



PAULO CÉSAR REIS VENÂNCIO

Da luz à escuridão: a dualidade da influência da heterogeneidade de habitat sobre as comunidades de invertebrados terrestres em cavernas Neotropicais.

LAVRAS – MG

2021

Paulo César Reis Venâncio

**DA LUZ À ESCURIDÃO: A DUALIDADE DA INFLUÊNCIA HETOROGENEIDADE DE
HABITAT SOBRE AS COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS TERRESTRES EM
CAVERNAS NEOTROPICAIS.**

Monografia apresentada à Universidade Federal de
Lavras, como parte das exigências do curso de
Ciências Biológicas, para a obtenção do título de
Bacharel.

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira

Orientador

Dr. Lucas Mendes Rabelo

Coorientador

LAVRAS-MG

2021

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

Venâncio, Paulo César Reis.

Da luz à escuridão: a dualidade da influência da heterogeneidade de habitat sobre as comunidades de invertebrados terrestres em cavernas Neotropicais. / Paulo César Reis Venâncio. - 2021.

30 p.

Orientador(a): Rodrigo Lopes Ferreira.

Coorientador(a): Lucas Mendes Rabelo.

TCC (graduação) - Universidade Federal de Lavras,
2021.

Bibliografia.

1. Ecologia. 2. Invertebrados. 3. Cavernas Neotropicais. I. Ferreira, Rodrigo Lopes. II. Rabelo, Lucas Mendes. III. Título.

PAULO CÉSAR REIS VENÂNCIO

DA LUZ À ESCURIDÃO: A DUALIDADE DA INFLUÊNCIA HETOROGENEIDADE DE HABITAT SOBRE AS COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS TERRESTRES EM CAVERNAS NEOTROPICAIS.

FROM LIGHT TO DARKNESS: THE DUALITY OF INFLUENCE OF HABITAT HETEROGENEITY ON NEOTROPICAL TERRESTRIAL CAVE INVERTEBRATE COMMUNITIES.

Monografia apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do curso de Ciências Biológicas, para a obtenção do título de Bacharel.

APROVADA em 17 de março de 2021.
Dra. Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor UFLA
MSc Gabrielle Soares Muniz Pacheco UFLA

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira

Orientador

Dr. Lucas Mendes Rabelo

Coorientador

LAVRAS-MG

2021

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço imensamente todos os professores e todas as professoras que fui estudante, sempre se esforçando ao máximo para me guiarem no caminho do conhecimento.

Agradeço à minha mãe, Lourença, e minha vovó, Dirlene, que sempre estiveram ao meu lado, me guiando, incentivando, repassando ensinamentos e por todo o amor e carinho. A minha melhor amiga e companheira, Mariana, por sempre acreditar em mim, sempre me incentivando e apoiando. Ao meu irmão, Pedro, por sempre ter acreditado. Obrigado por tudo, amo vocês!

A todos da minha família pelos incentivos, conselhos, apoio e conversas.

Aos meus amigos há mais de uma década Vinicinho, Luketa, Samuel, Rafael, Brunão, João Pedro, Will e Sushi, obrigado por tudo.

Aos meus amigos Faiô, Jogador, Alícia, Hugo, Vitor Gabriel, Igor e Vitor Hugo, por terem se tornado tão especiais em minha vida.

Aos meus orientadores, Mestre (Rodrigo Lopes) e Titó (Marconi Souza), por todo o conhecimento passado, todos os conselhos, todas as conversas, oportunidades oferecidas, exemplos, correções e por todo o esforço e dedicação investidos em cada um dos alunos que orientaram/orientam. Sou extremamente grato por me acolherem e me ensinarem tanto sobre o mundo maravilhoso das cavernas todos os dias.

Ao Proto (Lucas Rabelo), meu co-orientador, por ter me ensinado e me guiado nessa caminhada, por todas as conversas e conselhos, pela paciência nas explicações e debates acerca do trabalho.

À Sassanha (Thaís Pellegrini), por todos os conselhos, dicas e ajudas durante a revisão do trabalho.

À Universidade Federal de Lavras por proporcionar esta oportunidade e por contribuir com a minha formação.

Aos companheiros e as companheiras do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, que sempre me acolheram e por todo o suporte diário.

E a todas as pessoas que acreditaram e torceram por mim, e que direta ou indiretamente contribuíram para minha formação.

Muito obrigado!

“Para mim, é muito melhor compreender o Universo
como ele realmente é do que persistir na ilusão,
por mais satisfatória e reconfortante que seja.”

Carl Sagan em “O mundo assombrado pelos Demônios” 1995.

RESUMO

Considerada um dos direcionadores globais da biodiversidade, a teoria da heterogeneidade de habitat, tem se mostrado válida para os mais diversos grupos taxonômicos e ecossistemas, até mesmo em ambientes subterrâneos. Entretanto, o conhecimento acerca dos fatores que governam as comunidades cavernícolas permanece escasso, especialmente nas regiões Neotropicais, onde tais estudos são relativamente recentes. Desta forma, partindo-se das hipóteses de que a heterogeneidade ambiental é um importante fator estruturador de comunidades de invertebrados e, comunidades associadas à diferentes regiões da caverna respondem de forma diferente às variáveis, objetivou-se entender como a riqueza e composição de espécies são moldadas por fatores abióticos que impõem heterogeneidade aos habitats (presença de abrigo, substratos de granulometria fina, disponibilidade de recursos orgânicos) e parâmetros físicos da caverna (distribuição geográfica, desenvolvimento linear e área da entrada), comparando-se comunidades de regiões de estrada e profunda de cavernas. Foram amostradas 27 cavernas carbonáticas localizadas na região Centro-Norte do estado de Minas Gerais (Brasil). Em cada caverna foram amostrados dois quadrantes de 1m², sendo um localizado na região próxima à entrada, outro na região profunda. Para riqueza da região profunda, “presença de abrigo” teve relação positiva, e relação negativa para “substrato fino”. Somente a composição das espécies próximas da entrada foi explicada pela distribuição geográfica das cavernas. A heterogeneidade de habitat local mostrou ser importante, para a promoção de uma maior riqueza, devido ao aumento da área disponível à colonização, conseqüentemente, aumento de habitats disponíveis, permitindo a coexistência e permanência de espécies. Para composição de espécies, a distribuição geográfica das cavernas influenciou significativamente sua similaridade, indicando que cavernas próximas acabam compartilhando mais espécies em suas regiões de entrada do que entre cavernas mais distantes, inversamente, ocorre uma dissimilaridade entre a composição das faunas associadas às regiões profundas, mesmo entre cavernas próximas geograficamente. Esses resultados possuem implicações para elaboração de planos de manejo e implementação de estratégias como o enriquecimento estrutural dos habitats no caso de cavernas com alterações antrópicas, visando proteção do patrimônio espeleológico e da fauna associada, além de demonstrar como comunidades associadas às regiões de entrada e às profundas respondem à heterogeneidade de habitat de formas distintas.

Palavras-chave: Distribuição geográfica. Composição. Riqueza. Habitats subterrâneos. Biodiversidade. Artrópodes.

Sumário

1. RESUMO	9
2. INTRODUÇÃO	10
3. MATERIAL E MÉTODOS	11
3.1. Área de estudo	11
3.2. Procedimentos de coleta	13
3.3. Amostragem da fauna	13
3.4. Obtenção de variáveis ambientais.....	13
3.5. Análise de dados	14
4. RESULTADOS	16
5. DISCUSSÃO	21
6. CONCLUSÕES	23
7. REFERÊNCIAS	24

Da luz à escuridão: a dualidade da influência da heterogeneidade de habitat sobre as comunidades de invertebrados terrestres em cavernas Neotropicais.

Paulo César Reis Venâncio¹, Lucas Mendes Rabelo^{1,2}, Thais Giovannini Pellegrini^{1,3}, Rodrigo Lopes Ferreira¹.

