



Deyvison Camilo de Souza

**FATORES DETERMINANTES À ESTRUTURAÇÃO DAS
COMUNIDADES CAVERNÍCOLAS NOS PARQUES
NACIONAIS DE UBAJARA (CE) E SETE CIDADES (PI):
ESCALA DE AMOSTRAGEM E SAZONALIDADE**

LAVRAS

2021

DEYVISON CAMILO DE SOUZA

**FATORES DETERMINANTES À ESTRUTURAÇÃO DAS
COMUNIDADES CAVERNÍCOLAS NOS PARQUES
NACIONAIS DE UBAJARA (CE) E SETE CIDADES (PI):
ESCALA DE AMOSTRAGEM E SAZONALIDADE**

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

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira
Orientador

Marcus Paulo Alves Oliveira
Co-orientador

LAVRAS-MG

2021

DEYVISON CAMILO DE SOUZA

**FATORES DETERMINANTES À ESTRUTURAÇÃO DAS
COMUNIDADES CAVERNÍCOLAS NOS PARQUES
NACIONAIS DE UBAJARA (CE) E SETE CIDADES (PI):
ESCALA DE AMOSTRAGEM E SAZONALIDADE**

**DETERMINING FACTORS FOR THE CAVE COMMUNITY
STRUCTURING IN UBAJARA (CE) AND SETE CIDADES (PI)
NATIONAL PARKS: SAMPLING SCALE AND SEASONALITY**

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

Aprovado em _____/_____/_____
Dr. Paulo dos Santos Pompeu
MS. Joyce dos Santos

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira
Orientador

Marcus Paulo Alves de Oliveira
Co-orientador

LAVRAS-MG

2021

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus por ter permitido que tudo isso acontecesse em minha vida, e agradeço grandemente a Iansã e a Oxóssi por cuidarem tão bem do meu Ori e guiar sempre meus caminhos.

Aos meus familiares, meu avô Antônio (Toninho bento), a minha avó Efigênia e minha mãe Rivânia por me incentivarem sempre a correr atrás dos meus sonhos, pela educação, carinho, amor e por tudo que fazem por mim, minha vida não teria sentido sem vocês. Ao Jefferson e Ana Lívia, meus dois irmãos os quais amo tanto e tenho muito carinho, que esse trabalho sirva de incentivo a vocês dois a sempre seguir os sonhos e nunca desistir. Ao meu pai Carlos pelo apoio e incentivo que sempre me deu. Ao Paulo meu padrasto agradeço por cuidar tão bem de minha mãe e minha irmã e por também me apoiar a ir em frente na caminhada da faculdade.

Às minhas tias Chica, Ângela e Cris que também me incentivarem a estudar, obrigado por todo carinho e até em algumas fases da minha vida, por terem sido como mães pra mim.

Aos meus amigos que admiro demais Eric, Felipe, Clayton, Yuri, Rafael e Marko por serem tão vívidos em minha vida e por serem sempre o motivo de altas risadas e tornarem muitos momentos inesquecíveis. Aqui levanto a grande importância de um deles, Eric, que sem dúvida alguma é pra mim meu melhor amigo, ele que sempre esteve presente em inúmeras situações e sempre me ajudando a levantar quando estava pra baixo, te amo muito e obrigado por ser tão especial pra mim.

Aos professores Rodrigo e Marconi, por me orientarem por tanto tempo e por me apresentarem esse ambiente magnífico denominado caverna, local o qual tão desconhecido pra mim e acabou se tornando minha paixão. Obrigado por tudo, pelas risadas, conversas, puxões de orelha, conselhos, brincadeiras, enfim vocês fazem parte de uma fase muito importante na minha vida.

