluídos diante da busca por padrões de biodiversidade em macroescala (Diniz-Filho et al., 2010).

Diante dessa problemática a respeito dos dados de biodiversidade no Brasil com padrão claro de viés, também temos que os dados biológicos coletados no processo de licenciamento para atividades poluidoras, como mineração, não resultam na disponibilidade pública dos dados de forma acessível e padronizada. Tal problemática dificulta também a inferência de padrões ecológicos sobre biodiversidade em regiões de

mineração e da incapacidade de mensurar os impactos ambientais realizados por esse tipo de empreendimento.

Uma saída a priori para não utilizar dados biológicos enviesados é usar os dados paleoclimáticos e as regiões cársticas do país. Mapear zonas cársticas climaticamente estáveis permitiria identificar o padrão de distribuição dessas cavernas, detectando cavernas/regiões que são prioritárias para conservação, principalmente diante dos impactos da urbanização, fragmentação da paisagem, poluição e extração de minerais (Ferreira et al., 2018; Mammola et al., 2019b; Ferreira et al., 2022; Mammola et al., 2022). Além disso, estudos paleoclimáticos e paleoecológicos permitiriam também detectar potenciais regiões com cavernas com potencialidade de serem novos hotspots de troglófauna brasileira, mesmo sendo locais ainda desconhecidos. Isso é crucial para a conservação dos ambientes subterrâneos, e da fauna associada, visto que atualmente existem apenas cinco hotspots de biodiversidade subterrânea conhecidos que foram destacados com base na composição da espécie (Silva & Ferreira, 2016; Souza-Silva et al., 2021), que são espacialmente enviesados (Castro-Souza et al., 2024), e não baseados em processos paleoclimáticos.

Atividades planejadas no projeto e as atividades realmente desenvolvidas

Inicialmente o projeto visava produzir mapas de oscilação climática baseados em modelos de nicho e modelos de mudanças climáticas para os últimos 800 mil anos. Tais mapas tinham o objetivo de gerar descobertas inéditas para o patrimônio espeleológico brasileiro e indicar áreas de hotspot de biodiversidade cavernícola brasileiras. Além disso, foi planejada a produção de mapas de potenciais hotspots de biodiversidade subterrânea brasileira baseados em nossos modelos de oscilações climáticas associados às cavidades do CANIE. Tais mapas servem como o principal subsídio deste estudo para a conservação do patrimônio espeleológico brasileiro. Esses resultados foram alcançados e estão integralmente descritos na dissertação de mestrado da bolsista Geovana Oliveira da Silva (disponível em forma de produtos no anexo I).

O projeto planejava também a parceria Multidisciplinar e Internacional entre pesquisadores de diferentes Instituições (UFMT, BEI-MNCN-CSIC (Espanha)). Essa parceria foi realizada pelo bolsista Rodrigo Antônio Castro-Souza e está disponível no Anexo I.

A disponibilização de códigos abertos em R na plataforma GitHub (<https://github.com/>) foi realizada em todas as publicações derivadas deste projeto de pesquisa e estão disponíveis no Anexo I.

A produção de uma lista de distribuição biogeográfica das espécies troglóbias brasileiras atualmente descritas em estudos taxonômicos foi disponibilizada na dissertação da discente Geovana Oliveira da Silva (disponível no Anexo I).

No projeto inicial foi proposta a produção de material de Educação Ambiental detalhando a biodiversidade das cavernas brasileiras a serem entregues para escolas públicas. Esse objetivo não foi cumprido da forma como foi proposto. Contudo, foi elaborado o projeto **Cave Naturalist**, que objetiva construir um banco de dados de ciência cidadã sobre ocorrência de espécies cavernícolas no Brasil. Os métodos e os resultados desse projeto serão descritos nos tópicos subsequentes.

Por fim foi planejada também a formação de recursos humanos. Durante as atividades do projeto foi realizado o doutorado sanduíche na Espanha por 3 meses realizado pelo Rodrigo Castro Souza (Anexo I), a finalização de uma dissertação de mestrado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade (Anexo I) e participação dos bolsistas do projeto junto ao Congresso Internacional de Espeleologia de 2025, em Belo Horizonte - MG (Anexo I). Ao longo do desenvolvimento do projeto foram gerados 7 produtos: (i) Persisting while changing over time: modelling the historical biogeographic of cave crickets (Orthoptera, Grylloidea) in Neotropics; (ii) The overlooked majority: strategic sites for cave prospecting and non-troglobitic faunal surveys in Brazil; (iii) priorização espacial para conservação das áreas cársticas brasileiras; (iv) Bridging biodiversity and development: the role of biodiversity knowledge in Brazil's environmental impact assessments; (v) Is it possible to model a biome spatial distribution? a case study of modeling biome distribution based on ecological niche models; (vi) Um olhar para o passado: estabilidade paleoclimática de áreas de transição epígea e hipógea; (vii) Cave Naturalist.

Uma das atividades desenvolvidas gerou o produto que será publicado na Revista Brasileira de Espeleologia, visto que o produto foi submetido ao III edital Michel Le Bret em 2024, vencendo em 3º lugar na categoria Pós-graduação (disponível no Anexo I).

Dentre outras atividades previstas no projeto inicial estava: (i) cartilha das espécies troglóbias do Brasil, (ii) capítulo de tese de doutorado, e (iii) trabalho de conclusão de curso. Para tais propostas, os produtos gerados foram outros dois,

diferentes dos originais: (i) primeiro banco de dados biogeográficos de imagens de organismos cavernícolas dentro da plataforma iNaturalist, titulado de Cave Naturalist e (ii) capítulo de tese propondo uma abordagem inovadora para entender a qualidade dos bancos de dados publicado na revista npj Biodiversity da Nature (<https://www.nature.com/articles/s44185-024-00059-1>).

Metodologia

Construção da base dados para espécies troglóbias

Para responder a pergunta se as áreas climaticamente estáveis de ambientes cavernícolas são similares as predições espaciais dos hotspots de cavernas atualmente descritas, nós construímos uma lista de espécies cavernícolas baseadas no livro “*Fauna Cavernícola do Brasil*”, com espécies descritas até o ano de 2022. Para atualizar a lista, utilizamos busca sistemática inicialmente no Google, e em seguida nas bases de pesquisas Web of Science (WOS) e Scielo. As palavras-chaves e forma de busca estão descritas na tabela 1.

Tabela 1. Palavras-chave utilizadas em cada plataforma de pesquisa, voltada para cada grupo cavernícola.

Fonte	Forma de busca
Google	new species + troglobitic specie + 2023/2024 + brazil
Google	Troglophile/troglophilic/trogloxenes specie for brazil + 2023/2024
Web of Science	TS=(("troglofauna") OR ("Stygofauna") OR ("trogloxenes") OR ("troglophiles")AND ("Brazil")) and 2024 or 2023 (Publication Years)
Web of Science	TS=(("troglobite") AND ("fauna") OR ("subterranean fauna") OR ("troglobite fauna") OR ("troglofauna") AND ("cav*") OR ("hipogeal habitats") OR ("underground space") OR ("subterranean habitats") OR ("underground environment") AND ("brazil") AND ("new species")) and 2024 or 2023 or 2022 (Publication Years) and Environmental Sciences or Geosciences Multidisciplinary or Engineering Geological or Geography or Mathematical Computational Biology or Entomology or Evolutionary Biology or Materials Science Multidisciplinary or Ecology or Green Sustainable Science Technology or Environmental Studies or Multidisciplinary Sciences or Biodiversity Conservation or Biology (Web of Science Categories)
Scielo	TS = (("subterranean species") OR ("subterranean fauna") OR ("subterranean biodiversity") OR ("new species") AND ("troglophil*") AND ("Brazil"))
Scielo	TS=(("troglobite") AND ("fauna") OR ("subterranean fauna") OR ("troglobite fauna") OR ("troglofauna") AND ("cav*") OR ("hipogeal habitats") OR ("underground space") OR ("subterranean habitats") OR ("underground environment") AND ("brazil") AND ("new species"))

Construção da base de dados das cavernas brasileiras

Para representar a ocorrência das zonas de transição entre zona hipógea e epigea foram utilizados os pontos geográficos das cavernas brasileiras conhecidas. Os dados foram obtidos a partir do CANIE (Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas) contendo 27007 cavernas registradas, em seguida foi utilizado um filtro para selecionar apenas uma ocorrência por célula usando os pacotes Sf (Pebesma & Bivand, 2023), Terra (Hijmans, 2025) e Tidyverse (Wickham et al., 2019), totalizando 2581 pontos geográficos de cavernas oficialmente registradas no Brasil.