¹ *Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Setor de Biodiversidade Subterrânea, Departamento de Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Lavras, Caixa Postal 3037, CEP 37200-000, Lavras, MG, Brasil.*

² *PPG- Ecologia Aplicada, Departamento de Ecologia e Conservação (DEC), Universidade Federal de Lavras (UFLA), Minas Gerais, CEP: 37200-000, Brasil.*

³ *PPG-Entomologia, Departamento de Entomologia (DEN), Universidade Federal de Lavras (UFLA), Minas Gerais, CEP: 37200-000, Brasil.*

Corresponding author: Rodrigo Lopes Ferreira (drops@dbi.ufla.br)

RESUMO

Considerada um dos direcionadores globais da biodiversidade, a teoria da heterogeneidade de habitat, tem se mostrado válida para os mais diversos grupos taxonômicos e ecossistemas, até mesmo em ambientes subterrâneos. Entretanto, o conhecimento acerca dos fatores que governam as comunidades cavernícolas permanece escasso, especialmente nas regiões Neotropicais, onde tais estudos são relativamente recentes. Desta forma, partindo-se das hipóteses de que a heterogeneidade ambiental é um importante fator estruturador de comunidades de invertebrados e, comunidades associadas à diferentes regiões da caverna respondem de forma diferente às variáveis, objetivou-se entender como a riqueza e composição de espécies são moldadas por fatores abióticos que impõem heterogeneidade aos habitats (presença de abrigo, substratos de granulometria fina, disponibilidade de recursos orgânicos) e alguns parâmetros físicos da caverna (distribuição geográfica, desenvolvimento linear e área da entrada), comparando-se comunidades de regiões de estrada e profunda de cavernas. Foram amostradas 27 cavernas carbonáticas localizadas na região Centro-Norte do estado de Minas Gerais (Brasil). Em cada caverna foram amostrados dois quadrantes de 1m², sendo um localizado na região próxima à entrada, outro na região profunda. Para riqueza da região profunda, “presença de abrigo” teve relação positiva, e relação negativa para “substrato fino”. Somente a composição das espécies próximas da entrada foi explicada pela distribuição geográfica das cavernas. A heterogeneidade de habitat local mostrou ser importante, para a promoção de uma maior riqueza, devido ao aumento da área disponível à colonização, conseqüentemente, aumento de habitats disponíveis, permitindo a coexistência e permanência de espécies. Para composição de espécies, a distribuição geográfica das cavernas influenciou significativamente sua similaridade, indicando que cavernas próximas acabam compartilhando mais espécies em suas regiões de entrada do que entre cavernas mais distantes, inversamente, ocorre uma dissimilaridade entre a composição das faunas associadas às regiões profundas, mesmo entre cavernas próximas geograficamente. Esses resultados possuem implicações para elaboração de

planos de manejo e implementação de estratégias como o enriquecimento estrutural dos habitats no caso de cavernas com alterações antrópicas, visando proteção do patrimônio espeleológico e da fauna associada, além de demonstrar como comunidades associadas às regiões de entrada e às profundas respondem à heterogeneidade de habitat de formas distintas.

Palavras-chave

Distribuição geográfica, composição, riqueza, habitats subterrâneos, biodiversidade, artrópodes.

INTRODUÇÃO

A Teoria da heterogeneidade de habitat tem moldado padrões de diversidade de espécies em uma ampla gama de taxa, incluindo espécies vegetais, pássaros, mamíferos, peixes e artrópodes (MacArthur and MacArthur 1961, Palmer e Dixon 1990, Kerr e Packer 1997, Tews et al. 2004, Field et al. 2009, Palmer et al. 2010, Stein et al. 2014). Essa teoria prediz que, quanto maior a complexidade estrutural do ambiente, maior é a coexistência e riqueza de espécies, já que uma maior diversidade de habitat se torna disponível para as espécies, além da diminuição das taxas de competição intra/interespecífica. (Tews et al. 2004, Stein et al. 2014). Muitos trabalhos ecológicos envolvendo essa teoria são estudos experimentais em campo, visando o maior controle possível das variáveis que podem gerar viés na interpretação dos resultados (Johnson et al. 2016). Um bom modelo biológico para estudos desse tipo são as cavernas, consideradas como “laboratórios naturais” (Poulson e White 1969, Mammola et al. 2019). Características desses ambientes como, o ambiente semi-isolado e relativamente simplificado quando comparado aos outros sistemas, facilitam o estudo de padrões e processos ecológicos (Poulson e White 1969, Sánchez-Fernández et al. 2018, Mammola et al. 2019).

Cavernas, de forma geral, apresentam certas características que as distinguem de ambientes de superfície (ausência permanente de luz, estabilidade térmica, tendência à elevada umidade, dentre outros), além de comunidades biológicas mais simplificadas quando comparadas às externas (Poulson e White 1969, Peck 1976, Badino 2010, Tobin et al. 2013). No entanto, embora cavernas sejam notoriamente mais estáveis que ambientes externos, uma única caverna apresenta diferenças bem marcantes em suas características físicas e condições microclimáticas ao longo de sua extensão (Lunghi et al. 2014, Simões et al. 2015, Lunghi et al. 2017). Diferenças no microclima são, geralmente, mais acentuadas ao se comparar regiões profundas (distantes das entradas) e regiões de penumbra (próximas das entradas). A condição ecotonal de regiões de penumbra, determinada pela transição do meio epígeo para o hipógeo (Prous et al. 2004), se reflete em maiores variações nas condições climáticas, em especial, temperatura e umidade (Howarth 1993, Prous et al. 2004, Tobin et al. 2013, Prous et al. 2015). Este gradiente com mudanças ambientais partindo das entradas para

regiões mais profundas se traduz em diferenças na composição e riqueza das comunidades (Novak et al. 2012, Prous et al. 2015). Zonas mais profundas da caverna têm uma frequência maior de fauna apresentando especializações morfológicas (Novak et al. 2012), podendo refletir diferenças de comportamento entre a fauna encontrada na região profunda e na região de entrada.

Assim, além de ditar padrões comportamentais, a heterogeneidade de habitat também influencia na estruturação das comunidades subterrâneas (Bregovic e Zigmajster 2016, Pellegrini et al. 2016, Souza Silva et al. 2020b). Ambientes cavernícolas que apresentam elementos que agreguem heterogeneidade ao ambiente, como sobreposição de rochas, tamanhos variados de substratos, presença de galhos, entre outros, acabam possuindo uma maior diversidade, tanto de artrópodes, como de morcegos (Tews et al. 2004, Barros et al. 2020). Entretanto, até o momento, pouco se sabe a respeito da escala espacial em que diferentes fatores atuam na estruturação das comunidades de invertebrados e se, existe variações nessa estruturação entre as regiões próximas da entrada (twilight zone) e regiões profundas da caverna (deep cave zone).

Junto da heterogeneidade de habitat, a extensão da caverna, o tamanho e número de entradas, a presença de corpos d'água, entre outros, também desempenham um papel importante na estruturação da fauna de cavernas em escala local e ampla (Simões et al. 2015, Ferreira e Pellegrini 2019, Mammola et al. 2020, Souza Silva et al. 2020a). No entanto, estudos que avaliam a composição do substrato em uma escala local ainda são escassos em relação aos estudos que abordam escalas maiores (Bento et al. 2016, McNie e Death 2017, Mammola et al. 2019).

Partindo do pressuposto que regiões profundas e de entrada possuem diferenças em seus parâmetros ambientais, que se refletem na distribuição espacial e estruturação da comunidade subterrânea, formulamos duas hipóteses, a primeira é que a estruturação das comunidades de invertebrados subterrâneos seria influenciada pela heterogeneidade de habitat; a segunda é que comunidades associadas a diferentes zonas da caverna responderiam de forma diferente a essa influência da heterogeneidade. A fim de avaliar essas hipóteses, investigamos se: i) existe diferenças na riqueza média de espécies entre as zonas de penumbra e profunda da caverna; ii) se a riqueza de espécies encontrada na zona de penumbra e zona profunda ocorre em função das variáveis em escala ampla (distribuição geográfica, extensão linear e área da entrada) ; iii) se a riqueza de espécies nas diferentes zonas ocorre em função da variação de substrato (variáveis em escala local); e, por fim, iv) quais variáveis em escalas ampla e local melhor explicam a composição de espécies nas diferentes zonas estudadas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo compreendeu a amostragem de fauna em 27 cavernas, distribuídas em 13 municípios localizados na região Centro-Norte do estado de Minas Gerais (Figura 1, Tabela 1). As cavernas se inserem predominantemente no bioma Cerrado, considerado um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade (Myers et al. 2009, Strassburg et al. 2017). Foram selecionadas cavernas apresentando um desenvolvimento linear máximo de 1.000 metros.

