

As fontes de alimento são geralmente escassas nas cavernas, em especial naquelas mais isoladas do exterior, criando um grande problema para os animais que ali vivem.

Alguns integrantes dessa fauna passam toda a vida nesses ambientes escuros e às vezes só obtêm alimento nos dejetos – o guano – de animais maiores, como os morcegos, que saem das cavernas para buscar sua comida.

Este artigo revela algumas características das comunidades que vivem no guano, aponta as relações entre as variadas espécies desse inusitado hábitat e debate como as condições do ambiente influenciaram a evolução de tais organismos.

GUANO DE

Rodrigo Lopes Ferreira e Rogério Parentoni Martins

Laboratório de Ecologia e Comportamento de Insetos, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Minas Gerais

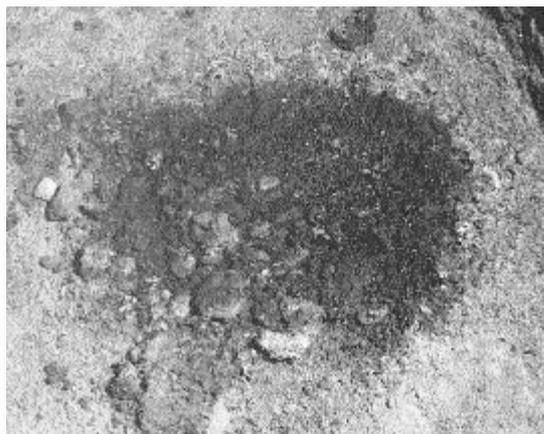


FOTO DE RODRIGO FERREIRA

E MORCEGOS

fonte de vida nas cavernas

Figura 1.
Na galeria principal da gruta do Janelão, em Januária (MG), a entrada de luz torna o ambiente semelhante ao meio externo em alguns locais da caverna

Figura 2.
Acima à direita, depósito de guano de morcegos hematófagos na gruta Lavoura, em Matozinhos (MG), com cerca de 50 cm de diâmetro

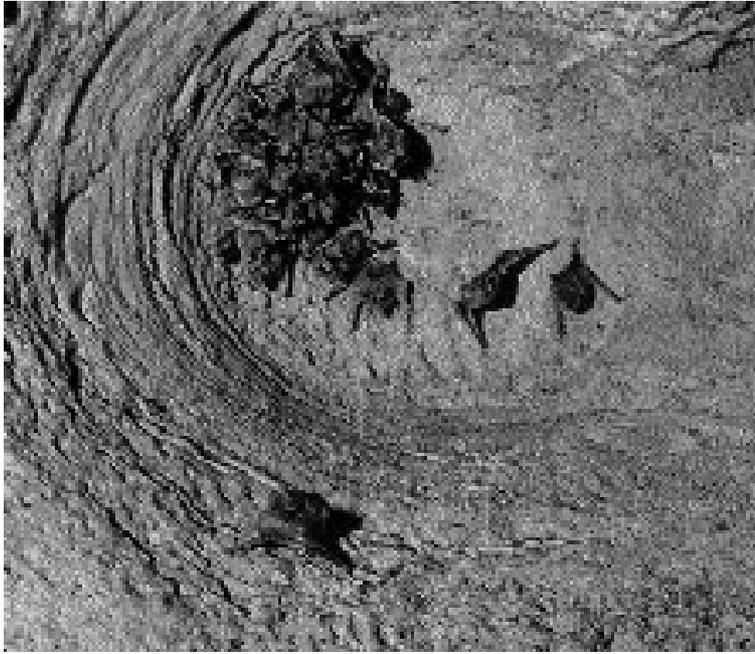
FOTO DE MÁRCIO BASÍLIO

Algumas formações geológicas atraem a atenção por suas características peculiares. Os vulcões, por exemplo, assustam pela força e pelo potencial de destruição. Outras criam mistério e estimulam reflexões sobre as origens do próprio homem. É o que acontece com as cavernas, com seus subterrâneos escuros, quase inteiramente isolados do mundo da superfície. As poucas influências que recebem do ambiente externo não impedem que sejam especiais, sobretudo quanto aos animais que as habitam.