Ao Centro de Estudo em Biologia Subterrânea, pelo excelente laboratório, com tamanha infraestrutura que proporcionou o desenvolvimento deste trabalho. Aos amigos que ganhei nesse local. A Vanessa (Mammy), por ser uma pessoa que tenho uma enorme admiração,

sempre me fazendo refletir sobre diversas questões da vida, que com certeza me fez crescer como ser humano. A Denizar que sempre admirei pela inteligência e que também me ajudou bastante no processo de aprendizado. Ao Pirilo, Perna e Roberta pelo companheirismo que tivemos do dia a dia e pelos diversos conselhos que sempre me deram. Aqui ressalto a Perna, que nessas últimas fases me auxiliou demais. Ao Proto, que foi como um irmão mais velho pra mim, obrigado por chegar em mim e dizer "Vem cá, vou te ensinar a identificar uns bichos", você não faz ideia do quão sou grato a você por isso, pois esse foi meu primeiro contato com a fauna cavernícola e através disso pude ir aprendendo um pouco sobre eles, e obrigado também por sempre ser o tipo de pessoa que impulsiona a gente a ir em frente sempre. E por último, mas não menos importante (pelo contrário), meu 1,65 m de sol, a pessoa que mais marcou minha passagem pelo CEBS, Cachelfa, obrigado por ter sido minha parceira, minha luz, meu porto seguro e meu refúgio, obrigado por todos os momentos juntos, pelos conselhos, dicas, cafés, comidas, carinho, e por nessa fase final da graduação ter me auxiliado como pode te amo muito. E a todas as outras pessoas que não foram citadas diretamente, mas saibam que vocês também fizeram parte desse momento.

Aos amigos no decorrer do curso (da Biologia ou não) Ana Flávia, Thayná, Eloana, Luis Carlos, Marina (Demi), Carol, Barbs e Raphael, obrigado por me ajudarem durante todo trajeto de UFLA e pela grande amizade que formamos. Destaco aqui a Barbs, que já nos últimos períodos entrou na minha vida de uma forma que me fez tão bem, foi motivo de tantos momentos bons os quais sinto muita falta atualmente.

Ao Thallyson por estar ao meu lado sempre, por ter o enorme carinho e cuidado que tem e por ser um namorado incrível pra mim.

Ao professor César Veríssimo por permitir fazer parte do projeto o qual utilizei os dados para elaboração deste trabalho. Ao Diego e Geilson por ajudarem na coleta dos espécimes. Ao Osiel ou como se autointitula o Curiólogo por nos guiar no Parque Nacional de Sete Cidades e permitir que nos hospedássemos em sua residência. A toda equipe no Parque Nacional Ubajara pelos auxílios prestados durante a coleta no parque. A CNPQ por financiar todo esse projeto.

Ao Marcus Paulo (Grilão) por aceitar a missão de me coorientar, por ter sido atencioso, por todo tempo desprendido para me auxiliar na elaboração deste trabalho, muito obrigado de coração. A Rafa que também foi minha coorientadora, obrigado pela paciência. A toda equipe

da Bioespeleo pelo companheirismo e por me acolherem tão bem em todo esse tempo de estágio.

Agradeço aos especialistas por terem refinado as identificações: Dr. Leopoldo Bernardi (Acari), Dra. Rafaela Bastos (Isopoda), Ma. Luana Guimarães (Isoptera), Me. Rodrigo Souza (Orthoptera) e Rafael Casarino (Formicidae).

E por fim agradeço a Universidade Federal de Lavras (UFLA) por toda infraestrutura que possui, permitindo assim a conclusão de um sonho e por todo ensinamento que obtive nesses anos que estive nela, o meu muito obrigado.