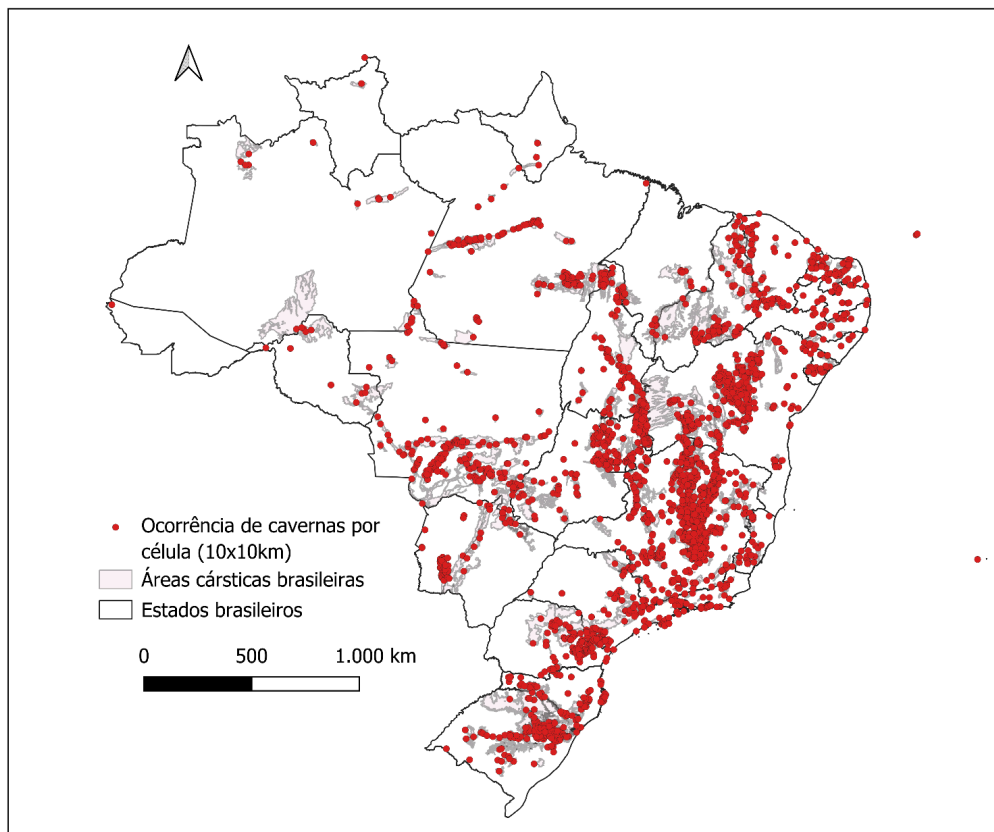


Figura 1. Ocorrência de 2581 cavernas brasileiras por células de 10km x 10km.

Variáveis paleoclimáticas

Para representar as condições climáticas dos últimos 800 mil anos, foram utilizadas as variáveis bioclimáticas do Paleoclim (see www.paleoclim.org), com resolução de 5min, para os anos 0 ka (present), 21Ka (Last Glacial Maximum) (Fordham et al., 2017), 131 ka (Last Interglacial) (Otto-Bliesner et al., 2006), 787 ka (Marine Isotope Stage 19) (Brown et al., 2018). Com o intuito de reduzir a correlação entre as 19 BIO foi utilizado uma análise de componentes principais (PCA). A princípio foi feita a PCA para os períodos obtidos no Paleoclim. Dessa forma, cada período foi

representado pelos cinco primeiros eixos que juntos explicam mais de 90% da variação do clima. Para obter os valores climáticos entre esses períodos, foi feita uma interpolação gerando dados climáticos a cada 1000 anos até 600 ka atrás, e slices de 2000 anos de 602 ka até 786 ka (Amaral et al., 2021). Em seguida, o cálculo da interpolação para os slices de cada 1000 e 2000 anos foi feita usando uma curva de concentração de oxigênio (Lisieck & Raymo, 2005), que possuem registros de $\delta^{18}O$ de vários intervalos contínuos no tempo, com a predição da PCA para cada período obtidas com os períodos do Paleoclim.

Uso de modelos de nicho ecológico para delimitar entidades: um caso de estudo para Amazônia Legal

Para testar e avaliar o uso de ENMs na modelagem de limites de outras entidades biológicas, além de espécies, nós previmos a distribuição espacial atual do domínio da Amazônia brasileira. Esses modelos foram construídos apenas como forma de testar os métodos a serem utilizados para prever a paleodistribuição das cavernas brasileiras.

Os modelos foram construídos usando 166 pontos aleatórios obtidos tanto no espaço geográfico (filtro geográfico) quanto no espaço ambiental (filtro ambiental); este último foi obtido por meio da função **EnvSample** de Varela (2014). Quando se utiliza o **EnvSample**, a função retorna pontos que capturam toda a variação ambiental, de acordo com os intervalos escolhidos por nós. Os intervalos refletem toda a variação a cada 3 °C, para temperatura, e 200 mm, para precipitação. O filtro retornou 166 pontos cobrindo o espaço ambiental da Amazônia brasileira. Para padronizar os dados de entrada, também selecionamos a mesma quantidade de pontos para o espaço geográfico. Os pontos filtrados geograficamente representam as variações espaciais na Amazônia brasileira (ver: IBGE Amazônia Legal).

Usamos a temperatura média anual do ar (Bio1) e a precipitação anual total (Bio12), disponíveis no site Paleoclim.org, baixadas com resolução de 5 minutos, como variáveis para prever a seleção dos pontos ambientais. Para construir os ENMs, utilizamos os algoritmos **Bioclim**, **Enfa**, **Gower**, **Maxent** e **SVM**. Também utilizamos um procedimento de ensemble forecasting, e a avaliação do desempenho dos modelos seguiu Amaral et al. (2021), baseada na estatística **D** (Pearson, 2007).

Construção dos modelos paleoclimáticos das cavernas brasileiras

Ao se observar que os modelos construídos para a Amazônia estavam com construções satisfatórias e com excelente predição espacial nós utilizamos os mesmos métodos para prever a paleodistribuição das cavernas brasileiras. Para gerar os modelos utilizou-se três algoritmos de somente presença, o Bioclimatic Envelope Score (Bioclim), Ecological Niche Factor Analysis (Enfa) e Environmental Distance (Gower), e dois de pseudo-ausência, Maximum Entropy (Maxent) e Support Vector Machine (Svm). Para cada slice no tempo foi gerado um modelo por algoritmo, totalizando cinco modelos para cada slice. Em seguida, foi feita a combinação (ensemble) dos cinco modelos para predição mais robusta (Thuille, 2024), resultando em um modelo ensemble para cada slice. Para testar os modelos usou-se a estatística D (Pearson et al., 2007) de acordo com Amaral et al. (2021). Em cada célula do modelo foi calculado o threshold percentil de 0.2 para considerar presença ou ausência da condição climática da TZEH gerar os mapas binários de adequabilidade climática. O mapa final de estabilidade foi construído a partir da soma dos 695 mapas binários. Dessa forma, cada célula ao ter 0 ou 1, foi somado o valor da mesma em cada slice 55 de tempo, resultando em um mapa final com células que possuem no mínimo 0 ou o valor máximo de 695. Em seguida, as células que tiveram valor igual a 695 foram destacadas e apresentadas como os locais com máxima estabilidade ao longo do período estudado. Os modelos e mapas foram construídos no R (R Core Team, 2024, versão 4.3.3) com o pacote dismo (Hijmans et al., 2023) e o software Qgis (versão 3.38.1).

Criação do mapa de priorização espacial para regiões cársticas do Brasil

Para construir o mapa de priorização espacial para conservação das áreas cársticas brasileiras tomamos por base o mapa brasileiro de potencialidade de ocorrência de cavernas proposto pelo Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - ICMBIO/CECAV (ICMBio, 2024). A partir deste, cada mancha cárstica (i.e., fragmento cárstico isolado) foi separada em ambiente GIS (Qgis versão 3.28.3) para que fosse criado o índice de priorização para cada uma dessas áreas separadamente. Como variáveis preditoras para a priorização utilizamos (i) o índice de pegada humana (human footprint), (ii) a proporção de vegetação natural na área cárstica e (iii) a proporção da área cárstica que é protegida por UCs.

O índice de pegada antrópica - human footprint (HFP) - sumariza o grau de antropização de uma determinada área combinando oito variáveis de pressão humana: construções humanas, densidade populacional, luzes noturnas, agricultura, pastagem,

estradas, ferrovias e vias navegáveis. Os mapas de HFP possuem 1km² de resolução espacial (Venter et al., 2016; Mu et al., 2022, disponível em: <https://figshare.com/articles/figure/An_annual_global_terrestrial_Human_Footprint_dataset_from_2000_to_2018/16571064>), e estão atualizadas anualmente entre o período de 1993 até 2022. Como as áreas cársticas possuem área maior que 1km², nós realizamos a estatística espacial zonal como forma de obter o valor médio de HFP para cada área cárstica do território brasileiro para o ano de 2022. Os valores de HFP variam de 0 a 50. Valores próximos a 0 demonstram áreas com baixo nível de antropização, enquanto valores próximos a 50 demonstram áreas extremamente impactadas.