As cavernas surgem em rochas, em geral calcáreas, dissolvidas lentamente pela água, em um fenômeno chamado pelos geólogos de espeleogênese. A água infiltrada abre, dentro dessas rochas, 'buracos' cada vez maiores e com diferentes formatos, que caracterizam os variados tipos de cavernas. A dissolução lenta e contínua dá origem às galerias ('condutos') das cavernas. Desmoronamentos das rochas também podem formar galerias amplas, como na gruta do Janelão (figura 1).

As condições biológicas são definidas – na situação mais extrema – pela ausência permanente de luz, que impede o desenvolvimento das plantas, as mais importantes fontes de alimento em ecossistemas terrestres 'tradicionais', como as florestas. Além disso, a umidade é elevada, e a temperatura, em especial nas áreas mais distantes da entrada, é em geral constante e semelhante às médias anuais do ambiente externo circundante.

Figura 3. Colônia de morcegos hematófagos, da espécie *Desmodus rotundus*, na gruta da Taboa, em Sete Lagoas (MG)



alimentos, em geral escassos e efêmeros, é um grande problema para os organismos que nunca saem das cavernas. Sua sobrevivência depende da matéria orgânica trazida pela água ou por morcegos, aves e insetos (como grilos) que freqüentam tanto esses ambientes quanto o mundo exterior. Em cavernas permanentemente secas o guano desses animais (em especial morcegos, os mais comuns) é a principal fonte de matéria orgânica, influenciando o número de espécies a ele associadas, a quantidade de indivíduos de cada espécie e a complexidade da cadeia alimentar.

FOTO DE ESTOUROBOLU

Um hábitat diferente

Em função das características peculiares das cavernas, os animais que ali vivem têm graus diferentes de especialização ao ambiente. Por isso, são agrupados em três categorias:

a) Os 'troglóxenos' (morcegos, aves e alguns insetos, por exemplo) são comuns em cavernas, mas saem delas regularmente para se alimentar. Por isso, são os principais importadores de matéria orgânica, depositada nas cavernas em suas fezes, chamadas de guano (figura 2). O guano é a base da cadeia alimentar de muitas cavernas, em especial as sempre secas.

b) Os 'troglófilos' (outros insetos e aranhas, por exemplo) podem completar seus ciclos de vida dentro e/ou fora das cavernas. Em geral, os troglóxenos e os troglófilos preferem ambientes úmidos e sombreados também quando estão fora das cavernas.

c) Os 'troglóbios', finalmente, alimentam-se, reproduzem-se e morrem dentro de cavernas. Por isso, mostram especializações (de forma, fisiologia e comportamento) que devem ter evoluído em resposta a pressões seletivas presentes nesse tipo de ambiente e/ou em função da ausência de pressões seletivas típicas do meio externo. Isso significa que, em uma população variada, os indivíduos que mostram maior adaptação a certas condições ambientais (ou à ausência de outras) têm sua sobrevivência – e portanto sua reprodução – favorecida.

Assim, através de inúmeras gerações, esse mecanismo 'seleciona' as características individuais vantajosas, fixando-as na população.

Encontrar

Colônias de morcegos ocupam diferentes locais nas cavernas, desde que existam, no teto das galerias, frestas e irregularidades onde possam se pendurar (figura 3). O tempo de residência de uma colônia em uma caverna varia com a disponibilidade do alimento que buscam no ambiente externo e com a presença ou não de populações de outras espécies de morcegos, que competem pelo espaço de fixação.