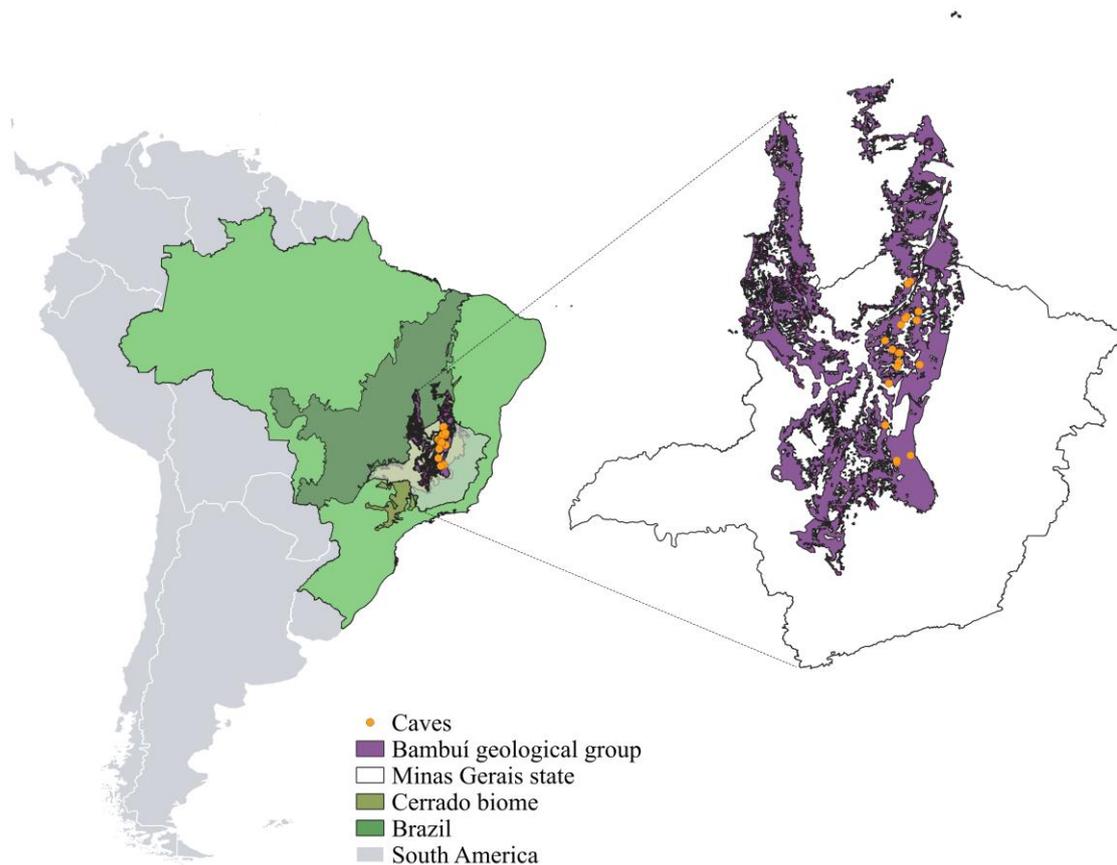


Figure 1. South America map with localization of the studied caves highlighting Brazil, Minas Gerais state, the Cerrado Biome and the Bambuí geological group. All caves are inserted at Center-north of Minas Gerais state.

Todas as cavernas desenvolvem-se em rochas carbonáticas, pertencentes ao grupo geológico Bambuí, datado do Neoproterozóico (750-600 milhões de anos atrás) (Auler e Farrant 1996, Rubioli et al. 2019). A Bacia Hidrográfica da região amostrada é a do Rio São Francisco. O clima, segundo a classificação de Köppen, varia entre **As** (clima tropical com inverno chuvoso) e **Aw** (com estações bem marcadas e período mais seco nos meses de julho a setembro) (Köppen 1936, Alvares et al. 2013). A altitude das regiões onde localizam-se as cavernas (medido na entrada principal) variou de 595 a 820 metros em relação ao nível do mar.

Procedimentos de coleta

Os dados utilizados para as análises do trabalho foram extraídos do banco de dados do Centro de Estudo em Biologia Subterrânea, instituída na Universidade Federal de Lavras (<http://www.biologiasubterranea.com.br>) e foram obtidos conforme descrito abaixo.

Amostragem da fauna

As amostragens foram feitas ao longo do mês de janeiro de 2015. Foram coletados invertebrados associados a dois quadrantes de 1m² por caverna. Um dos quadrantes foi posicionado próximo à entrada da caverna, denominado de zona de penumbra (onde há incidência indireta de luz, em inglês, “twilight zone”) e, outro posicionado distante de entradas, a zona profunda da caverna (na região afótica, em inglês, “deep cave zone”). A amostragem nos quadrantes se deu por meio de coleta exaustiva, de modo que todos os indivíduos encontrados na área interna do quadrante foram coletados. Para isso utilizou-se pinças, pincéis e sugadores. Em todas as 27 cavernas, a coleta nos quadrantes foi realizada por dois biólogos com no mínimo dois anos de experiência em amostragem de fauna subterrânea.

A amostragem em quadrantes permite a padronização do esforço amostral, que foi definido em dois quadrantes por cavidade a fim de minimizar possíveis impactos sobre as populações cavernícolas. Além disso, o número reduzido de quadrantes por caverna permitiu que um maior número de cavernas fosse amostrado. A preocupação sobre as consequências do impacto de métodos de amostragem nas populações cavernícolas tem se mostrado recorrente em pesquisas (Mammola et al. 2020), uma vez que espécies cavernícolas podem apresentar tamanhos populacionais reduzidos. Apesar de pouco habitual em regiões neotropicais, observa-se a necessidade dessa cautela em estudos que utilizam de coleta exaustiva, visto que pode ocorrer grandes densidades de indivíduos em pequenas áreas, em função, por exemplo, da existência de manchas de recursos tróficos (Pellegrini e Ferreira 2012).

Todos os invertebrados coletados foram acondicionados em potes contendo etanol a 70%. Os indivíduos foram identificados até o nível taxonômico possível, com o auxílio de microscópio estereoscópio óptico, microscópio óptico e chaves de identificação específicas para cada táxon. Posteriormente foram agrupados em morfoespécies, para a determinação da riqueza e obtenção da composição de espécies por quadrantes.

A separação em morfótipos é de ampla utilização em estudos ecológicos, fornecendo estimativas precisas, sendo uma ferramenta útil para identificação taxonômica por pesquisadores não-especialistas nos grupos taxonômicos amostrados (Oliver e Beattie 1996a, Oliver e Beattie 1996b, Pellegrini et al. 2016). Todos os indivíduos foram, posteriormente, depositados na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA).

Obtenção de variáveis ambientais

A caracterização das variáveis preditoras se deu em duas escalas, sendo uma em escala ampla (broad-scale) e uma local (local scale). As variáveis consideradas em escala ampla são aquelas compartilhadas entre os quadrantes de twilight zone e deep zone de uma mesma cavidade, sendo, portanto, características intrínsecas à cavidade. Como variáveis preditoras em “broad-scale”, considerou-se a localização geográfica da entrada da cavidade, o desenvolvimento linear da caverna e a área da entrada próxima ao quadrante da zona de penumbra. A localização geográfica foi obtida através das coordenadas geográficas (latitude e longitude) de cada caverna, com o auxílio de GPS. O desenvolvimento linear é resultado da soma dos maiores comprimentos de cada conduto da caverna, sendo obtido com auxílio de trenas a laser e mapas das cavernas. Por fim, a área da entrada considerou o valor da multiplicação da maior distância linear observada entre extremidades da entrada, horizontalmente e verticalmente, sendo suas medidas obtidas com o auxílio de trena a laser.