A proporção de vegetação natural de cada mancha cárstica foi obtida a partir dos mapas de cobertura e uso de solo disponíveis na plataforma MapBiomas (Disponível em: <https://brasil.mapbiomas.org/colecoes-mapbiomas/>), com resolução de 1km² e correspondente a configuração do uso e cobertura solo do ano de 2022. Como esse mapa categoriza o uso da terra em quatro níveis, e os divide em categorias desde área nativa até a plantações, selecionamos os níveis que correspondem a todos remanescentes naturais de vegetação do Brasil, incluindo desde formações florestais até afloramentos rochosos. Em seguida, cortamos o mapa de remanescentes de vegetação natural do Brasil somente para as áreas cársticas. Posteriormente, para cada área cárstica, calculamos a porcentagem de vegetação nativa dividindo o número total de células com remanescente natural pelo número total de células que cada área cárstica possui. Os valores de proporção de vegetação nativa varia de 0 a 1 onde, valores próximos a 1 indicam áreas cársticas com elevada cobertura de vegetação natural enquanto valores próximos a 0 indicam manchas cársticas com alta antropização - baixa cobertura de vegetação natural.

A proporção de área protegidas em cada áreas cárstica foi baseada no mapa das unidades de conservação do Brasil disponíveis pelo Ministério do Meio Ambiente (disponível em <https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/noticias/ultimas-noticias/mapa-com-todas-as-unidades-de-conservacao-federais-disponivel-em-varios-formatos>). Inicialmente, selecionamos as áreas conservadas com intersecção com cada área cárstica, considerando todas as categorias de UC (de proteção integral e uso sustentável). Em seguida, calculamos a proporção de área protegida dentro da área cárstica (AP) ($AP = \frac{\text{total de área protegida na área cárstica}}{\text{área total da área cárstica}}$) obtendo assim valores entre 0 e 1. Valores próximos a 1 indicam que a maior parte da área cárstica é protegida

por UCs, enquanto valores próximos a 0 indicam baixa sobreposição entre UC e área cárstica avaliada.

Para construir o mapa de priorização espacial para a conservação das áreas cársticas brasileiras, transformamos cada preditor em um raster com resolução de 0.5 graus (~50 km x 50 km). Em seguida, nós aplicamos limites de cortes para classificá-las. Para o impacto antrópico, consideramos o limite de 0.3, com base na classe “pressão muito alta” criada por Venter et al. (2016). Para a proporção de área considerada como altamente protegida escolhemos o limiar de 0.5, maior que o acordo estabelecido pelos países de proteger pelo menos 30% do seu território (UNEP, 2020). Aqui, consideramos o mesmo limite para cada célula procurando garantir o funcionamento do ecossistema e conectividade, porém, com mais rigor. O limiar de 0.75 de cobertura de vegetação natural se baseia em um consenso dado a partir de thresholds calculados por Chen et al. (2019) para porção de vegetação necessária para impedir processos de erosão de solo, e Locke & Winter (2024) para manter qualidade da água.

A partir dos limiares estabelecidos classificamos cada preditor em: pegada antrópica nas áreas cársticas (alta – acima de 50% e baixa – abaixo de 50%); proporção de conservação nas áreas cársticas (alta – acima de 50%, e baixo - abaixo de 50%); proporção de vegetação natural nas áreas cársticas (alta – acima de 75% e baixa – abaixo de 75%). Em seguida, os três preditores foram sobrepostos para criar categorias de prioridade de conservação (Tabela 2).

Tabela 2. Categorias de priorização para conservação das áreas cársticas brasileiras.

Categoria	Significado
1	Baixa pegada antrópica, alta proporção de vegetação natural e baixa proporção de área protegida.
2	Alta pegada antrópica, alta proporção de vegetação natural e baixa proporção de área protegida.
3	Alta pegada antrópica, alta proporção de vegetação natural e alta proporção de área protegida.
4	Baixa pegada antrópica, baixa proporção de vegetação natural e baixa proporção de área protegida.
5	Alta pegada antrópica, baixa proporção de vegetação natural e baixa proporção de área protegida.

- 6 Alta pegada antrópica, baixa proporção de vegetação natural e alta proporção de área protegida.
 - 7 Baixa pegada antrópica, alta proporção de vegetação natural e alta proporção de área protegida.
 - 8 Baixa pegada antrópica, baixa proporção de vegetação natural e alta proporção de área protegida.
-

Prospecção de cavernas com base na variação climática

Utilizamos polígonos representando as Áreas de Ocorrência de Cavidades no Brasil (CECAV, 2024a), reprojatados para o sistema de referência de coordenadas EPSG:4326, para delimitar a área de estudo no espaço geográfico. Esses polígonos correspondem a unidades litológicas com potencial para abrigar ambientes subterrâneos naturais, incluindo abrigos rochosos, cavidades subterrâneas e habitats subterrâneos rasos.

Para caracterizar a amplitude das condições climáticas dentro da área de estudo, extraímos variáveis bioclimáticas baseadas em raster, com resolução espacial de 2,5 minutos de arco ($\sim 4,5 \times 4,5$ km), para o cenário climático atual. As variáveis selecionadas incluíram:

(i) **Variáveis bioclimáticas:** Para representar as condições climáticas locais, selecionamos 15 das 19 variáveis bioclimáticas disponíveis no banco de dados WorldClim 2.1 (Fick & Hijmans, 2017). Variáveis derivadas de métricas combinadas de temperatura e precipitação (por exemplo, BIO8 – Temperatura Média do Trimestre Mais Chuvoso; BIO9 – Temperatura Média do Trimestre Mais Seco; BIO18 – Precipitação do Trimestre Mais Quente; BIO19 – Precipitação do Trimestre Mais Frio) foram excluídas para evitar a geração de artefatos matemáticos espaciais, conforme observado por Escobar et al. (2014) e Nuñez-Penichet et al. (2022).

(ii) **Evapotranspiração:** Incluímos a variável de evapotranspiração potencial anual do banco de dados ENVIREM (Title & Bemmels, 2018), utilizada como proxy para a produtividade primária local.

(iii) **Elevação:** Dados de elevação derivados da Shuttle Radar Topography Mission (SRTM), também disponíveis no banco de dados WorldClim 2.1 (Fick &

Hijmans, 2017), foram incorporados para representar a variação altitudinal na área de estudo.

Todas as camadas ambientais selecionadas foram recortadas conforme os limites dos polígonos de ocorrência de cavidades no Brasil, garantindo congruência espacial com a área de estudo.

Aplicamos o modelo de seleção de sítios Ambiente–Geografia (EG) proposto por Nuñez-Penichet et al. (2022) para identificar áreas de ocorrência de cavernas caracterizadas por condições geográficas e ambientais distintas. Inicialmente, realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando as variáveis ambientais selecionadas (Figura 1c). Os dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) foram retidos para representar os principais gradientes de variação ambiental nas áreas brasileiras de ocorrência de cavernas em um espaço ambiental bidimensional.

Esse espaço ambiental foi subsequentemente particionado em uma grade de 25 × 25 células, cada uma representando um intervalo ambiental único (Nuñez-Penichet et al., 2022; Coelho et al., 2023). Em seguida, empregamos um procedimento de amostragem aleatória para selecionar células distintas dessa grade. Para cada célula selecionada, examinamos a distribuição geográfica de todos os pontos correspondentes para determinar se eles formavam um ou mais agrupamentos geograficamente distintos.

Para isso, calculamos distâncias geográficas pareadas entre um subconjunto aleatório de pontos dentro de cada célula e aplicamos um teste de unimodalidade (Hartigan, 1985) para avaliar se a distribuição dessas distâncias seguia um padrão unimodal ou multimodal, indicando, respectivamente, um ou múltiplos agrupamentos geográficos distintos.

Para células com padrões unimodais de distância geográfica, assumimos que os pontos estavam espacialmente agrupados e selecionamos o ponto mais próximo do centróide ambiental da célula correspondente. Em contraste, para padrões multimodais (indicando a presença de agrupamentos geográficos distintos), selecionamos um ponto de cada um dos dois maiores agrupamentos, cada qual localizado próximo ao centróide ambiental da célula correspondente.

Esse procedimento analítico foi repetido 1.000 vezes, com seleção aleatória de células do espaço ambiental em cada iteração. A seleção final foi baseada no replicado que apresentou a **Máxima Distância Geográfica Mediana (MMGD)** entre células selecionadas dentro do espaço ambiental (ver Nuñez-Penichet et al., 2022).

O modelo de seleção de sítios ótimo (isto é, a configuração MMD) foi então projetado tanto nos espaços ambiental e geográfico quanto sobreposto à distribuição conhecida das cavernas no Brasil. Para examinar a representatividade dos sítios selecionados, avaliamos a distribuição das cavernas registradas no espaço ambiental, considerando apenas aquelas situadas dentro dos limites das áreas oficialmente reconhecidas de ocorrência de cavidades (~25.000 cavernas), conforme registrado no Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas (CANIE, 2024b).

Calculamos ainda a distância entre cada sítio selecionado e suas duas cavernas registradas mais próximas, utilizando o conjunto de dados filtrado do CANIE. Cavernas localizadas a até 8 km de um sítio selecionado foram classificadas como próximas, em consonância com a escala macroecológica de nossas análises (células de $\sim 4,5 \times 4,5$ km). Esse limiar também reflete uma aproximação prática para avaliar acessibilidade de cavernas e viabilidade de amostragem. As distâncias (em quilômetros) entre os sítios selecionados e as cavernas próximas foram subsequentemente representadas graficamente por estado brasileiro.