RESUMO GERAL

Este estudo foi desenvolvido com o intuito de compreender alguns componentes responsáveis para estruturação do ambiente cavernícola. As pesquisas foram realizadas em duas unidades de conservação. O estudo é composto por dois artigos redigidos cada um conforme a regra dos periódicos científicos. O primeiro manuscrito foi elaborado de acordo as normas do periódico “*International Journal of Speleology*” cujo o objetivo foi avaliar como a sazonalidade influencia na riqueza e composição da fauna cavernícola em diferentes escalas espaciais. O trabalho foi realizado no Parque Nacional de Ubajara no estado do Ceará, onde foram amostradas três cavidades. E como resultado, a sazonalidade foi um fator significativo para estruturação das cavidades, mas além dela outros fatores também influenciam, tais como recursos tróficos, físicos e esforço amostral. O segundo manuscrito, foi redigido conforme as normas da Revista Brasileira de Espeleologia e teve sua coleta realizada no Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí. Através dos dados obtidos foi possível estudar a influência da sazonalidade para as cavidades locais e buscar compreender se existe outros fatores responsáveis para estruturar as cavidades. Como resultado, também foi perceptível a influência da sazonalidade na composição das cavidades e que os outros fatores neste estudo avaliados, projeção horizontal, altura da entrada e distância das cavidades de trilhas ou estrada não foram significativos.

Palavras-chaves: Caverna, Unidade de Conservação e Sazonalidade

Abstract

This study was developed in order to understand some components responsible for structuring the cave environment. The surveys were carried out in two conservation units. The study consists of two articles written each according to the rules of scientific journals. The first manuscript was prepared in accordance with the norms of the journal "International Journal of Speleology" whose objective was to evaluate how seasonality influences the richness and composition of cave fauna at different spatial scales. The work was carried out in the Parque Nacional de Ubajara in the northwest the state of Ceará, where three cavities were sampled. As a result, seasonality was a significant factor in the structuring of the cavities, but in addition to that, other factors also influence, such as trophic and physical resources and sampling effort. The second manuscript was written in accordance with the norms of the Revista Brasileira de Espeleologia and was collected in the Parque Nacional de Sete Cidades, in the north of Piauí state. Through the data obtained, it was possible to study the influence of seasonality for the local cavities and seek to understand if there are other factors responsible for structuring the cavities. As a result, it was also noticeable the influence of seasonality on the composition of the cavities and that the other factors evaluated in this study, horizontal projection, height of the entrance and distance from the cavities of trails or road were not significant.

Keywords: Cave, Conservation Unit and Seasonality

LISTA DE FIGURAS

Artigo 1.

- Figura 1.** Localização do Parque Nacional de Ubajara e das cavernas..... 29
- Figura 2.** Representação dos setores (mesoescala), quadrantes (microescala) 30
- Figura 3.** Gráfico de escalonamento multidimensional (MDS). 36
- Figura 4.** Gráfico de riqueza de espécies de acordo com a estação em microescala 36
- Figura 5.** Gráfico de partição da diversidade beta utilizando índice de Jaccard..... 37

Artigo 2

- Figura 1.** Área de amostragem do Parque Nacional Sete cidades e as cavidades coletadas 61
- Figura 2. (A)** Gráfico de escalonamento multidimensional (MDS). **(B)** Gráfico de partição da diversidade beta 61
- Figura 3.** Gráfico de correlação entre as variáveis constantes (Correlação de Spearman) 62

LISTA DE TABELAS

Artigo 1

Tabela 1. Tabela das variáveis ambientais agrupadas de acordo com o fatores.....	31
Tabela 2. Tabela de modelos preditores para riqueza da comunidade em mesoescala e microescala.	37
Tabela 3. Tabela modelos preditores para composição da comunidade em mesoescala e microescala.	38
Tabela 4. Tabela de modelos preditores da riqueza da comunidade em diferentes estações e escalas de amostragem.	39
Tabela 5. Tabela de modelos preditores da composição da comunidade em diferentes estações e escalas de amostragem..	39

Artigo 2

Tabela 1. Tabela com os informações espeleométricas, coordenadas geográfica das cavidades coletas no parque e suas variáveis contínuas.....	52
Tabela 2. Tabela com os taxons amostrados nas cavidades do PARNA Sete Cidades conforme a estação de amostragem.....	52