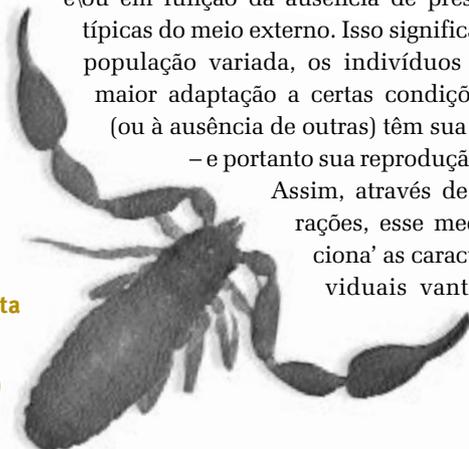
Os morcegos defecam na área abaixo do local em que a colônia se fixa, fornecendo assim o alimento de muitas outras espécies, mas essa deposição cessa se abandonarem esse ponto. O guano, por isso, é um recurso efêmero, colonizado no início da deposição por numerosos organismos de espécies pioneiras, que dão a partida para um processo de sucessão.

Há vários tipos de guano, de acordo com as dietas dos morcegos. Isso porque existem muitas espécies de morcegos nas regiões neotropicais – onde ficam as cavernas estudadas – e seus hábitos alimentares são mais diversificados que os de morcegos de outras regiões: comem insetos, carne, peixes, frutas, néctar de flores, sangue e outros tipos de alimento. Podem-se verificar as diferenças entre os tipos de guano, resultantes dos hábitos alimentares, pela análise de suas composições químicas, que por sua vez determinam a composição das comunidades que nele vivem.

Além da variação causada pela dieta dos morcegos, os depósitos de guano também sofrem mudanças em sua qualidade nutritiva a partir do momento em que são depositados. No início, o guano é alcalino e úmido, mas se torna mais ácido e seco com o tempo, apesar da elevada umidade das cavernas. Assim,

FOTO DE RODRIGO HERRERA

Figura 4. Esse pseudo-escorpião, com cerca de 3 mm da ponta de uma pinça à outra, foi coletado em guano na gruta do Morrinho, em Campo Formoso (BA)



depósitos muito velhos têm teores menores de matéria orgânica e tendem a perder o valor como alimento, depois de algum tempo de consumo pelos organismos a eles associados.

A qualidade do guano também se altera em termos espaciais. No plano horizontal, o centro dos depósitos tende a ser a parte mais 'nova', quase sempre mais básica, úmida e com maior teor de matéria orgânica do que as bordas. No plano vertical, a superfície dos depósitos também é mais rica em nutrientes, comparada às camadas mais profundas.

Que espécies vivem no guano?

Os diferentes tipos de guano, dependendo da dieta dos morcegos (frutos, sangue ou insetos), permitem o desenvolvimento de diferentes comunidades de invertebrados. Alguns organismos encontrados nessas comunidades só vivem em um tipo específico de guano, e outros são comuns a vários tipos. O guano de morcegos que se alimentam de sangue, por exemplo, contém grande número de larvas de pequenas moscas, além de espécies de outros grupos, como vermes, tatuzinhos e besouros. No guano de morcegos insetívoros predominam ácaros, pseudo-escorpiões, besouros, pequenas mariposas e moscas.

Já no guano de morcegos que comem frutas a fauna é bastante variada. Ali vivem aracnídeos (como aranhas, opiliões, ácaros e pseudo-escorpiões – figura 4), crustáceos (como isópodes, ou tatuzinhos – figura 5), miriápodes (como os diplópodes, ou piolhos-de-cobra, e os quilópodes, ou pequenas lacraias) e insetos. Entre os insetos há desde alguns menos conhecidos, como colêmbolos e psocópteros, até heterópteros (família dos percevejos), coleópteros (família dos besouros – figura 6) e, às vezes, neurópteros (popularmente conhecidos como formigas-leão ou piolhos-de-urubu – figura 7).

O guano novo tem pH e umidade elevadas e é colonizado por organismos que toleram bem essas condições. As espécies e o número de indivíduos de cada uma alteram-se com o tempo e com sua localização nos depósitos, em resposta às mudanças físico-químicas do guano. Do centro para as bordas e da superfície para as outras camadas de cada depósito há uma sucessão temporal e espacial de organismos. Os organismos das bordas podem ser totalmente distintos dos existentes no centro dos depósitos, assim como os da superfície em relação aos de diferentes profundidades. Depósitos mais antigos mostram poucas espécies e indivíduos ou nenhum organismo, pois tornam-se muito ácidos, sem valor nutritivo.