Todas as análises foram realizadas no R (R Core Team, 2024). Os modelos de seleção de sítios integrando dimensões ambientais e geográficas foram implementados utilizando o pacote **biosurvey: Tools for Biological Survey Planning** (Nuñez-Penichet et al., 2022). Os cálculos de distância entre sítios selecionados e cavernas conhecidas foram conduzidos com o pacote **geosphere: Spherical Trigonometry** (Hijmans, 2022). Os mapas finais foram produzidos e editados no **QGIS 3.38** (Free, 2024) e **Inkscape** (Inkscape Team, 2024).

Criação do projeto Cave Naturalist

Diante das lacunas existentes sobre a distribuição e a taxonomia de organismos cavernícolas, utilizamos registros produzidos pela sociedade por meio de dispositivos digitais (câmeras, celulares e tablets). Para isso, desenvolvemos o projeto Cave Naturalist, um banco de dados biogeográfico público composto por imagens de organismos registrados em cavidades naturais, integrado à plataforma iNaturalist. O projeto é acessível a pesquisadores, professores, consultores, fotógrafos, espeleólogos e demais naturalistas interessados em compartilhar dados de forma colaborativa (<https://www.inaturalist.org/projects/cave-naturalist?tab=observations&subtab=grid>).

Para a construção do banco de dados, inicialmente identificamos todas as cavernas

listadas no Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas (CANIE) que possuíam ao menos um registro de organismo cavernícola. Em seguida, integramos e harmonizamos as fotografias associadas a cada caverna, conferindo a consistência dos metadados (localidade, autor, data e identificação). Contribuições adicionais podem ser realizadas por qualquer usuário do iNaturalist, mediante o envio de uma fotografia registrada no interior de uma caverna, acompanhada do nome e localização da caverna, data e autoria do registro. Os usuários podem inserir diretamente suas observações no projeto utilizando as coordenadas do CANIE, ou enviá-las à nossa equipe para inclusão (naturalistofcave@gmail.com).

Resultados planejados e derivados do projeto

Resultado dos modelos de paleodistribuição

Ao longo dos últimos 800 mil anos as regiões de transição entre zonas epígeas e hipógeas (TZEH) associada a caverna apresentou um padrão de distribuição alternada de acordo com períodos glaciais e interglaciais. Os modelos indicam que em períodos glaciais houve expansão geográfica da distribuição dessas regiões associadas às cavernas, enquanto que em momentos interglaciais, sua presença foi reduzida (Fig. 1).

Os resultados indicam a existência de áreas estáveis no centro-oeste, sudeste e nordeste, denominada aqui Zona estável do Brasil (ZEB) (Fig. 2A). Por outro lado, o território norte e parte do estado do Paraná demonstraram grande instabilidade climática (Em azul, Fig. 2A). No geral, poucas áreas permaneceram completamente estáveis ao longo do tempo estudado. Essas áreas estão localizadas no centro da Bahia, no Sudeste e centro de Minas Gerais e na divisa do estado de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso do Sul (Em verde, Fig. 2B). Os hotspots de biodiversidade subterrânea descritos com base em coletas biológicas estão localizados nas áreas estáveis, com exceção do Sistema de Areias em São Paulo.

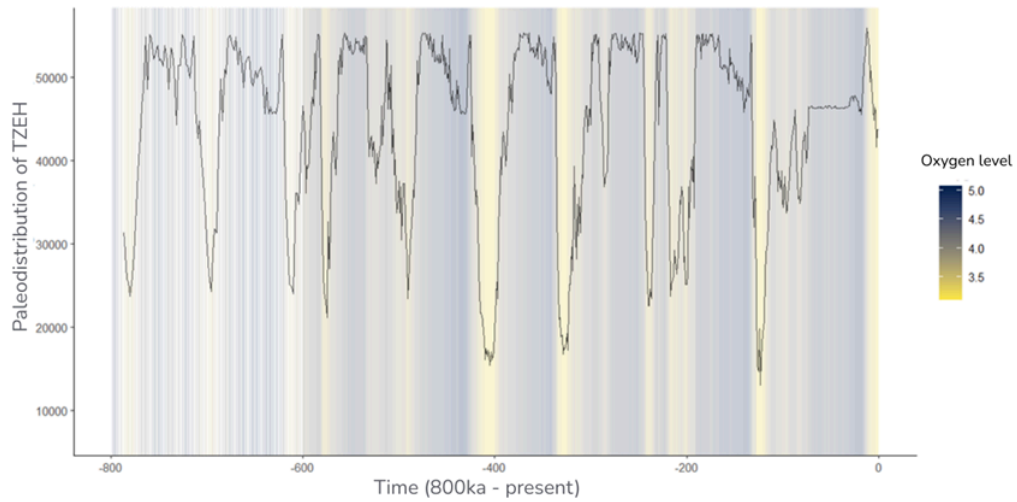


Figura 1. Paleodistribuição das regiões de transição entre zonas epígeas e hipógeas (TZEH) associadas às cavernas brasileiras ao longo dos últimos 800 mil anos. As cores ilustram a concentração de Oxigênio de acordo com o período. O nível de Oxigênio é precisamente medido todo ano do presente (0) até 600 mil anos, depois desse ano a concentração é dada a cada dois anos.

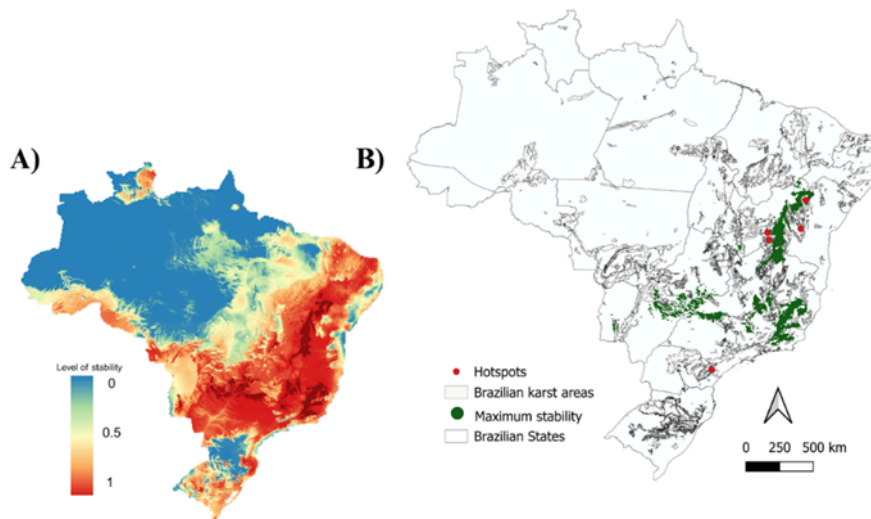


Figura 2. A) Estabilidade climática ao longo de 800 mil anos (800 mil anos atrás-presente) de regiões de transição entre zonas epígeas e hipógeas (TZEH). B)

Localidades com maior estabilidade climática (em verde) e a localização dos atuais hotspots de biodiversidade subterrânea (pontos vermelhos).

Resultados da priorização espacial de áreas cársticas no Brasil

O modelo de priorização espacial para conservação das áreas cársticas brasileiras gerou áreas prioritárias para sete - das oito - categorias (Figura 3). A categoria (1) - áreas com baixa pegada antrópica, alta proporção de vegetação natural e baixa proporção de área protegida - apresentou regiões cársticas principalmente no Nordeste e Norte do Brasil, mas com algumas áreas isoladas em diferentes Estados, incluindo Amazonas, Pará, Mato Grosso, Goiás, Tocantins, Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Bahia, Minas Gerais, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Já a categoria (2) - Alta pegada antrópica, alta proporção de vegetação natural e baixa proporção de área protegida, domina as áreas cársticas no Piauí, mas também aparece na Bahia, Minas Gerais e na divisa de Pernambuco e Paraíba. A categoria (3) - Alta pegada antrópica, alta proporção de vegetação natural e alta proporção de área protegida - não apresentou região cárstica correspondente. A categoria (4) - baixa pegada antrópica, baixa proporção de vegetação natural e baixa proporção de área protegida - abrange as regiões Norte, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste e Sul do Brasil, distribuída nos estados de Rondônia, Pará, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, Tocantins, Maranhão, Piauí, Rio Grande do Norte, Bahia, Minas Gerais, São Paulo e Paraná. A categoria (5) - Alta pegada antrópica, baixa proporção de vegetação natural e baixa proporção de área protegida - foi a mais abundante e apresentou regiões principalmente no Sul, Sudeste, Centro Oeste e Nordeste, distribuída nos estados de Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, Bahia, Pernambuco, Sergipe, Alagoas, Rio Grande do Norte, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, Pará e Tocantins. A categoria (6) - Alta pegada antrópica, baixa proporção de vegetação natural e alta proporção de área protegida - apresenta localidades no Piauí, Ceará, Pernambuco e Minas Gerais. A categoria (7) - Baixa pegada antrópica, alta proporção de vegetação natural e alta proporção de área protegida - está presente principalmente na região Norte, distribuída nos estados do Pará, Amazonas, Rondônia e Amapá, Rio de Janeiro e Bahia. A categoria (8) - Baixa pegada antrópica, baixa proporção de vegetação natural e alta proporção de área protegida - possui pouca representatividade nas áreas cársticas, aparecendo na divisa do Pará com Maranhão.