LISTA DE APÊNDICES

Artigo 1

Apêndice 1. Banco de dados (BD) sobre os taxa amostrados nas três cavidades do presente estudo conforme a estação.....	3147
---	------

LISTA DE SIGLAS

CANIE	Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas
CEBS	Centro de Estudo em Biologia Subterrânea
IBDF	Instituto Brasileiro de Defesa Florestal
ISLA	Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras
IPECE	Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará
FUNCEME	Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos
PARNA	Parque Nacional
SNUC	Sistema Nacional de Unidade de Conservação
UC	Unidade de Conservação
UFLA	Universidade Federal de Lavras

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	14
1 INTRODUÇÃO GERAL	14
2 REFERENCIAL TEÓRICO	16
2.1 Unidades de conservação	16
2.2 Cavernas	17
2.3 Alterações sazonais em ambientes cavernícolas	19
REFERÊNCIAS	20
SEGUNDA PARTE – ARTIGOS	26
Artigo 1 - As mudanças sazonais determinam a estruturação das comunidades cavernícolas em diferentes escalas espaciais de amostragem?	26
APÊNDICE	47
Artigo 2 - A sazonalidade impacta as comunidades cavernícolas do Parque Nacional de Sete Cidades?	48

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

Este trabalho de conclusão de curso é composto por dois manuscritos redigidos no formato de artigos científicos. Para realizarmos este trabalho, obtivemos os dados em cavernas localizadas em duas Unidades de Conservação (UC): Parque Nacional de Ubajara (PARNA Ubajara), no estado do Ceará; e Parque Nacional de Sete Cidades (PARNA Sete Cidades), no estado do Piauí. O objetivo das UC 's de um modo geral é conservar e proteger os recursos sustentáveis do meio ambiente, a biodiversidade, proteção das comunidades tradicionais, seus conhecimentos e suas culturas (Manetta et al., 2015).

As UC's aqui consideradas são importantes à conservação de cavernas no nordeste brasileiro. As cavernas consistem em cavidades naturais subterrâneas formadas por dissolução das rochas (Gilbert et al., 1994). O ecossistema cavernícola caracteriza-se pela ausência de luz, denominado como afótico. Portanto, não há produção primária (dada ausência de organismos fotossintetizantes), sendo comumente caracterizados como oligotróficas (Culver & Pipan, 2019). Como resultado, a comunidade presente é composta por espécies com diferentes níveis de afinidade a este habitat, sendo classificadas como (conforme proposto por Schinner-Racovtiza, e adaptado por Culver & Wilkens, 2000): i) *troglóbios*: são espécies incapazes de estabelecer populações meio externo e que podem apresentar especializações morfológicas, comportamentais e fisiológicas em resposta às pressões seletivas do meio ou à ausência de pressões seletivas típicas do ambiente de superfície; ii) *trogló Xenos*: são regularmente encontrados no ambiente subterrâneos, mas são incapazes de completar todo seu ciclo de vida dentro das cavernas ; e iii) *troglófilos*: são aqueles capazes de completar seu ciclo de vida tanto no meio hipógeo como no meio epígeo. Ainda, há aqueles indicados como *acidentais* (Barr, 1968), animais geralmente relacionados a ecossistemas de superfície que adentram as cavernas, mas são incapazes de se orientar ou obter alimento neste meio.

Há uma série de fatores capazes de influenciar a estruturação das comunidades subterrâneas, como litologia (Souza-Silva et al., 2011), estrutura da paisagem (Mammola & Leroy, 2018; Pellegini et al., 2016), distância da entrada da cavidade (Prous et al., 2015; Souza-silva et al, 2021), microclima (Pacheco et al., 2020), corpos d'água (Simões et al., 2015), sazonalidade (Bento et al., 2016; Mammola et al.,2015) e turismo (Bernardi et al. 2010, Pacheco

et al., 2021). Dentre estes, destacamos a sazonalidade devido a influência que possui no ambiente e pela escassez de estudo de como ela afeta em diferentes escalas espaciais.