Os primeiros colonizadores do guano são as moscas, atraídas pelos odores de sua fermentação. Protozoários e vermes, presentes na urina e nas fezes

dos morcegos, também surgem nessa ocasião. Quando as larvas de moscas se estabelecem, chegam os parasitas ou predadores (pequenos besouros, vespas, percevejos e aranhas), aumentando o número de espécies e a complexidade da comunidade. Ácaros detritívoros e colêmbolos também são atraídos, alimentando-se do guano ou de fungos que crescem sobre ele.

Alguns organismos acham os depósitos atraídos por odores, mas provavelmente a grande maioria das espécies os alcança por acaso. Já que nas cavernas os recursos não duram muito tempo, espécies que estão se alimentando, por exemplo, da carcaça de um sapo ou de um ramo vegetal, levado até ali por uma enxurrada, têm que procurar outra fonte logo que a sua se esgota. Durante a 'procura', o organismo que encontra um depósito de guano nele permanece, por ser um recurso abundante e disponível.

A diversidade dos invertebrados associados ao guano não varia apenas em resposta a modificações físico-químicas desse recurso. Dependem também de variáveis como a área dos depósitos e sua localização ao longo da caverna.

Levantamentos realizados em inúmeros depósitos presentes em algumas cavernas (cinco em Minas Gerais, três na Bahia e três em Goiás) mostraram que, em geral, depósitos maiores têm comunidades mais diversificadas (há mais microhábitats potenciais) e



Figura 5. Crustáceo isópode (ordem Oniscidea e provavelmente da família Plathyartridae), com cerca de 5 mm, encontrado em guano na gruta do Morrinho, em Campo Formoso (BA)

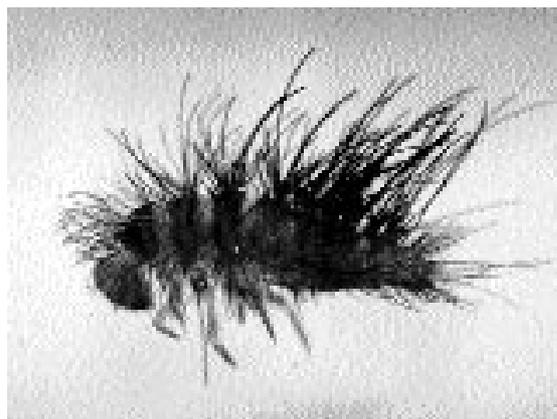


Figura 6. Coleóptero da família Dermestidae, com cerca de 4 mm, encontrado em guano na gruta Lavoura, em Matozinhos (MG)

Figura 7. Neuróptero da família Myrmeleontidae, com cerca de 1 cm, obtido em depósito de guano da gruta do Morrinho, em Campo Formoso (BA)



FOTO DE RODRIGO FERREIRA

também maior número de indivíduos nas populações (figura 8). Quando há intensa deposição de guano, porém, este não é totalmente consumido, pois os organismos associados, quase sempre pequenos, não consomem grandes quantidades em pouco tempo. Assim, com o passar do tempo, as variações do número de indivíduos podem ser causadas mais pela qualidade do que pela quantidade do recurso. As populações crescem basicamente nas camadas superficiais, e por isso grandes volumes de guano nem sempre têm um número maior de espécies e indivíduos do que manchas com a mesma área e volumes menores.

A diversidade de espécies associadas ao guano, em alguns casos, diminui à medida que aumenta a distância da entrada da caverna até os depósitos (figura 9). Às vezes isso também acontece com o número de espécies, dependendo do grau de dispersão e do tempo de colonização. Na maioria das cavernas, porém, o número de espécies não está vinculado à distância da entrada, já que os principais colonizadores do guano são animais troglófilos, que normalmente freqüentam esse ambiente. Tais animais já poderiam estar na caverna, alimentando-se de detritos ou carcaças, quando o guano foi depositado, e portanto não teriam chegado a ele a partir da entrada.

matéria orgânica de origem vegetal) eventualmente interagem com espécies que só vivem no guano. Alguns organismos também migram de um depósito para outro – essa movimentação depende da distância, área e idade desses depósitos e ainda da composição das comunidades e da abundância de indivíduos.