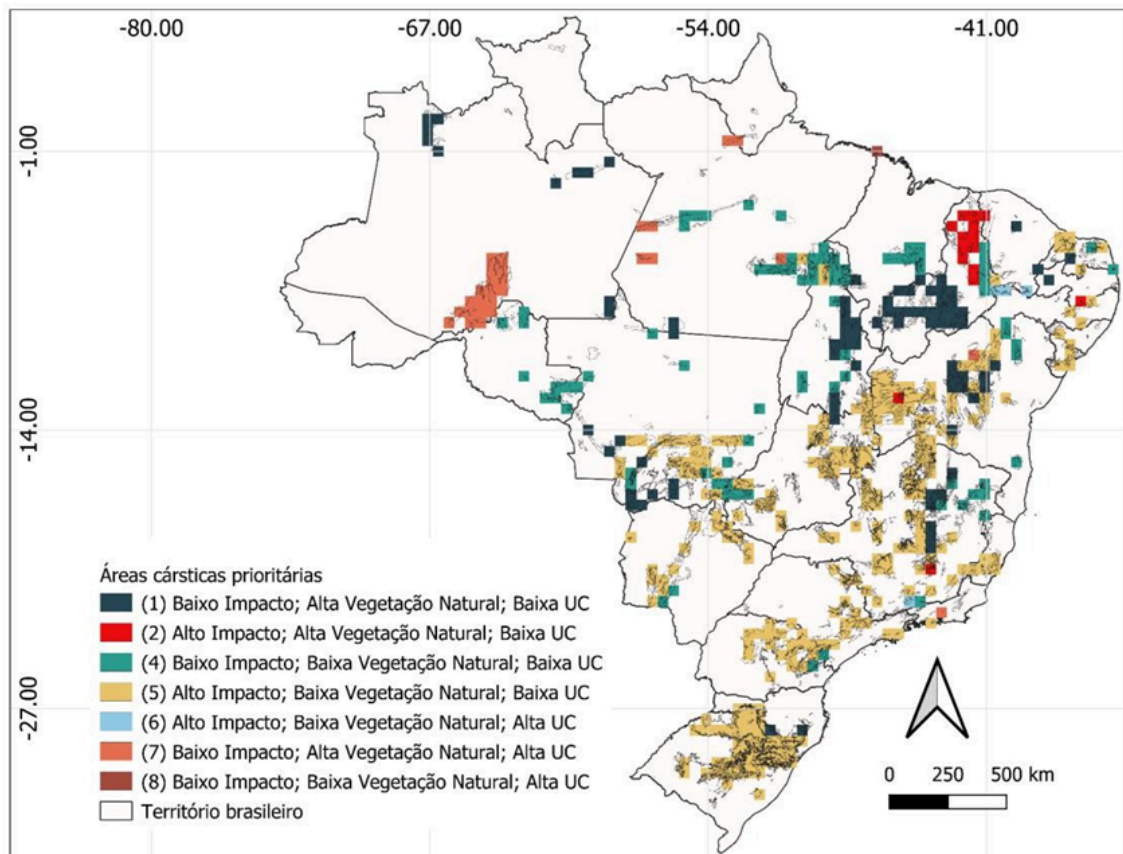
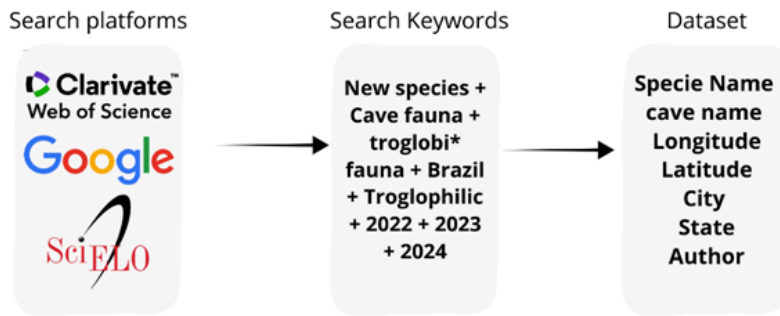


Figura 3. Mapa de priorização espacial para áreas cársticas brasileiras.

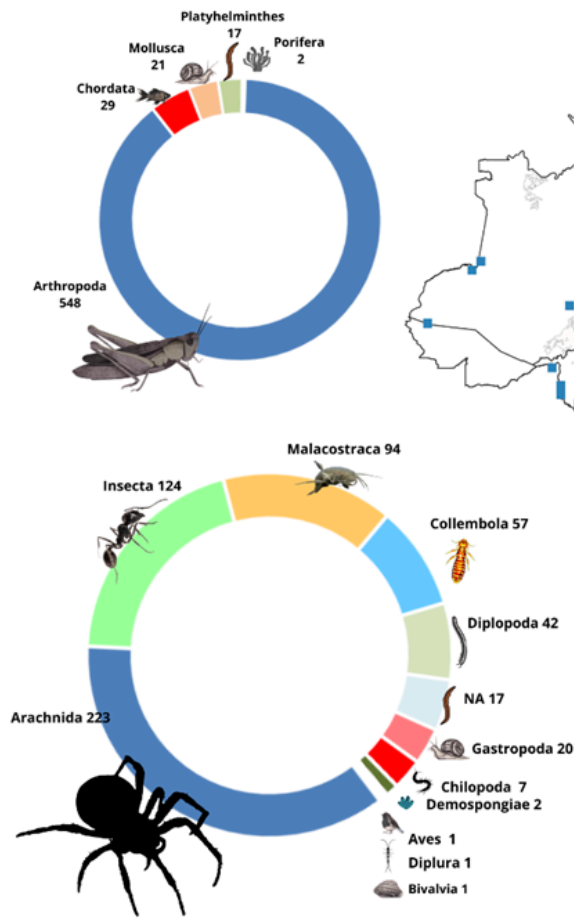
Resultados da criação de uma base de dados de ocorrência de espécies troglófilas e troglóbias no Brasil

This survey identified 617 cave species, revealing a strong spatial bias: most records and higher richness are concentrated in São Paulo, Minas Gerais, Bahia, and eastern Pará (Figura 4). This pattern aligns with the cave knowledge distribution described by Castro-Souza et al. (2024) and highlights how biological knowledge remains skewed toward regions affected by mining activities. Despite this, neither species richness nor individual occurrence data are currently accessible through official public databases. All data used here were obtained from scientific literature, as biodiversity information generated through EIAs remains unavailable, although the SisBia system is expected to provide such access in the near future (IBAMA, 2025).

A) Systematic search



B) Cave fauna diversity



C) Cave fauna distribution

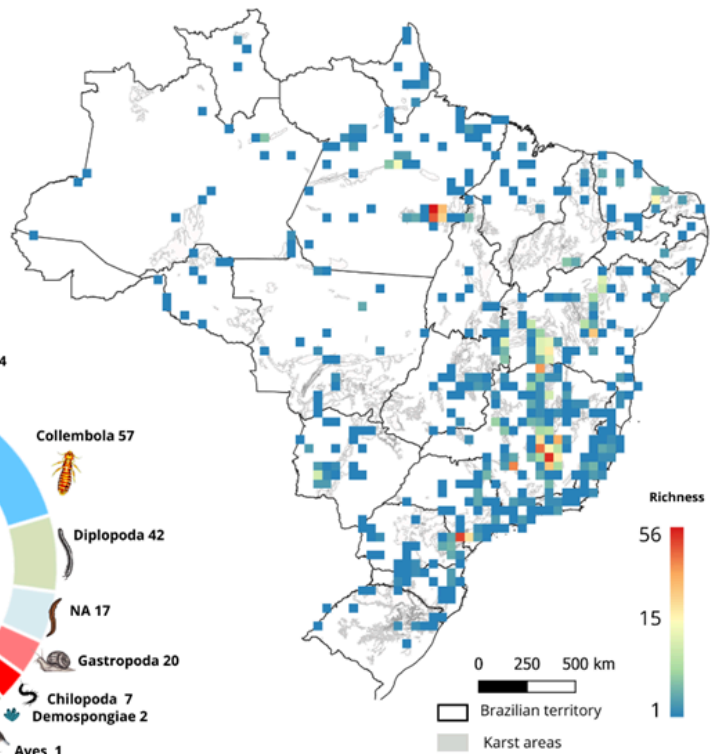


Figure 4. Biological diversity of Brazilian cave fauna. A) Systematic search throughout online repositories and the use of key words generating a dataset. B) Cave diversity of Phylum (5) and class (12) in species number. C) Distribution of cave fauna in species number. NA represents a Platyhelminthes group included in Tricladida.