As variáveis consideradas em “local scale” são particulares a cada um dos quadrantes, sendo mensuradas apenas em sua área interna, onde a amostragem de fauna foi realizada, representando os tipos de substratos presentes durante a realização das coletas. Para a quantificação dos substratos utilizou-se fotografias obtidas no momento da amostragem. Para os registros fotográficos, utilizou-se o enquadramento mais paralelo ao solo possível, de modo que englobasse toda a área do quadrante amostrado. O levantamento dos tipos de substratos e sua quantificação foram realizados posteriormente com base nessas fotografias. Os substratos foram categorizados nas classes: disponibilidade de abrigo, presença de matéria orgânica de origem vegetal, matéria orgânica de origem animal e substrato de granulometria fina.

Na classe “disponibilidade de abrigos” foram incluídas: fissuras e cavidades no solo, presença de cascalhos (2-16mm), clastos (17-64mm), blocos (64-250mm) e espeleotemas quebrados. A classe “matéria orgânica de origem vegetal” compreendeu troncos, galhos, folhas, raízes e plantas de pequeno porte. Para a classe “matéria orgânica de origem animal” foi contabilizado o guano de morcegos, carcaças e fezes de animais terrestres. Por fim, a classe “substrato de granulometria fina” contou com: areia (0,06-2 mm), silte (0,2-0,05 mm), argila ($\leq 0,002$ mm) e rocha exposta. A quantificação foi realizada através da sobreposição de um grid contendo 100 quadriculas, cada uma com área igual à 10cm^2 , ao quadrante fotografado, sendo disposto sobre a imagem com o auxílio de Softwares de edição de imagens. Para cada quadricula, com área de 10cm^2 , foi atribuído um valor de 0 a 1 referente a proporção de cada classe de substratos observadas em sua área interna que, somadas, resultam em 100%, respectivo à área total do quadrante, 1m^2 . Esse método foi empregado para uma única foto para cada quadrante.

Análise de dados

Primeiramente verificou-se a existência de diferenças na média da riqueza de espécies obtida para os quadrantes de zonas de penumbra e de zonas profundas de cada caverna. Para isso, testou-se a normalidade dos dados com o teste de Shapiro Wilk, utilizando a função SHAPIRO.TESTE do pacote STATS (R Core Team 2019, Shapiro e Wilk 1965). Como os dados apresentaram-se como não-paramétricos, foi utilizado o teste de médias de Wilcoxon-Mann-Whitney, através da função WILCONX.TEST pelo pacote STATS (Mann e Whitney 1947). Gráficos foram construídos utilizando-se o pacote GGLOT2 (Wickham 2009).

Para testar se a riqueza de espécie nas zonas de penumbra e profundas respondem às variáveis em ampla escala, foram realizados dois modelos lineares generalizados (GLM), para cada zona, separadamente. Considerou-se a riqueza de espécies como a variável resposta, enquanto desenvolvimento linear e tamanho da entrada foram as variáveis preditoras em escala ampla.

Posteriormente, verificou se a riqueza dos quadrantes da zona de penumbra e zona profunda respondem em função da variação de substrato (escala local). Para isso, foi feita novamente uma análise de GLM para cada conjunto de quadrantes, de acordo com seu posicionamento na caverna. Utilizou-se a riqueza como variável resposta e a influência das variáveis em escala local foi analisada sobre as distintas zonas. As variáveis preditoras incluíram os valores representativos de: abrigo para invertebrados, substrato fino, matéria orgânica de origem vegetal e matéria orgânica de origem animal. As duas zonas foram analisadas separadamente

Para as análises de GLM utilizou-se a função GLM do pacote LME4 (Bates et al. 2015). Foi testada a colinearidade entre as variáveis preditoras por meio da correlação de Spearman (Spearman 1904). As variáveis que apresentaram correlação maior ou igual a 70% foram consideradas altamente correlacionadas e não foram incluídas em um mesmo modelo (Schober et al. 2018). A seleção dos modelos se deu pelo método step-wise utilizando backward elimination (Burnham e Anderson 2002). O padrão de distribuição incorporado ao modelo considerou, além da natureza dos dados, seu padrão de dispersão. A adequabilidade da distribuição foi avaliada com base no ajuste dos erros dos dados. A viabilidade de todos os modelos gerados pelos GLMs, foi conferida comparando-os com os modelos nulos. Utilizamos a família Gaussian para os dados paramétricos e a Quase-poisson para dados não-paramétricos. Todas as análises descritas a cima foram realizadas no software R (R Core Team 2017).

Buscando entender quais as variáveis em escalas ampla e local influenciam a composição das comunidades cavernícolas, utilizou-se Distance based linear models – DistLM (Anderson 2004), baseando-se em matrizes de similaridade de Jaccard (Magurran 2004). O mesmo processo citado anteriormente foi utilizado para selecionar variáveis altamente correlacionadas (Schober et al. 2018). As variáveis com altos valores de correlação foram avaliadas em modelos distintos. Os modelos de DistLM foram construídos no método Forward, com seleção por adjustedR² e 999

permutações. Para avaliar a influência das variáveis preditoras, foram utilizados três recortes da variável resposta: “General”, “Twilight” e “Deep Cave”.

Em “General” avaliou-se a influência das variáveis preditoras na composição unificada, considerando a fauna amostrada nas duas regiões (Twilight e Deep cave), considerando-se todos os quadrantes em uma mesma matriz de similaridade. Para esse recorte utilizou-se as preditoras: disponibilidade de abrigo, substrato fino, matéria orgânica de origem animal, matéria orgânica de origem vegetal, distância geográfica entre as cavernas (latitude e longitude combinadas) e presença/ausência de luz. No recorte “Twilight” avaliou-se a influência das variáveis preditoras na composição da comunidade encontrada na zona de penumbra. Nesse recorte utilizou-se as preditoras: disponibilidade de abrigo, substrato fino, matéria orgânica de origem animal, matéria orgânica de origem vegetal, distância geográfica entre as cavernas e tamanho da entrada. Em “Deep Cave” considerou-se as comunidades encontradas nos quadrantes de zonas profundas, sendo as variáveis preditoras: disponibilidade de abrigo, substrato fino, matéria orgânica de origem vegetal, matéria orgânica de origem animal e distância geográfica das cavernas.

Os quadrantes de penumbra das cavernas Madeira e Mãe Diná, bem como os quadrantes de zona profunda das cavernas São José II, Sumitumba e Maria Cobra foram excluídos das análises de composição por não apresentarem espécies. Os testes de média e as análises de riqueza foram realizadas no Software R (R Core Team 2019), e as de composição no software Plymouth Routine in Multivariate Ecological Reserach- Primer 6+Permanova (Anderson et al. 2008) (<https://www.primer-e.com/>).

RESULTADOS

Considerando todos os quadrantes amostrados nas 27 cavernas estudadas, foi obtido um total de 153 espécies de invertebrados, distribuídos dentro de 66 famílias, pertencentes a 24 ordens (cinco de Arachnida, uma de Annelida, uma de Crustacea, nove de Ectognatha, duas de Entognatha, uma de Mollusca e quatro de Myriapoda). A zona de penumbra contou com uma riqueza de 89 espécies, já os quadrantes de zona profunda, 90 espécies (Tabela 3). A riqueza de espécies por táxon em cada uma das zonas, encontram-se dispostas na imagem 2.

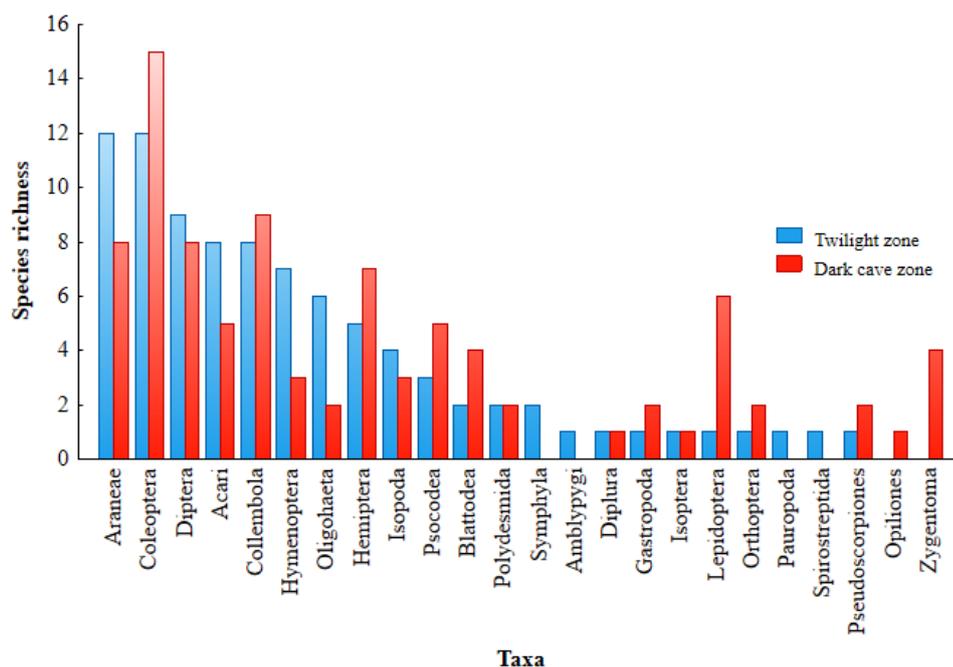


Figure 2. Species richness frequency per taxa in the 27 sampled caves of Minas Gerais. The frequency is separated by the zones of the cave.