Já que a quantidade de guano não limita o número de organismos associados (o fator principal para isso parece ser a qualidade do recurso) a competição pelo alimento não se mostra tão importante. Assim, é provável que a predação tenha maior influência para determinar o número de espécies e de indivíduos, já que nessas comunidades o número de espécies predadoras é muitas vezes maior que o número de espécies que comem guano (embora as últimas apresentem populações maiores).

As comunidades do guano são quase sempre estruturadas a partir de organismos que se alimentam de detritos, como colêmbolos, ácaros, psicópteros e larvas de moscas e traças. Estes, por sua vez, são o alimento de pseudo-escorpiões, percevejos e aranhas, em geral predadores de topo (não são predados por outros) nessas comunidades (figura 10).

As interações entre as espécies podem ser mais bem observadas em certas condições. Assim, depósitos mais ricos (com maior número de espécies), e em geral de maior tamanho, podem funcionar como

‘emissores’ de organismos para depósitos menores. Em certos casos, quanto maior a distância do depósito ‘emissor’ de espécies, menor a semelhança entre sua fauna e a do depósito ‘receptor’. Essa ‘dispersão’ torna mais parecidas as faunas dos diferentes depósitos e envolve todos os organismos que vivem no guano: os detritívoros migram em busca de um recurso de ‘melhor qualidade’, enquanto os predadores, como muitas aranhas, vão de um depósito a outro à procura de presas.

Em cavernas com recursos adicionais, como detritos levados por enchurradas e outras fontes,

Figura 8. A riqueza (número de espécies) aumenta em função da área dos depósitos de guano (a escala do gráfico é logarítmica, cada ponto é um depósito de guano – em muitos não foi achado qualquer indivíduo – e a linha inclinada mostra a proporção direta)

Interações ecológicas

Os organismos que vivem em comunidades variadas apresentam diversas interações ecológicas. Os cientistas consideram que duas dessas interações – predação e competição – são as principais determinantes do número de espécies que podem coexistir em muitas comunidades. Será que isso também acontece nas comunidades associadas ao guano?

Cada depósito de guano funciona como um sistema parcialmente fechado, onde várias espécies interagem. Mas outros organismos não diretamente associados aos depósitos (e sim a outros substratos, como

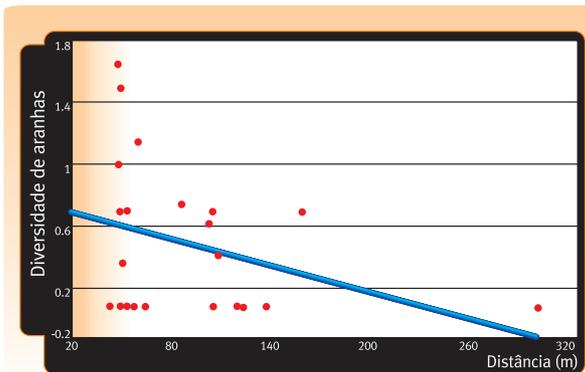
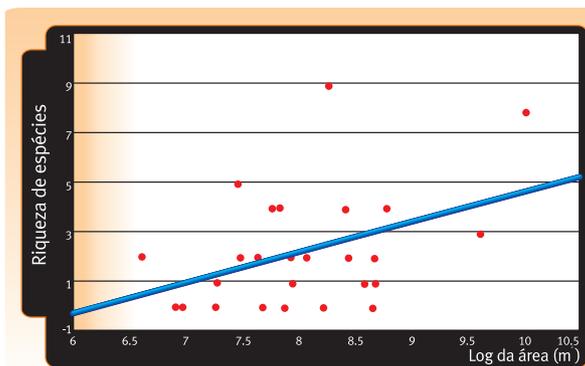


Figura 9. A diversidade de aranhas (calculada por métodos matemáticos) diminui à medida que aumenta a distância dos depósitos de guano até a entrada da caverna (cada ponto representa um depósito e a linha inclinada mostra que a proporção é inversa)

a importância do guano varia, mas isso depende da quantidade desse material extra. Em cavernas secas, porém, o guano é na prática o único sustento da diversificação da vida: todos os organismos estão direta ou indiretamente associados a ele.