Cave Naturalist

Atualmente, o Cave Naturalist reúne 210 cavernas cadastradas no iNaturalist, distribuídas em 10 estados brasileiros e uma caverna na Malásia. Essas cavernas somam 1.901 observações, realizadas por 12 colaboradores, referentes a 321 espécies, cuja identificação contou com o apoio de 448 membros da comunidade do iNaturalist. Mais do que um banco de dados aberto, o Cave Naturalist representa uma estrutura inédita que estabelece um elo entre a biologia subterrânea e a era do *bigdata*, adotando o padrão Darwin Core. Essa iniciativa fortalece pesquisas em biogeografia, taxonomia e ecologia, além de oferecer novas perspectivas para a conservação da biodiversidade subterrânea por meio do acesso aberto e colaborativo aos dados. É importante destacar que não existe, até o momento, nenhuma iniciativa semelhante. Nossa proposta pode ser continuamente expandida com o engajamento de novos colaboradores e o estímulo à disponibilização de fotografias de organismos registrados em cavernas.

Principais desafios encontrados

O principal desafio da realização do projeto foi a criação dos modelos de paleodistribuição. Para se criar esses modelos são necessários três componentes: as variáveis, os algoritmos e os dados de ocorrência. As variáveis climáticas estão disponíveis em plataformas digitalmente acessíveis e os algoritmos matemáticos já existem, necessitando apenas de entender qual a melhor escolha. Contudo, a escolha da entidade que será modelada, ou seja, o alvo do estudo, foi o desafio. Os modelos de distribuição/paleodistribuição estão associados ao nicho, um componente exclusivo de espécies. Por conta desse fator, o projeto passou por várias mudanças. A proposta inicial foi modelar a potencial distribuição de cavernas, entretanto, usar apenas variáveis bioclimáticas se torna complexo uma vez que para a formação de uma caverna precisa-se de outras variáveis além do clima. Como solução foi pensando em denominar a entidade como “*ambiente de entrada de caverna*”, já que essa zona é fortemente influenciada pelo clima da superfície. Essa denominação também não teve uma resposta positiva ao ser apresentada para outros pesquisadores. Assim, a entidade modelo mudou novamente para agora “*vegetação associada a ambiente cavernícola*”, a justificativa do porquê seria interessante e possível está presente em um dos produtos apresentados no relatório como “por que modelar biomas”, entregue ao IABS. Essa denominação também causou dúvidas e discussões, o que levou a uma nova e última denominação.

Como consenso final, a entidade foi denominada como “*região de zona de transição entre áreas hipógeas e epígeas*”.

Outro desafio encontrado está relacionado a proposta inicial de uma bolsa para iniciação científica e como resultado seria gerado o produto “trabalho de conclusão (TCC)”. Tanto a bolsa quanto o produto não foram implementadas e sofreram reajustes ao longo do projeto. Isso se deve ao fato da existência de uma bolsa de iniciação científica junto ao laboratório fomentada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Mato Grosso (FAPEMAT), em um projeto correlato aprovado pelo Laboratório. Como o valor da bolsa era superior à desse projeto, a bolsista preferiu utilizar o recurso da outra bolsa e realizar o outro projeto. Contudo, a troca da bolsista não impactou a realização do projeto e nem as entregas dos produtos.

O maior desafio inicial era a falta de estrutura do Laboratório de Macroecologia para a realização do projeto. A estrutura, antes do início do projeto, contava apenas com uma sala sem móveis e sem estrutura física adequada para que os pesquisadores pudessem trabalhar. Logo no início do projeto a equipe do IABS se disponibilizou, na parte burocrática, a auxiliar na reestruturação do laboratório. Foi contratada uma empresa especializada em montagem de móveis em ambientes pequenos. Com a nova configuração do laboratório, as pesquisas foram desenvolvidas com êxito. O número de produtos desenvolvidos ao longo do projeto, e em projetos correlatos à este, demonstram a eficiência do trabalho da equipe como resultado a readequação do espaço do laboratório. Toda nossa equipe do Laboratório de Macroecologia é extremamente grata aos serviços prestados pelo IABS e aos membros do CECAV.

Discussão

Discussão modelagem paleoclimática

Nossos resultados sugerem que as oscilações climáticas do pleistoceno (800ky at today) promoveram o rearranjo geográfico temporal do clima de regiões de transição entre zonas epígeas e hipógeas (TZEH) e possivelmente de elementos da paisagem, como vegetações associadas a esses ambientes, fluxo de nutrientes de origem alóctone. Durante os ciclos glaciais vegetações nessas regiões se expandiram, criando possíveis rotas de ligação entre cavidades. Por outro lado, durante os ciclos interglaciais as

vegetações sofreram redução geográfica. Algumas localidades, por sua vez, são climaticamente estáveis ao longo do tempo (Figura 3). Os hotspots de fauna de cavernas preditos atualmente estão dentro da Zona Estável do Brasil (ZEB) encontrada, corroborando com nossa hipótese 2 e corroborando parcialmente com a nossa hipótese 1. Portanto, nossos achados destacam que é possível utilizar o conhecimento de paleoecologia, e de predições macroecológicas, para descrever os possíveis hotspots baseando-se em informações que não sejam geograficamente enviesadas e que sejam taxonomicamente independentes. Ademais, esses resultados demonstram a possibilidade de eventos climáticos, como do Pleistoceno, influenciarem o padrão de biodiversidade brasileiro, incluindo comunidades subterrâneas.

Como o clima é o principal filtro que determina a distribuição das fitofisionomias, mudanças na distribuição da vegetação podem ocorrer devido a flutuações climáticas em determinados períodos, como as oscilações do Pleistoceno (Salazar, Nobre, Oyama, 2007). A dinâmica espacial de diferentes fitofisionomias no espaço geográfico pode ser observada em outros estudos onde processos de expansão e conectividade ocorrem ao longo do tempo para a Amazônia, Mata Atlântica e Cerrado (Werneck et al., 2012; Collevatti et al., 2013; Sobral-Souza et al., 2015; Machado et al., 2024). Nossos resultados indicam um processo de expansão em glaciações e retração em interglaciais para a vegetação modelada, diferente do encontrado por Werneck et al. (2012) para o Cerrado e por Sobral-Souza et al. (2015) para as florestas tropicais brasileiras. Entretanto, vale destacar que a vegetação que ocorre nessas áreas de transição não pertence a um bioma específico. Majoritariamente essa vegetação ocupa o centro do país, do centro-oeste até a costa nordestina, na chamada diagonal seca (Zanella, 2011)., além de manchas de ocorrência no estado do Amazonas e Roraima, bem como no norte do Rio Grande do Sul e norte do Paraná.

Na diagonal seca atualmente ocorrem os biomas Cerrado, Caatinga e Chaco (noroeste da Argentina) (Prado & Gibbs, 1993). No norte da Amazônia, estado de Roraima, ocorre a Savana guianense, no norte do Paraná tem-se a Floresta Atlântica do Alto do Paraná e no norte do Rio Grande do Sul a Floresta de Araucária e Estepe (Budke et al., 2015; Lima et al., 2018). Os tipos de clima em que essa fitofisionomia associada a caverna ocorre é classificado em zona tropical, Aw com inverno seco e As com verão seco, zona seca, BS semiárido, e zona subtropical úmida (Alvares et al., 2014). Esse tipo de clima é semelhante às condições climáticas de períodos de glaciação

com clima frio e seco, evidenciando possíveis condições favoráveis para que essa vegetação pudesse ter maior amplitude geográfica, principalmente a vegetação da diagonal seca (Arruda & Echafer, 2020). Esse padrão encontrado nos nossos resultados está de acordo com a hipótese do Arco do Pleistoceno, onde a vegetação do nordeste, centro e sudeste do país formavam uma diagonal contínua em períodos secos e frios (Prado & Gibbs, 1993; Lima et al., 2018)

Regiões estáveis são vistas como locais em que as condições climáticas permanecem estáveis ao longo do tempo. Geralmente, essas regiões são apresentadas como zonas de alta riqueza, diversidade e endemismo (Graham et al., 2006; Carnaval et al., 2008), apesar de haver controvérsias (Hoorn et al., 2013). Utilizando ferramentas como modelos preditivos, alguns autores identificaram áreas no Brasil que apresentam estabilidade climática. Assim como nos nossos modelos, Cazé et al. (2016) também apontaram a Bahia como um local climaticamente estável. Entretanto, esses autores, assim como Carnaval et al. (2008), descreveram como área estável a região costeira do estado, que vai da borda do Rio Doce no Sul até o Norte na margem sul do Rio São Francisco, no bioma da Mata Atlântica. Sobrepondo com nossa ZEB, para o grupo de Squamata, Werneck et al. (2012) identificaram uma grande área no Cerrado, centro do Brasil, com alta estabilidade e ainda destacaram 4 refúgios nesta região. Embora esses refúgios não correspondam às nossas zonas com máxima estabilidade, vemos que o centro do Brasil é uma zona com relativa estabilidade climática nos últimos 1 milhão de anos. Essa estabilidade pode ser um importante fator para a sobrevivência de comunidades ecológicas.