O primeiro manuscrito aqui apresentado foi redigido sobre as normas dos periódicos da *International Journal of Speleology* e trata de dados obtidos no PARNA Ubajara - CE. O parque foi criado em razão de conservar e proteger a Gruta de Ubajara (IBDF, 1981), sendo posteriormente descoberto registros paleontológicos em seus domínios (Trajano & Ferrarezzi, 1995). Neste trabalho, avaliamos os possíveis efeitos da sazonalidade sobre a comunidade de invertebrados em diferentes escalas espaciais de amostragem nas cavidades (setores e quadrantes). Esta avaliação é importante para compreender como as alterações climáticas atuam em diferentes escalas e compreender como a fauna cavernícola responde a essas mudanças.

Já o segundo manuscrito foi redigido de acordo com as regras da Revista Brasileira de Espeleologia. Este trabalho resulta da coleta em seis cavidades no PARNA Sete Cidades. O parque possui importantes registros arqueológicos e grandes monumentos geológicos, atrativos a um grande número de visitantes. Para este manuscrito, verificamos se a influência da sazonalidade é fator determinante para diferenciação das comunidades cavernícolas presentes nesta Unidade de Conservação. Além disso buscamos avaliar se outros fatores também são responsáveis pela estruturação das cavidades. Avaliar estas influências são essenciais para compreender a dinâmica cavernícola de acordo com as alterações sazonais Parque.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Unidades de conservação

Unidades de conservação (UC's) são áreas criadas com o objetivo de conservação da biodiversidade, uso sustentável dos recursos naturais, proteger as características relevantes de natureza geológica, morfológica, geomorfológica, espeleológica, arqueológica e paleontológica, bem como proteção das comunidades tradicionais, seus conhecimentos e culturas (Araújo, 2007; SNUC, 2000).

As unidades de conservação segundo a Lei 9.985/2000, são divididas em dois grupos distintos: as unidades de proteção integral e as unidades de uso sustentável (SNUC, 2000). As unidades de proteção integral tem por objetivo a preservação da natureza, restringindo o uso de forma indireta (uso que não envolva dano ou destruição dos recursos existentes) (SNUC,2000).

As unidades de uso sustentável possuem também o objetivo de preservação da natureza, porém permite o uso sustentável de parte dos recursos existentes. Esse grupo se subdivide em cinco categorias: Estação Ecológica, nestas unidades as únicas atividades permitidas são as de estudos científicos, sendo proibida visitas, exceto para fins educacionais; Reserva Biológica, objetiva a proteção na íntegra de sua biota e demais recursos, sendo a intercessão de atividades humanas não são permitidas; Parque Nacional, onde o objetivo é de preservar o ecossistema e é permitido as atividades educacionais, turismo ecológico e recreação com contato natural; Monumento Natural, o objetivo é de preservar sítios naturais raros e de beleza cênica podendo até mesmo ser de áreas particulares; e por fim Refúgio de Vida Silvestre, locais onde assegura a existência e ou reprodução de espécies de flora local e fauna. (SNUC, 2000).

O Brasil conta com um total de 2664 destas unidades, das quais 222 possuem cavidades em seu interior (Cruz & Pereira, 2019). Segundo Nascimento (2011), cerca de 49% das espécies ameaçadas de extinção no Brasil estão inseridas nessas áreas de proteção. Como exemplos tem-se a onça pintada (*Panthera onca*, presente em 59 UC's), lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*, 39 UC's), tamanduá-bandeira (*Myrmecophaga tridactyla*, 36 UC's), peixe-boi-da-amazônia (*Trichechus inunguis*, 31 UC's) e onça parda (*Puma concolor greeni*, 20 UC's).