A evolução nas cavernas

Saber como certas características dos troglóbios evoluíram torna o estudo da vida em cavernas mais interessante. Em geral, esses animais apresentam várias especializações relacionadas ao ambiente cavernícola, resultantes de um processo biológico lento e contínuo conhecido como 'evolução regressiva'. Esse processo, ainda não totalmente esclarecido, é interpretado com a ajuda de duas hipóteses hoje muito aceitas, por seu bom embasamento teórico e experimental: a hipótese do acúmulo de mutações neutras e a da seleção por pleiotropia e economia metabólica.

Para descrever a primeira hipótese é fundamental esclarecer antes o que significa o termo 'mutação neutra'. Mutações são mudanças no código genético de um indivíduo, que podem levar a variações de forma, metabolismo ou comportamento transmissíveis a seus descendentes. As mutações são espontâneas ou induzidas (por radiações e por diversas substâncias químicas). Uma 'mutação neutra' é aquela que não influencia nenhum aspecto importante da sobrevivência e/ou da reprodução de um organismo – a 'neutralidade', porém, depende do ambiente em que esse organismo vive.

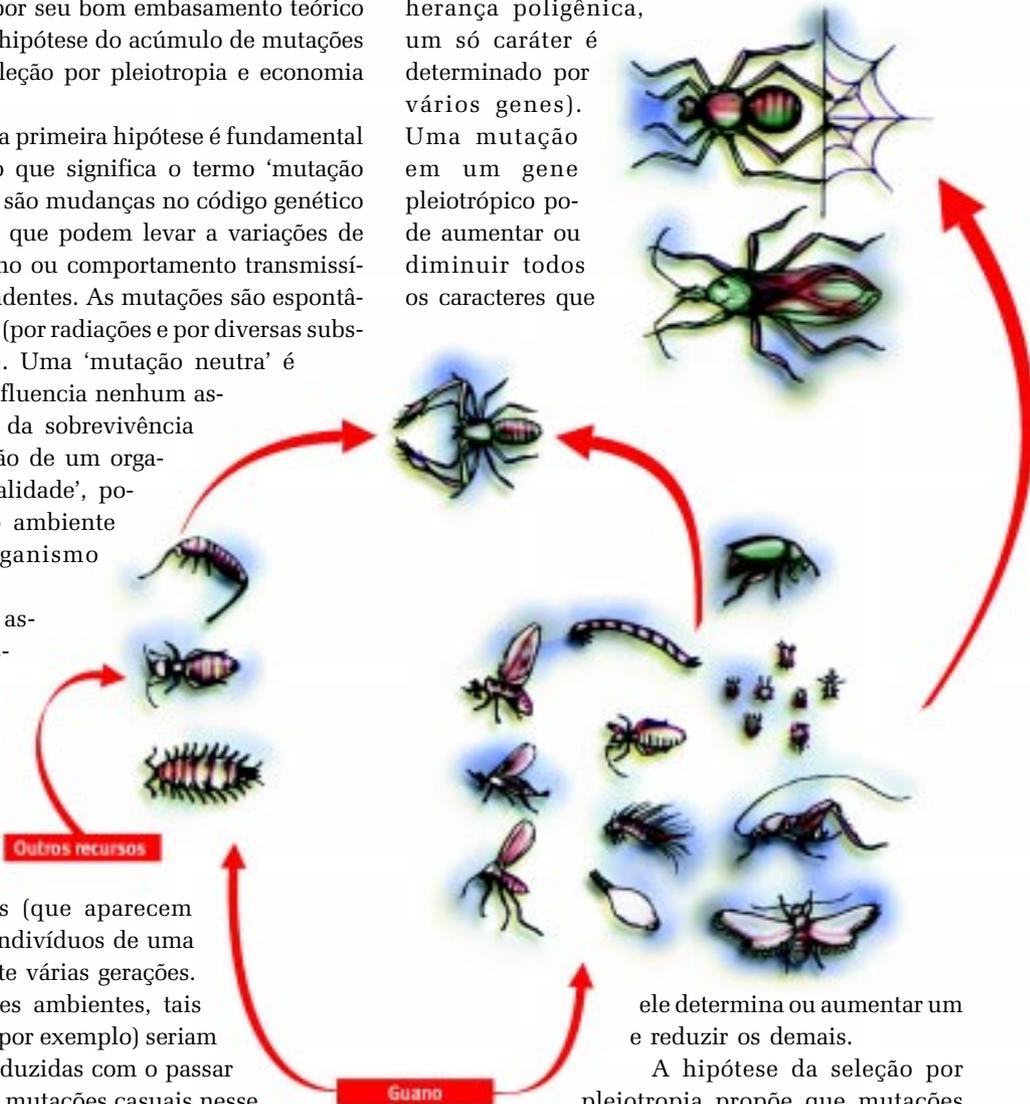
Essa hipótese assume que a regressão de certas estruturas, observada em alguns organismos que vivem em cavernas, é resultado do acúmulo de mutações neutras (que aparecem casualmente em indivíduos de uma população) durante várias gerações. Sem função nesses ambientes, tais estruturas (olhos, por exemplo) seriam gradativamente reduzidas com o passar das gerações, pois mutações casuais nesse sentido não afetariam a sobrevivência ou reprodução do indivíduo.