De acordo com os nossos achados, os hotspots conhecidos de biodiversidade subterrânea estão localizados ao longo da diagonal seca, próximos às áreas com máxima estabilidade, indicando que a estabilidade ao longo do tempo pode ter permitido a sobrevivência, colonização e possivelmente processos de especiação de espécies cavernícolas. A respeito do microclima, estudos demonstraram que as cavernas são consideradas ambientes com relativa estabilidade climática ao longo do tempo, devido a zonas mais profundas da caverna que mantêm o microclima em um efeito tampão, incluindo alta umidade, diferente do ambiente externo que é mais dinâmico (DiRusso et al., 1999; Culver & Pipan, 2009; Romero, 2009; Ferreira et al., 2015; Mammola et al. 2019). Essa característica é marcante para a maioria dos sistemas subterrâneos existentes, porém, o microclima da cavidade depende da conformação da caverna, o que

inclui, por exemplo, tamanho, entrada e verticalidade (Badino, 2010). Como resultado, cavernas muito pequenas, rasas ou *milieu souterrain superficiel* (MSS) possuem microclima mais variado, especialmente entre estações (Pipan et al., 2010). Em relação a biodiversidade, Cardoso, Ferreira, Souza-Silva (2024) mostram que existe uma correlação positiva com a estabilidade do microclima da caverna com a riqueza de espécies.

Em uma escala regional, Badino (2010) aponta que esse microclima é afetado por variáveis externas como latitude, longitude, vegetação, regime de precipitação anual e tipos de rochas. Assim, as condições abióticas da superfície afetam o clima de cavernas, uma vez que a zona de entrada está intimamente conectada à superfície, além da conexão por meio de canais estreitos que atravessam o solo, podendo ser um fator importante na configuração de comunidades cavernícolas ao longo do espaço temporal (Ferreira et al., 2015; Leivers et al., 2019). Dessa forma, a estabilidade no ambiente é fundamental para manter a estabilidade dentro de cavernas. Como exemplo, para a microbiota Biagioli et al. (2024) demonstraram que variáveis ambientais externas funcionam como filtro para a diversidade e composição desses organismos que habitam cavernas no espaço geográfico. Portanto, é possível pensar que a combinação entre essa estabilidade dentro da caverna, incluindo alta umidade e constante temperatura, com a estabilidade no macroclima do ambiente epígeo no espaço temporal podem ter sido determinantes para populações ancestrais de espécies subtroglófilas, onde a região da superfície mesmo seca com presença de vegetação poderia fornecer um ambiente adequado para sobrevivência e rotas de migração, permitindo a ampliação do habitat dessas espécies ancestrais para as cavidades com condições abióticas ideais para o sucesso na colonização.

As condições climáticas são um importante driver para a distribuição de espécies em escala ampla. O mesmo se repete para grupos da fauna cavernícola, em um estudo em escala global, Mammola et al. (2021) ao mapear a distribuição de espécies de Palpigradi encontraram que o clima é o principal driver na distribuição atual desse grupo. Ainda, esses autores demonstraram que drivers históricos como as glaciações do Pleistoceno afetaram o padrão atual de ocupação geográfica desse grupo. Vários estudos indicam que pelo menos para a região temperada, há maior registro de riqueza, no presente, em áreas livres da cobertura de gelo (Christian & Spotl, 2010; Dumnicka et al., 2020; Knusel, Alther, Altermatt, 2024). Por mais que regiões tropicais foram

afetadas de forma diferente pelas oscilações do Pleistoceno, isso não é um pressuposto para não considerar que os ciclos de aquecimento e resfriamento não tenham influenciado a distribuição de espécies, já que existe a possibilidade de momentos de seca interferirem de forma similar à cobertura de gelo. Também mostramos que o mecanismo que provocou eventos de especiação dessa fauna em macroescala não é diferente do que ocorre com a biota da superfície e nem geograficamente, o que entra em concordância com Trajano (1995), onde ecossistemas subterrâneos tropicais talvez não sejam tão diferentes dos ecossistemas subterrâneos temperados em relação a evolução dessas espécies.

Um ponto importante destacado aqui é o uso de dados paleoclimáticos como forma de entender padrões e processos ecológicos em escala ampla, reduzindo possíveis distorções e falsos padrões causados por informações enviesadas. Como demonstrado por Troudet et al. (2017), nossa preferência como sociedade por grupos carismáticos, e “vício” em amostrar as mesmas regiões inflam e criam tendências nos dados básicos do conhecimento da diversidade biológica, o que impede conclusões precisas. Com isso, utilizar informações climáticas para modelar padrões de distribuição da biodiversidade tende a ser mais efetivo do que usar bases de dados taxonômicos carregados de vies amostral como por exemplo o número de espécies conhecidas para uma ampla região.

Discussão da priorização espacial de áreas cársticas no Brasil

A abordagem de priorização de áreas cársticas para conservação, em macroescala, proporciona entender como está configurada espacialmente a relação entre impacto, preservação e proteção das áreas cársticas brasileiras. Os resultados demonstram que, com base nos limites aqui utilizados, o Brasil possui a maioria das manchas cársticas com alto índice de impacto antrópico, com baixa porcentagem de remanescentes de vegetação natural e poucas regiões protegidas, indicado pela categoria 5. Poucas são as áreas que possuem áreas cársticas com baixo impacto, com alta porcentagem de vegetação natural e protegida, indicado pela categoria 7. Tais resultados indicam claramente o alto grau de impacto antrópico sobre áreas cársticas brasileiras e destacam a necessidade de discutir e instaurar novas medidas estratégicas de conservação, como forma de salvaguardar os seus serviços ecossistêmicos, garantir a segurança hídrica (uma das metas da agenda 2030 e das nações unidas para o

desenvolvimento sustentável do planeta) e a qualidade de vida humana. Abaixo discutimos as principais estratégias de conservação que podem ser adotadas para cada uma das categorias aqui propostas.

O Status de Conservação das Áreas Cársticas do Brasil

Os resultados indicam a existência de poucas manchas cársticas, especialmente isoladas, como o caso da categoria 1, que indica áreas com baixo impacto antrópico, alta porcentagem de remanescente naturais e baixa proporção de UCs cobrindo seu território (Figura 2, verde escuro). Essas manchas estão majoritariamente localizadas na região norte do Brasil, no bioma Amazônico, além disso algumas estão localizadas nas zonas de transição entre Amazônia e Caatinga, e Amazônia e Cerrado. Politicamente essas manchas devem ser priorizadas para a criação de novas UCs e/ou aumentar a extensão territorial daquelas que já existem. Como ainda possuem elevada porcentagem de vegetação nativa e baixo impacto antrópico, essas áreas promovem serviços ecossistêmicos que, tanto em escala local, quanto em escala regional, são responsáveis por manter a qualidade de vida humana. Ressaltamos ainda que priorizar toda a mancha cárstica como estratégia de conservação, inclusive para instauração de novas UCs, auxilia a manter a biodiversidade intacta e salvaguardar as possíveis cavidades subterrâneas ainda desconhecidas, e o provimento de seus serviços ecossistêmicos. Outra estratégia de priorização para conservação das áreas cársticas é o processo de restauração. Quanto a categoria 2, que mostra regiões altamente impactadas, com pouca área protegida, mas com alta proporção de vegetação natural, muito presente no estado do Piauí, indicamos o uso sustentável dos recursos da região (Figura 2 - vermelho). A priorização espacial dividiu o estado em duas categorias principais, o norte com a (4) e o sul com a (1). O Piauí possui vasta quantidade de solo cárstico, com destaque para o Alto Vale do Rio Piauí, inserido no Parque Nacional Serra da Capivara, que possui valor arqueológico, paleontológico e indicadores paleoambientais (La Salvia & Simões, 1997). Contudo, a região tem enfrentado mudanças na cobertura do solo e aumento do crescimento populacional, resultando principalmente na perda de vegetação e formação de solos impermeáveis (Lima et al., 2021; Peret, 2021). Tais fatores podem ser problemáticos tanto para as áreas que não estão protegidas, no norte, quanto para o sul do estado com terras protegidas, mas que podem se tornar apenas um fragmento isolado afetado pela poluição.

A categoria 4, indica áreas com baixo impacto antrópico, com pouca porcentagem de UC e com pouca vegetação nativa (Figura 2, verde claro). Essas áreas, são normalmente dominadas por atividades de produção de commodities agrícolas. Dessa forma, a restauração da vegetação natural, de forma ativa ou passiva, é a estratégia primordial para que as manchas cársticas se mantenham preservadas para o provimento de serviços ecossistêmicos. É claro que a estratégia de restauração dessas áreas deve priorizar também medidas sustentáveis tanto para restaurar as áreas impactadas quanto para manter as atividades de produção das commodities. As medidas de restauração devem priorizar novas estratégias sustentáveis de produção de commodities principalmente voltadas para a segurança hídrica da agricultura, uma das principais ameaças atuais da produção das commodities agrícolas (Li et al., 2023). Assim sendo, restaurar essas manchas cársticas, e manter a sua proteção, irá auxiliar tanto na proteção da biodiversidade e de cavidades subterrâneas ainda desconhecidas, quanto na manutenção de recursos naturais que irão auxiliar a produção agrícola, mantendo o desenvolvimento socioeconômico da região de forma sustentável.