A média da riqueza de espécies não variou significativamente entre os quadrantes da zona de penumbra e da zona profunda das cavernas ($W= 395,5$; $p= 0,596$). As variáveis em escala ampla não contribuíram para explicar a variação na riqueza de espécies entre os quadrantes, de maneira significativa.

Table 1: Broad-scale variable values measured in each studied cave. (**L.D.C.**) Larger dimension of cave entrance; (**L.D.**) linear development.

MUNICIPALITY	CAVES	LONGITUDE	LATITUDE	L.D.C. (M ²)	L.D. (M)
Montes Claros	Boqueirão da Nascente	-43,941677	-16,712649	15	620
Itacarambi	Caverna da Água do João Ferreira	-44,132069	-15,009719	5	150
	Lapa do Cipó	-44,184377	-15,056174	18	200
Luislândia	Caverna da Fazenda de Joaquim Rodrigues	-44,643736	-16,21705	5	125
São João da Ponte	Gruta Mãe Diná	-44,001946	-15,806895	3	150
Brasília de Minas	Gruta Mamoneiras	-44,493255	-16,400322	4	450
Varzelândia	Caverna da Madeira	-43,965252	-15,62166	20	400
	Caverna do Morrinho	-43,973832	-15,622715	9,5	350
	Gruta da Porteira	-43,976243	-15,623438	4	150
	Lapa do Índio	-43,9656	-15,6228	2	600
Curvelo	Gruta Antonina	-44,403056	-18,705144	12	250
	Gruta Antonina II	-44,403056	-18,705144	6	150
	Saco Curto	-44,406622	-18,666239	8	50
Jequitaiá	Lapa do Dim	-44,562505	-17,087961	15	450
	Gruta Buraco da Chuva	-44,563405	-17,088939	5	40

	Lapas da Lagoinha	-44,564849	-17,090244	3	420
Lontra	Gruta do Apartamento	-44,323164	-15,894507	2,5	200
Lassance	Gruta do Engenho Velho	-44,639623	-17,947182	7,2	300
Ibiracatu	Gruta São José II	-44,206214	-15,725786	12	150
	Gruta São José III	-44,205272	-15,725886	14	150
	Lapa do Baianinho	-44,2341	-15,7656	11	600
Coração de Jesus	Gruta Sumitumba	-44,369000	-16,663000	5	200
	Lapa Cigana	-44,370402	-16,471524	3	150
	Lapa de Maria Cobra	-44,395385	-16,752209	9	500
	Lapa do Espigão	-44,348604	-16,466653	4	750
	Lapa do Espigão II	-44,347542	-16,467581	4	200
Presidente Juscelino	Lapa d'Água	-44,128192	-18,563372	10	600

As variáveis predictoras substrato fino e abrigo, apresentaram colinearidade de 76%, portanto, foram analisadas separadamente. Os valores das variáveis em escala local encontram-se na tabela 2.

Table 2: Local-scale variable values measured in each quadrat sampled, with the species richness.

Cave	Zone	Species richness	Shelter (%)	Animal organic resource (%)	Vegetal organic resource (%)	Fine substrate (%)
Boqueirão da Nascente	Twilight	3	90	0	0	10
	Deep cave	3	10	0	0	90
Caverna da Água do João Ferreira	Twilight	4	29	0	15	56
	Deep cave	1	2	11	0	87
Caverna da Fazenda do Joaquim Rodrigues	Twilight	13	78	0	0	22
	Deep cave	7	46	0	0	54
Caverna da Madeira	Twilight	0	11	0	7	82
	Deep cave	6	13	0	12	75
Caverna do Morrinho	Twilight	2	19	0	12	69
	Deep cave	9	52	0	0	48
Gruta Antonina	Twilight	3	89,5	0	0	10,5
	Deep cave	1	96	0	0	4
Gruta Antonina II	Twilight	5	7	10	0	83
	Deep cave	2	8	0	8	84
Gruta Buraco da Chuva	Twilight	10	0	72	0	28
	Deep cave	9	16,5	0	23,5	60
Gruta da Porteira	Twilight	1	48	0	0	52
	Deep cave	5	14	25	0	61
Gruta do Apartamento	Twilight	2	86	0	0	14
	Deep cave	11	95	0	0	5
Gruta do Engenho Velho	Twilight	3	93	0	2	5
	Deep cave	9	22	45	0	33
Gruta Mãe Diná	Twilight	0	40	0	0	60
	Deep cave	2	30	0	0	70
Gruta Mamoneiras	Twilight	6	15	20	0	65

	Deep cave	5	10	68	6	16
Gruta São José II	Twilight	3	55	17	23	5
	Deep cave	0	8	9	0	83
Gruta São José III	Twilight	4	5	0	26	69
	Deep cave	2	62,5	0	0	37,5
Gruta Sumitumba	Twilight	12	2	9	0	89
	Deep cave	0	17	26	0	57
Lapa Cigana	Twilight	15	9	25	0	66
	Deep cave	2	12	0	0	88
Lapa d'água PJ	Twilight	4	82	4	0	14
	Deep cave	9	91	0	6	3
Lapa de Maria Cobra	Twilight	5	0	0	32	68
	Deep cave	0	0	0	19	81
Lapa do Baianinho	Twilight	3	66	7	0	27
	Deep cave	4	16	4	13	67
Lapa do Cipó	Twilight	1	86	3	0	11
	Deep cave	7	54	42	0	4
Lapa do Dim	Twilight	1	45	5	0	50
	Deep cave	5	24	0	5	71
Lapa do Espigão	Twilight	3	66	0	17	17
	Deep cave	1	14	11	0	75
Lapa do Espigão II	Twilight	3	8,3	76,2	0	15,5
	Deep cave	8	36	10	0	54
Lapa do Índio	Twilight	1	32	0	0	68
	Deep cave	3	25	16	0	59
Lapas da Lagoinha	Twilight	2	15	18	0	67
	Deep cave	5	0	0	73	27
Saco Curto	Twilight	7	71	0	0	29
	Deep cave	7	83	0	2	15

A variação de riqueza obtida para zona de penumbra não se mostrou influenciada significativamente por nenhuma das variáveis testadas. Por outro lado, a riqueza nos quadrantes de zona profunda decresce em função do aumento da disponibilidade de substrato fino ($\text{adjR}^2= 0,265$, $p= 0,003$) (tabela 3, figura 2-A) e aumenta em função de maior disponibilidade de abrigos ($\text{adjR}^2= 0,171$, $p= 0,018$) (tabela 4, figura 2-B).