Uma mutação que, por exemplo, reduzisse o tamanho do olho de um peixe seria muito prejudicial

se ele vivesse em um rio de superfície, mas neutra em uma caverna totalmente escura. Nesse ambiente, os olhos não têm função. O acúmulo de mutações neutras desenvolveria e fixaria um determinado caráter regressivo, desde que a população cavernícola continuasse isolada de populações externas. A hipótese de acúmulo de mutações neutras, portanto, propõe que a regressão de estruturas em muitos troglóbios pode ter ocorrido por causa da ausência de pressões seletivas (como a luz) que eliminariam indivíduos mutantes no meio externo: nesse meio, um peixe com visão reduzida teria sua vida dificultada e, portanto, menos chance de transmitir a mutação a seus descendentes.

A segunda hipótese baseia-se na pleiotropia, fenômeno no qual um só gene determina a modificação de vários caracteres (no fenômeno oposto, herança poligênica, um só caráter é determinado por vários genes). Uma mutação em um gene pleiotrópico pode aumentar ou diminuir todos os caracteres que

Figura 10. Cadeia alimentar em uma comunidade associada ao guano, que termina com os predadores de topo: pseudo-escorpões, perceijos e aranhas



ele determina ou aumentar um e reduzir os demais.

A hipótese da seleção por pleiotropia propõe que mutações em um gene pleiotrópico afetariam de modo diferente os caracteres determinados por esse gene, levando à seleção de um ou mais entre eles. Assim, em um peixe (hipotético) com um gene desse

Figura 11.
Traça troglóbia
da ordem
Zigentoma,
com cerca
de 2 cm
(incluindo
os apêndices)
encontrada
em guano
na gruta
do Morrinho,
em Campo
Formoso (BA)



tipo, que condicionasse um caráter útil no ambiente cavernícola (como o sistema de linha lateral, que permite aos peixes detectar variações de temperatura ou pressão da água) e outro 'dispensável' ali (como olhos), a seleção poderia resultar no aperfeiçoamento de uma característica e redução da outra, por efeito pleiotrópico negativo.

Assim, o aperfeiçoamento de um caráter acarretaria a redução do outro associado, desde que isso não reduzisse as chances de sobrevivência e reprodução. No peixe hipotético acima (com o sistema de linha lateral e o desenvolvimento dos olhos ligados ao mesmo gene), mutações que tornassem mais eficaz o primeiro caráter seriam positivamente selecionadas, levando à redução dos olhos, caso o efeito pleiotrópico nesse gene fosse negativo. Como essa redução não afeta a vida do peixe na caverna, os olhos continuariam a ser atrofiados, podendo até desaparecer, no decorrer de várias gerações.