Grande parte das manchas cársticas localizadas nos biomas Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Caatinga estão classificadas na categoria 5, indicando um elevado nível de impacto antrópico, baixa cobertura de vegetação natural e pouco território protegido (Figura 2, amarelo). Esse padrão reflete a atual situação de regiões em que o desenvolvimento de atividades econômicas de exploração tem carga política e histórica, ou seja, ao longo da história do país foram afetadas pela devastação da vegetação somado pela falta de leis ambientais mais rigorosas (Ribeiro et al., 2021; Marques, 2022; Capoane & Fushimi, 2024; Costa et al., 2024). Nossa recomendação é a criação de estratégias que visam o desenvolvimento sustentável garantindo a continuidade das atividades e também a manutenção dos recursos naturais que essas áreas ainda oferecem. O desenvolvimento sustentável além de sinalizar uma bandeira verde apresentada para empreendimentos e países que têm exigências em ações “verdes”, também permite o contínuo crescimento econômico sem impactar a qualidade de vida, devido ao colapso de ecossistemas impactados (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; UN, 2023).

O sul do estado do Ceará foi o local que apresentou a categoria 6 de maneira representativa, indicando, um elevado nível de impacto antrópico, baixa cobertura de vegetação natural e alta proporção de terra protegida (Figura 2, azul claro). Nesse local,

há uma área de proteção ambiental, a APA da Chapada do Araripe, próxima a fragmentos de vegetação, cercado por terras ocupadas pela atividade agropecuária (MapBiomias, 2022). Esse cenário representa bem o que o Brasil transparece atualmente, uma área de proteção circundada por terras direcionadas à produção econômica. Sugerimos nesse local, e potenciais regiões como essa, cautela e uma legislação voltada para fiscalização mais rigorosa a fim de evitar impactos como poluição da APA. Áreas do bioma amazônico estão classificadas na categoria 7, o que indica que estão protegidas, e conseqüentemente possuem pouco impacto antrópico e alta cobertura de área nativa (Figura 2, vermelho carmesim). A Amazônia possui maior visibilidade por parte da comunidade internacional, recebendo fundos de organizações voltadas para conservação, diferente de outros biomas como o Cerrado, por exemplo. Apesar da visibilidade, a Amazônia sofre com problemas de desmatamento (WWF, 2022). Para essa categoria priorizamos novamente ações de fiscalização ambiental. A mesma recomendação é dada para as áreas classificadas na categoria 8 (Figura 2, vermelho cornalina), cuja qual apresenta boa parte do carste protegido e completamente isolada no norte do país.

Conservação x Áreas Cársticas

No Brasil, o Decreto 99.556/1990 foi o primeiro que de fato trouxe indiretamente o carste em pauta a fim de garantir a integridade física e ecológica das cavidades naturais subterrâneas (Brasil, 1990), a partir de então outras leis, juntamente com a criação do CECAV, garantiram maior especificidade em como as cavernas que estão inseridas no carste devem ser protegidas. Atualmente, a proteção do carste está indiretamente atrelada com o grau de relevância da caverna inserida no mesmo, que é medida através de parâmetros ligados a estudos biológicos, geológicos, culturais, entre outros (Brasil, 2009; Brasil, 2022). Entretanto, a depender do grau classificado das cavernas, seja alto, médio e baixo, a legislação permite que a caverna possa sofrer impactos ambientais irreversíveis, isso significa que apenas as o carste com cavidades com grau de relevância máximo não podem sofrer alterações irreversíveis de fato (Brasil, 2008; Donato et al., 2018). Porém, existe uma brecha no conhecimento espeleológico de distribuição das cavernas, que é mais forte próximo de zonas de mineração e centros urbanos, e também depende da fiscalização efetiva para que as cavernas sejam cadastradas e protegidas. Por conta disso, nós reforçamos que estudos

de priorização de conservação das áreas cársticas, e não somente das cavidades subterrâneas, são mais eficientes para conservação da biodiversidade, da vegetação nativa, e dos serviços ecossistêmicos correlatos. Essa conservação, e manutenção dos serviços ecossistêmicos das áreas cársticas, irá trazer valor aos produtos e auxiliará tanto na melhoria das atividades econômicas quanto na qualidade de vida humana.

Recentemente a discussão de estratégias de uso sustentável de áreas cársticas tem vindo à tona, principalmente como forma de mitigar o impacto antrópico nesses ambientes (Pamardhi-Utomo, 2020). Contudo, poucas abordagens indicam como e para que as áreas cársticas devem ser priorizadas (Fattorini et al., 2022; Oliveira & Ferreira 2024). No Brasil, foram criados índices de priorização de cavernas por Simões et al. (2014), Souza-Silva et al. (2015) e Nitzu et al. (2018) considerando principalmente a biodiversidade registrada em cavidades subterrâneas, sendo estes comparados por Rabelo et al. (2018). Tais índices de priorização são essenciais para instaurar a criação de UCs, porém eles consideram apenas a localização da caverna e seu entorno, sem expandir para toda mancha cárstica que pode abrigar cavernas ainda desconhecidas. Além disso, para priorizar uma caverna, Souza et al. (2021) mostraram que é preciso combinar diferentes métricas ecológicas, ao invés de apenas um índice que remete a apenas espécies subterrâneas endêmicas. Nesse sentido, a priorização das áreas cársticas, considerando toda cobertura que esses ambientes abrangem, abre uma nova abordagem de priorização que pode inclusive ser combinada com as estratégias baseadas em cavidades subterrâneas já conhecidas, a fim de estabelecer soluções mais efetivas, complementares e inovadoras para a proteção do patrimônio espeleológico brasileiro em larga escala espacial.

No Brasil, a criação de Unidades de Conservação segue as instruções do Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza (SNUC) (BRASIL, 2000). Cerca de 49% das UC's estão no domínio amazônico, enquanto os domínios do Cerrado e Mata Atlântica só possuem 10% de seu território protegido (Vieira et al., 2019; Lamounier et al., 2024). A maior parte das regiões cársticas estão na região central e nordeste do país. Criar UCs é importante para garantir a conservação da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos. Porém, a determinação de como e onde a UC vai ser criada é decisão política e o apelo econômico normalmente pesa mais do que atributos ecológicos. Theulen & Sessegolo (2001) discutem sobre a eficiência das UCs e demonstram que a eficiência será maior com a inclusão também a diversidade

espeleológica, ao invés de lidar com esses ecossistemas de forma separada, já que o mundo subterrâneo é dependente da superfície (Mammola & Leroy, 2018).

No Brasil, a proteção do patrimônio espeleológico é dada pelo Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas (CECAV) e pelo Plano de Ação Nacional para Conservação do Patrimônio Espeleológico Brasileiro (PAN)(ICMBiob, 2024). Desde o surgimento destes órgãos específicos de proteção, tem havido a disponibilização de dados a respeito da situação espeleológica brasileira, permitindo o acompanhamento transparente do status dos ambientes subterrâneos. O CECAV por exemplo disponibiliza literatura especializada, mapas com a distribuição e classificação do solo cárstico no Brasil e dados de distribuição de cavernas já catalogadas. Além disso, há o fomento de realocação de recursos financeiros para projetos nesses ecossistemas, como o Sistema de Gestão de Projetos Espeleológicos – Pró-Espeleo, bem como chamadas de termos de compensação espeleológica ao longo dos últimos anos. Contudo, mesmo com esses esforços, dados oriundos de consultorias, e de levantamentos espeleológicos atrelados à outorga de mineração, não são publicamente disponíveis, ou quando são, têm difícil acesso e não estão integrados em uma única fonte. Dessa forma, a disponibilização gratuita de dados espeleológicos de forma aberta e de fácil acesso são prioritárias para que medidas de priorização de conservação da biodiversidade, e da manutenção de serviços ecossistêmicos, sejam produzidas e revistas ao longo do tempo.

Cave Naturalist

Um dos maiores desafios atuais relacionados ao conhecimento da distribuição da fauna cavernícola do Brasil é a ausência de uma base de dados integrada e aberta à sociedade. Embora a criação desse banco de dados tenha sido prometida em diferentes congressos de espeleologia nos últimos anos, até o momento essas informações ainda permanecem ocultas e indisponíveis. Diante dessa problemática, e considerando o enorme potencial da ciência cidadã, decidimos criar um projeto de ciência cidadã que reúna esses dados sobre as cavernas na maior plataforma de ciência cidadã online: o iNaturalist (Manson et al., 2025). Com a criação do Cave Naturalist, esperamos que, nos próximos anos, mais pessoas se mobilizem para disponibilizar dados e que, no futuro, esse repositório possa contribuir para a conservação do patrimônio espeleológico, revelando novas espécies, auxiliando na identificação, expandindo o conhecimento

sobre a distribuição dessas espécies, e levando a bioespeleologia há diferentes entusiastas da biodiversidade.

Conclusão

Este projeto conclui que múltiplos fatores podem ser responsáveis pela origem e manutenção da fauna cavernícola brasileira. Em especial, destacamos que as áreas atualmente conhecidas como hotspots de biodiversidade cavernícolas são espacialmente próximas às regiões climaticamente estáveis. Além disso, este projeto destaca também ameaças à biodiversidade cavernícola do Brasil e lança luz para a necessidade da sistematização dos dados de biodiversidade oriundos do projeto de mineração.