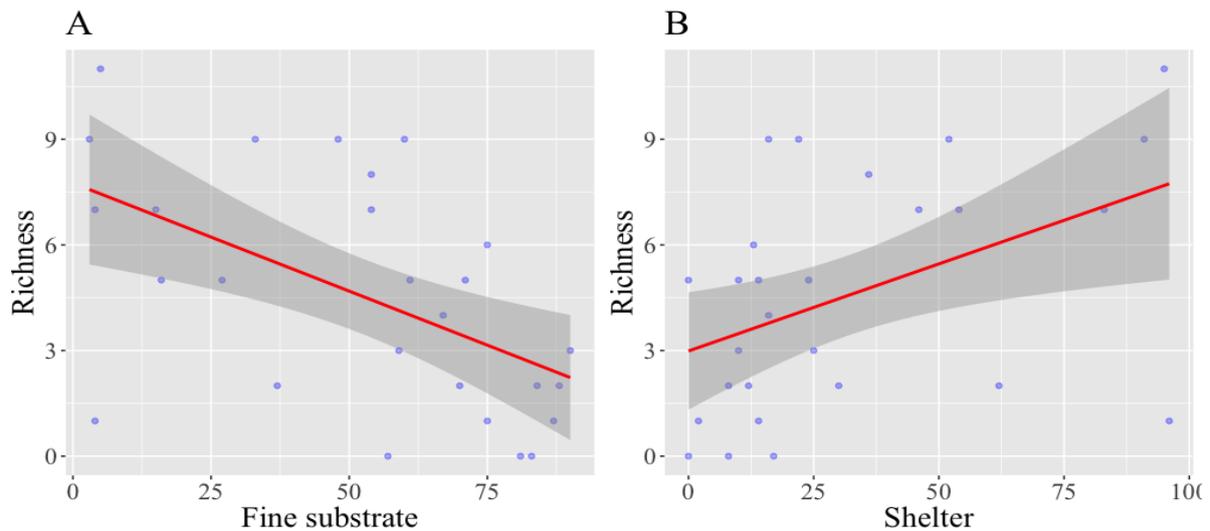


Figure 2: The variables that significantly influences the richness in the deep cave zone. A) Relationship between species richness and the fine substrate availability; B) Relationship between species richness and invertebrates shelter availability.

Table 4: Relationship between richness with the availability of fine substrate in the deep cave zone.

Variables	Estimate	Std. Error	T value	Pr (> t)
Intercept	7,76274	1,13579	6,865	3,65 e-07
Fine substrate	-0,06148	0,01909	-3,220	0,00354

Table 5: Relationship between richness with the availability of shelter for the invertebrates in the deep cave zone.

Variáveis	Estimate	Std. Error	T value	Pr (> t)
Intercept	2,98459	0,85075	3,508	0,00173
Shelter	0,04949	0,01962	2,523	0,01836

Ao se investigar a composição de espécies, as análises de DistLM evidenciaram que, para o modelo “General”, que incorpora conjuntamente a fauna das duas regiões da caverna, o poder de explicação foi de 29,39% contando apenas com a variável distribuição geográfica das cavernas. Para “Twilight”, o modelo apresentou poder de explicação de 32,25%, sendo também explicado

apenas pela distribuição geográfica das cavernas. Nenhuma das variáveis demonstrou relação significativa sobre a composição faunística do recorte “Deep Cave” (Table 6).

Table 6: Results of the distance based linear models – DistLM analyses all quadrants for together (General); twilight quadrants and deep cave quadrants.

Quadrats	Group	Adj R ²	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop.	Cumul.	Res.df	Regr.df
General	Distance	2,9394E ⁻²	1595	1,7268	0,001	0,0698	0,0698	46	3
Twilight	Distance	3,2527E ⁻²	1316	1,4034	0,002	0,1131	0,1131	22	3
Deep Cave	Distance	1,5731E ⁻²	1093	1,1838	0,053	0,1013	0,1013	21	3

Analisando todos os quadrantes em conjunto ou a zona de penumbra separadamente, o mesmo fator, distribuição geográfica das cavernas, fora responsável por explicar as maiores similaridades de espécies encontradas.

DISCUSSÃO

No presente estudo foi observado que a região da caverna (entrada ou profunda) não tem efeito significativo sobre a riqueza média de espécies, quando considerada em escala local. Além disso, as dimensões das cavernas não demonstraram relevância para as variações observadas na riqueza dos quadrantes considerados. No entanto, é fundamental destacar que a opção pela amostragem em um único quadrante em cada uma das áreas em cada caverna pode ter influenciado estes resultados. Estudos que tiveram como foco as regiões ecotonais em cavernas neotropicais (zonas de entradas) demonstraram a elevada riqueza destas áreas em comparação com zonas mais profundas das cavernas (Prous et al. 2004, 2015). Regiões de entrada frequentemente possuem espécies residentes e transientes, o que tende a elevar a riqueza destas áreas. Contrariamente, regiões profundas de cavernas apresentam preferencialmente espécies pré-adaptadas ou especializadas, tendendo, assim, a exibir maior homogeneidade composicional quando comparadas às regiões de entrada. Por outro lado, enquanto que nas regiões de penumbra as características dos substratos não influenciaram a riqueza de espécies, em zonas profundas, a disponibilidade de abrigos favorece o aumento da riqueza de invertebrados e, conseqüentemente, o aumento na porcentagem de substratos finos afeta negativamente essa riqueza. Considerando a composição de espécies, apenas a distribuição geográfica das cavernas demonstrou relevância, e somente para as regiões de entrada e a fauna como um todo.

A heterogeneidade de habitat no piso de cavernas decorre da presença de descontinuidades e irregularidades no substrato, promovidas por fissuras e rachaduras, além da sobreposição de rochas com variados tamanhos e formas (Ferreira e Souza-Silva 2001, Ferreira et al. 2009). Neste contexto, a classe “presença de abrigos”, está diretamente relacionada à heterogeneidade de habitat. Desta

forma, habitats caracterizados pela presença de “substratos finos”, configuram-se como mais homogêneos, trazendo condições não favoráveis ao aumento na riqueza. Contrariamente, habitats mais heterogêneos apresentam maior disponibilidade de microhabitats, os quais acabam sendo explorados e colonizados por diferentes espécies, proporcionando aumento na riqueza (Arrhenius 1921, MacArthur e MacArthur 1961, Poulson e Culver 1969, Palmer e Dixon 1990, Zepon e Bichuette 2017, Ferreira e Pellegrini 2019). Como consequência do elevado número de microhabitats, existe o aumento da probabilidade de coexistência de espécies potencialmente competidoras, por efeito da diminuição na sobreposição de nichos (MacArthur e MacArthur 1961, Poulson e Culver 1969, Culver 1973, Begon 2007).

A condição de oligotrofia, frequentemente encontrada em ambientes subterrâneos, acaba potencialmente intensificando as relações de competição intra e interespecífica pelo recurso orgânico disponível, atuando assim, de forma decisiva na estruturação de comunidades (Culver e Fong 1991, Culver Pipan 2015). Além disso, os pequenos espaços resultantes da sobreposição de rochas e presença de fissuras, podem apresentar condições microclimáticas favoráveis para determinadas espécies, como maior umidade, sendo de extrema importância para animais troglóbios, diminuindo as chances de dessecação desses organismos (Howarth 1993, Ferreira e Souza-Silva 2001, Ferreira et al. 2009, Zepon e Bichuette 2017). Até mesmo interações ecológicas, como a predação, podem ser influenciadas pela heterogeneidade de habitat (Zepon e Bichuette 2017, Brothers e Blakeslee 2021).

A ausência de relação entre a riqueza dos quadrantes da zona de penumbra com as variáveis consideradas no estudo, pode eventualmente decorrer das influências do ambiente de superfície (Rabelo et al. 2020). Estudos demonstram que a fauna subterrânea pode responder às variações de temperatura e umidade da superfície, sejam elas sazonais (Mammola et al. 2020) ou oscilações diárias (Mammola e Isaia 2018). Com isso pode-se especular que a forte influência do ambiente de superfície sobre as comunidades associadas às zonas de penumbra dificulta a detecção de eventuais efeitos de variáveis do meio subterrâneo (e.g. extensão linear da caverna e variáveis de substrato) sobre esses invertebrados. O único parâmetro que influenciou de forma significativa a composição de espécies associadas a esta zona, foi a distribuição geográfica das cavernas. Pode-se atribuir à localização geográfica uma forte influência tanto dos gradientes climáticos (Nekola e White 1999), quanto do pool regional de espécies (Mammola et al. 2020). Esse pool regional acaba sendo importante uma vez que as zonas próximas às entradas podem ser consideradas como ecótonos, levando ao compartilhamento de espécies entre os ambientes (Prous et al. 2004, Prous et al. 2015). Vale ressaltar que esse efeito decorrente do pool regional acaba sendo elevado, uma vez que a parte mais representativa das espécies amostradas não possui distribuição restrita aos ambientes cavernícolas, sendo representadas por espécies presentes também no ambiente que

circunda a entrada da caverna (Rabelo et al. 2020). Este efeito ainda pode ser detectado quando se avalia a comunidade cavernícola como um todo, corroborando com estudos que demonstram a influência da localização geográfica para a similaridade faunística, onde quanto maior for a distância entre as cavernas, maior a dissimilaridade entre suas faunas (Gnaspini-Netto e Trajano 1992, Nekola e White 1999, Mammola et al. 2019).