A hipótese de seleção por pleiotropia apóia-se ainda na chamada 'economia metabólica'. A energia metabólica economizada (no caso, com a redução dos olhos) seria usada pelos organismos em outras atividades que aumentassem suas chances de sobrevivência e reprodução. Ao contrário da hipótese de acúmulo de mutações neutras, a de pleiotropia e economia metabólica está diretamente ligada à escassez alimentar, condição comum em muitas cavernas.

Entretanto, se essa escassez fosse a principal determinante do processo evolutivo em cavernas, os depósitos de guano não poderiam ser considerados locais apropriados para a ocorrência da evolução regressiva. Em geral, tais depósitos oferecem recursos abundantes para as comunidades que vivem neles, e segundo alguns cientistas isso poderia desacelerar esse tipo de evolução nos organismos. Os troglóbios eventualmente encontrados em depósitos de guano, para esses cientistas, já estariam presentes nas cavernas (e já teriam evoluído até essa condição), e se associaram ao guano apenas depois de sua deposição pelas colônias de morcegos.

Em depósitos de guano de cavernas da Bahia e de Minas Gerais, principalmente nos últimos dois anos, têm sido descobertos numerosos organismos troglóbios e troglomórficos (que já mostram características de troglóbios). Populações relativamente densas de ácaros, colêmbolos e traças (figura 11) são encontradas com certa freqüência nesses depósitos. Tais descobertas permitem questionar a hipótese de que a escassez de alimentos seria a principal determinante da evolução de características troglomórficas em organismos que vivem em cavernas, principalmente naqueles associados a depósitos de guano.

A comparação da idade dos depósitos de guano com o tempo de desenvolvimento de um organismo troglóbio também ajuda esse questionamento. Um exemplo está na toca da Boa Vista, caverna do norte da Bahia. Em muitas de suas galerias há registros de guano fóssil pulverizado, e nessa caverna existem populações numerosas (dezenas de indivíduos) de uma traça troglóbia, da ordem Zigentoma. Amostras desse guano foram datadas pelo geólogo Augusto Auler (Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas) em cerca de 16 mil anos. Tal prazo está incluído no tempo necessário para a evolução de características troglomórficas em espécies cavernícolas terrestres, estimado entre 10 mil e 100 mil anos por estudos empíricos. As traças, portanto, provavelmente desenvolveram essas características em um ambiente com bastante matéria orgânica, contrariando a idéia de que essa evolução estaria ligada à escassez de nutrientes.

As informações obtidas nestas pesquisas reforçam a hipótese neutralista de evolução regressiva, já que a escassez ou não de alimento parece ter pouca influência no processo de evolução de organismos associados ao guano. Os estudos revelam ainda que o guano de morcegos é um recurso essencial para a manutenção da vida em cavernas sempre secas, o que torna crucial a conservação das populações de morcegos. Esses 'produtores de guano' garantem a sobrevivência de organismos tão especiais em ambientes tão peculiares e raros. ■

Sugestões para leitura

- CULVER, D. C.
1982. *Cave Life*.
Harvard
University Press.
Cambridge,
Massachusetts
and London,
England. 189 pp.
- FERREIRA, R.L. &
POMPEU, P.S.
'Fatores que
influenciam a
riqueza e a
diversidade da
fauna associada
a depósitos de
guano na gruta
Taboa, Sete
Lagoas, MG'.
in O Carste,
vol. 2 (9), pp.
30-33, 1997.
- FERREIRA, R.L. &
MARTINS, R.P.
'Diversity of
Spiders
Associated with
Bat Guano Piles
in Morrinho
Cave (Bahia
State, Brazil)'.
*in Diversity and
Distributions*,
no prelo.
- GNASPINI, P. &
TRAJANO, E.
'Guano
communities in
tropical caves.
Case study:
Brazilian caves',
*in Wilkens,
Culver &
Humphries
(eds.),
Ecosystems of
the world.
Subterranean
biota*, Elsevier
Science,
Amsterdam,
no prelo.