Desta forma, a distribuição de espécies (especialmente as não troglóbias) segue um padrão biogeográfico, onde cavernas mais próximas entre si tendem a apresentar maior similaridade nas regiões de entrada, visto que parte das espécies presentes corresponde às espécies encontradas na região externa. No entanto, o efeito da proximidade espacial entre as cavernas é atenuado à medida que se direciona para regiões mais profundas, podendo ser efeito da própria região de entrada, já que exerce papel de filtro biológico (Prous et al. 2004, Prous et al. 2015). Esse filtro acaba “selecionando” as espécies mais aptas a alcançar as regiões profundas da caverna e, assim, estabelecer populações, elevando o grau de dissimilaridade entre essas regiões, mesmo em cavernas próximas.

Contra intuitivamente, não foi encontrada relação significativa entre os parâmetros da comunidade com a disponibilidade de recursos alimentares. Isso pode ter ocorrido em função da escala espacial utilizada, visto que estudos que investigaram essa relação, analisaram-na em escalas espaciais mais amplas (Field et al. 2009, Bregovick e Zagnajster 2016). Outro fator que pode ter influência nesse resultado é a qualidade nutricional dos recursos quantificados, uma vez que a composição físico-química desses depósitos são importantes estruturadores da riqueza e composição das espécies associadas. Sua qualidade nutricional acaba sendo perdida ao longo do tempo, tornando-se cada vez menos atraentes para as espécies, podendo levar à uma menor riqueza ou a predominância de uma ou poucas espécies (Ferreira et al. 2007).

CONCLUSÕES

O estudo demonstrou uma dualidade em relação aos efeitos da heterogeneidade de habitat sobre comunidades subterrâneas associadas às diferentes regiões consideradas da caverna. A fauna associada as zonas profundas acabam sendo significativamente influenciadas por essa maior estruturação do habitat, já a fauna localizada em zonas próximas da entrada não responde de forma similar.

Partindo para uma aplicação mais prática, o estudo pode auxiliar na elaboração de estratégias de conservação em escalas espaciais distintas, por exemplo, a implementação de enriquecimento estrutural/físico em cavernas (Ferreira e Pellegrini 2019). Tal estratégia tem por objetivo aumentar a heterogeneidade local de habitat, promovendo a longo prazo, aumento no número de nichos e microhabitats disponíveis.

Por fim, a preservação de cavernas distantes geograficamente não necessariamente garantiria a conservação dessa diversidade. Espécies mais intimamente associadas às cavernas são encontradas preferencialmente em locais mais estáveis, distantes de entradas (Tobin et al. 2013) onde as maiores similaridades não são ditadas pelas menores distâncias, já que cavernas próximas podem conter faunas distintas em suas regiões profundas. Portanto, estudos detalhados de padrões de diversidade permanecem sendo essenciais para o aprimoramento do conhecimento sobre os ecossistemas subterrâneos, além de fornecer bases para sua conservação.

REFERÊNCIAS

- Alvares CA, Stape, JL, Sentelhas, PC, de Moraes G, Leonardo J, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22(6): 711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Anderson MJ (2004) DISTLM v.5: a fortran computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand 10: 2016.
- Anderson M, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA + for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods (1st ed., Vol. 1). PRIMER-E. <https://doi.org/10.1016/j.isatra.2014.07.008>
- Arrhenius O (1921) Species and area. *Journal of Ecology* 9(1): 95-99. <http://doi.org/10.2307/2255763>
- Auler A, Farrant AR (1996) A brief introduction to karst and caves in Brazil. *Proceedings of the University of Bristol Speleological Society* 20: 187-200.
- Badino, G (2010) Underground meteorology- “What’s the weather underground?”. *Acta Carsologica* 39(3): 427-448. <https://doi.org/10.3986/ac.v39i3.74>
- Bahia GR, Ferreira RL (2005) Influência das características físicoquímicas e da matéria orgânica de depósitos recentes de guano de morcego na riqueza e diversidade de invertebrados de uma caverna calcária. *Revista Brasileira de Zoociências* 7(1): 165-180. <https://zoociencias.ufjf.emnuvens.com.br/zoociencias/article/view/182/170>
- Barros JdS, Bernard E, Ferreira RL (2020) Ecological preferences of Neotropical cave bats in roost site selection and their implications for conservation. *Basic and Applied Ecology* 45: 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.03.007>
- Bates D, Mächler M, Bolker BM, Walker SC (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1): 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (2007) *Ecologia: de indivíduos aos ecossistemas*. Atmed. Blackwell Sci. 4: 3-659.

- Bento DM, Ferreira RL, Prous X, Souza-Silva M, Bellini BC, Vasconcellos A (2016) Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies* (78):2 61–71.
- Bregović P, Zagmajster M (2016) Understanding hotspots within a global hotspot—identifying the drivers of regional species richness patterns in terrestrial subterranean habitats. *Insect Conservation and Diversity* 9(4): 268-281. <https://doi.org/10.1111/icad.12164>
- Brothers CA, Blakeslee AM (2021) Alien vs predator play hide and seek: How habitat complexity alters parasite mediated host survival. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 535(151488) 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151488>
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A practical Information-Theoretic Approach* 172(2).
<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380003004526>
- Culver DC (1973) Competition in spatially heterogeneous systems: an analysis of simple cave communities. *Ecology*, 54(1): 102-110. <https://doi.org/10.2307/1934378>
- Culver DC, Pipan T (2015) Shifting paradigms of the evolution of cave life. *Acta Carsologica* 44(3): 415-425. <https://doi.org/10.3986/ac.v44i3.1688>
- Culver DC, Fong DW, Jernigan, RW (1991) Species interactions in cave stream communities: experimental results and microdistribution effects. *American Midland Naturalist* 54(1): 102-110. <http://doi.org/10.2307/2426112>
- Ferreira RL, Pellegrini TG (2019) Species-area model predicting diversity loss in an artificially flooded cave in Brazil. *International Journal of Speleology* 48(2): 155-165. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.2.2244>
- Ferreira RL, Prous X, Martins RP (2007) Structure of bat guano communities in a dry Brazilian cave. *Tropical Zoology* 20(1): 55-74.
- Ferreira RL, Souza-Silva M (2001) Biodiversity under rocks: the role of microhabitats in structuring invertebrate communities in Brazilian outcrops. *Biodiversity & Conservation* 10(7): 1171-1183. <https://doi.org/10.1023/A:1016616207111>
- Ferreira RL, Soares SM, Barros FA (2009) Biodiversity under rocks in disturbed habitats: the role of microhabitats in landscape heterogeneity and community maintenance. *Revista Brasileira de Zoociências* 11(2): 129-136.
- Field R, Hawkins BA, Cornell HV, Currie DJ, Diniz-Filho JAF, Guégan JF, Kaufman DM, Kerr TJ, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Turner JRG (2009) Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of biogeography* 36(1): 132-147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01963.x>

- Gleason HA (1922) On the relation between species and area. *Ecology* 3(2): 158-162. <http://doi.org/10.2307/1929150>
- Gnaspini P, Trajano E (1992) *Província Espeleológica do Vale do Ribeira, região da Fazenda Intervales, SP: Exploração, topografia e biologia*. *Espeleo-Tema*, 16: 41-74.
- Howarth FG (1993) High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. *The American Naturalist*, 142: 65-77. <https://doi.org/10.1086/285523>
- Humphreys WF (1991) Experimental re-establishment of pulse-driven populations in a terrestrial troglobite community. *The Journal of Animal Ecology* 60(2): 609-623. <http://doi.org/10.2307/5301>
- Johnson PT, Wood CL, Joseph MB, Preston DL, Haas SE, Springer YP (2016) Habitat heterogeneity drives the host-diversity-begets-parasite-diversity relationship: evidence from experimental and field studies. *Ecology Letters*, 19(7): 752-761.
- Kerr JT, Packer L (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385(6613): 252-254. <https://doi.org/10.1038/385252a0>
- Köppen, WP (1923) *Die klimate der erde: Grundriss der klimakunde*. Walter de Gruyter 46pp.
- Lunghi E, Manenti R, Ficetola GF (2014) Do cave features affect underground habitat exploitation by non-troglobite species? *Acta Oecologica* 55: 29-35. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.11.003>
- Lunghi E, Manenti R, Ficetola GF (2017) Cave features, seasonality and subterranean distribution of non-obligate cave dwellers. *PeerJ* 5: 1-19. <https://doi.org/10.7717/peerj.3169>
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42(3): 594-598. <http://doi.org/10.2307/1932254>
- Magurran AE (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing.
- Mammola S, Isaia M (2018) Day–night and seasonal variations of a subterranean invertebrate community in the twilight zone. *Subterranean Biology* 27: 31–51. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.27.28909>
- Mammola S, Cardoso P, Angyal D, Balázs G, Blick T, Brustel H, Carter J, Curčić S, Danflous S, Dányi L, Déjean S, Deltshv C, Elverici M, Fernández J, Gasparo F, Komnenov M, Komposch C, Kováč L, Kunt KB, Mock A, Moldovan OT, Naumova M, Pavlek M, Prieto CE, Ribera C, Rozwałka R, Růžička V, Vargovitsh RS, Zaenker S, Isaia M (2019) Local-versus broad-scale environmental drivers of continental β -diversity patterns in subterranean spider communities across Europe. *Proceedings of the Royal Society B* 286(20191579): 1-9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1579>

- Mammola S, Chiappetta N, Giachino PM, Antić DŽ, Zapparoli M, Isaia M (2020) Exploring the homogeneity of terrestrial subterranean communities at a local spatial scale. *Ecological Entomology* 45(5): 1053-1062. <https://doi.org/10.1111/een.12883>
- Mann HB, Whitney DR (1947) On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *The Annals of Mathematical Statistics*, 18(1): 50–60. <https://www.jstor.org/stable/2236101>
- McNie, P. M., & Death, R. G. (2017). The effect of agriculture on cave-stream invertebrate communities. *Marine and Freshwater Research*, 68(11), 1999-2007. <https://doi.org/10.1071/MF16112>
- Moldovan OT, Kováč L, Halse S (Eds.) (2018) *Cave ecology*. Basel, Switzerland: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26(4): 867-878. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x>
- Novak T, Matjaž P, Saška L, Franc J (2012) Duality of terrestrial subterranean fauna. *International Journal of Speleology* 41: 181-188. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.5>
- Oliver I, Beattie AJ (1996a) Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological applications* 6(2): 594-607. <https://doi.org/10.2307/2269394>
- Oliver I, Beattie AJ (1996b) Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology*, 10(1): 99-109. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10010099.x>
- Palmer MA, Menninger HL, Bernhardt E (2010) River restoration habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice? *Freshwater Biology* 55: 205-222. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02372.x>
- Palmer MW, Dixon PM (1990) Small-scale environmental heterogeneity and the analysis of species distributions along gradients. *Journal of Vegetation Science*, 1(1): 57-65. <https://doi.org/10.2307/3236053>
- Peck SB (1976) The effect of cave entrances on the distribution of cave-inhabiting terrestrial arthropods. *International Journal of Speleology* 8(4): 309-321. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.8.4.1>
- Pellegrini TG, Ferreira RL (2012) Sampling effort in mite communities associated with cave bat guano. *Speleobiology notes*, 4: 10-16.

- Pellegrini TG, Ferreira RL (2016) Are inner cave communities more stable than entrance communities in Lapa Nova show cave? *Subterranean Biology* 20: 15-37. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.20.9334>
- Pellegrini TG, Sales LP, Aguiar P, Ferreira RL (2016) Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. *Subterranean Biology* 18: 17-38. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.18.8335>
- Poulson TL, Culver DC (1969) Diversity in terrestrial cave communities. *Ecology*, 50(1): 153-158. <https://doi.org/10.2307/1934678>
- Poulson TL, White WB (1969) The cave environment. *Science* 165(3897): 971-981. <https://www.jstor.org/stable/1727057>
- Prous X, Ferreira RL, Martins RP (2004) Ecotone delimitation: Epigeal–hypogean transition in cave ecosystems. *Austral Ecology* 29(4): 374-382. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01373.x>
- Prous X, Ferreira RL, Jacobi CM (2015) The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. *International Journal of Speleology* 44(2): 177-189. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.44.2.7>
- R Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing (3.3.2). R Foundation for Statistical Computing.
- Rabelo LM, Souza-Silva M, Ferreira RL (2020) Epigeal and hypogean drivers of Neotropical subterranean communities. *Journal of Biogeography* 48: 662-675. <https://doi.org/10.1111/jbi.14031>
- Rubiolli E, Auler A, Menin D, Brandi R (2019) *Cavernas - Atlas do Brasil Subterrâneo*. ICMBio, Brasília, 340pp.
- Sánchez-Fernández D, Rizzo V, Bourdeau C, Cieslak A, Comas J, Faille A, Fresneda J, Lleopart E, Millán A, Montes A, Pallarés S, Ribera I (2018) The deep subterranean environment as a potential model system in ecological, biogeographical and evolutionary research. *Subterranean Biology* 25: 1–7. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.25.23530>
- Schneider K, Christman MC, Fagan WF (2011) The influence of resource subsidies on cave invertebrates: results from an ecosystem-level manipulation experiment. *Ecology* 92(3): 765-776. <https://doi.org/10.1890/10-0157.1>
- Schober P, Schwarte LA (2018) Correlation coefficients: Appropriate use and interpretation. *Anesthesia and Analgesia* 12(5): 1763-1768. <https://doi.org/10.1213/ANE.0000000000002864>

- Simberloff D, Dayan T (1991) The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual review of ecology and systematics*, 22(1): 115-143. <https://www.jstor.org/stable/2097257>
- Simões MH, Souza-Silva M, Ferreira RL (2015) Cave physical attributes influencing the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. *Subterranean Biology* 16: 103-121. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.16.5470>
- Shapiro SS, Wilk MB (1965) An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*, 52(3/4): 591–611. <https://doi.org/10.1093/biomet/52.3-4.591>
- Souza Silva M, Iniesta LFM, Ferreira RL (2020a) Invertebrates diversity in mountain Neotropical quartzite caves: which factors can influence the composition, richness, and distribution of the cave communities? *Subterranean Biology* 33: 23-43. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.33.46444>
- Souza Silva M, Iniesta LFM, Ferreira RL (2020b) Cave lithology effect on subterranean biodiversity: A case study in quartzite and granitoid caves. *Acta Oecologica*, 108: 103645. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103645>
- Souza Silva M, Martins RP, Ferreira RL (2011) Trophic dynamics in a neotropical limestone cave. *Subterranean Biology* 9: 127-138. [doi: 10.3897/subtbiol.9.2515](https://doi.org/10.3897/subtbiol.9.2515)
- Spearman C (1904) Measurement of association, Part II. Correction of “systematic deviations”. *Am J Psychol* 15: 88-101.
- Stein A, Gerstner K, Kref H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters* 17(7): 866-880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Strassburg BB, Brooks T, Feltran-Barbieri R, Iribarrem A, Crouzeilles R, Loyola R, Latawiec AE, Oliveira-Filho FJB, Scaramuzza CAM, Scarano FR, Soares-Filho B, Balmford A (2017) Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution* 1(4): 1-3. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0099>
- Tamme R, Hiiesalu I, Laanisto L, Szava-Kovats R, Pärtel M (2010) Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 21(4): 796-801. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01185.x>
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31(1): 79-92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- Tobin BW, Hutchins BT, Schwartz BF (2013) Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave.

International Journal of Speleology 42(3): 203-214. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.42.3.4>

Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology* 85(2): 183-206. <https://doi.org/10.1086/652373>

Wickham H (2009) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-verlag New York.

Zepon T, Bichuette ME (2017) Influence of substrate on the richness and composition of Neotropical cave fauna. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 89(3): 1615-1628. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160452>