Dentre as 222 UC's que possuem cavernas insere-se o Parque Nacional de Ubajara (PARNA Ubajara), alvo deste estudo. Este parque foi criado no dia 30 de abril de 1959 através do decreto 45.954/59 com o propósito de garantir a integridade da caverna de Ubajara e do processo de formação geológica existente na região (IBDF, 1981). Com 6288 ha de extensão,

o parque conta ao todo com onze cavidades registradas no Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas (CANIE), inseridas em litologia carbonática (SOUZA-SILVA & FERREIRA, 2009). Situado no noroeste do estado do Ceará, onde se encontra a Chapada do Ibiapaba, o PARNA está em domínio da Caatinga e clima tropical quente sub-úmido (IBDF, 1981), embora apresente alguns remanescentes de Mata Atlântica (Guedes et al., 2000).

O PARNA Ubajara apresenta importantes registros paleontológicos, como crânio e mandíbula de um urso da espécie *Arctotherium brasiliense* (Trajano & Ferrarezzi, 1995), Molluscos (De Oliveira, 2011) e outros pequenos mamíferos (De Oliveira, 2017). Além disso, existem registros de algumas espécies ameaçadas de extinção localizadas no parque como: *Adelophryne baturitensis*, *Adelophryne maranguapensis*, *Alouatta belzebul ululata* (Guariba/Capelão), *Carduelis yarellii* (Pintassilgo-do-nordeste), *Hemitriccus mirandae* (Maria-do-Nordeste), *Leopardus tigrinus* (Gato-do-mato), *Puma concolor greeni* (Onça-parda), *Pyrrhura anaca* (Periquito-cara-suja), *Sclerurus scansor cearensis* (Vira-folhas-cearenses), *Thamnophilus caerulescens cearensis* (Choró-da-mata/Choca-da-mata-de-baturité) e *Xiphocolaptes falcirostris* (Arapaçu-do-nordeste). (Borges-Nojosa et al., 2006; Loebmann & Haddad, 2010; Machado et al., 2008).

O Parque Nacional Sete Cidades, no estado do Piauí, é outra UC considerada no presente estudo. Este parque foi criado em 5 de junho de 1961 através do Decreto 50.744, com o intuito de preservar os grandes registros arqueológicos de pinturas rupestres datadas com cerca de 6000 anos (Fortes, 1996). O Parque possui 6221,48 ha de extensão e abrange as cidades de Brasileira e Piracuruca, no norte do estado do Piauí. Este, encontra-se sob transição dos biomas Caatinga e Cerrado, sendo o clima predominante o tropical com características de transição ao semiárido (Matos, 2010). A litologia característica do parque é o arenito (IBDF, 1979). Esta UC abriga as seguintes espécies ameaçadas de extinção: *Leopardus pardalis mitis* (Jaguaritica), *Lonchophylla dekeyseri* (Morcegozinho-do-cerrado), *Penelope jacucaca* (Jacu-da-testa-branca) e *Puma concolor greeni* (Onça-parda) (Machado et al., 2008).

2.2 Cavernas

Cavernas são componentes de um relevo denominado ‘carste’, o qual é caracterizado como um complexo dinâmico sujeito a constantes modificações principalmente pela ação da água atuando na formação e moldagem (Gilbert et al., 1994). As cavernas podem ser encontradas em diferentes tipos de rochas como calcário, arenito, quartzito, minério de ferro,

entre outros (Ford, 2007). O ambiente cavernícola é caracterizado pela elevada umidade, temperatura constante (próxima às médias anuais externas) e ausência de luz (Poulson & White, 1969). Devido a permanente ausência de luz, esses ambientes não possuem produtores primários, ou possuem em poucas quantidades, tornando esses ambientes oligotróficos (Culver & Pipan, 2019). Desse modo, grande parte da fonte de energia presente no meio subterrâneo é predominantemente alóctone, ou seja, vinda do ambiente epígeo, sendo representada por raízes, guano e matéria orgânica carregada por agentes físicos ou biológicos (Culver & Pipan 2019; Poulson & White, 1969; Souza-Silva, 2003).

Os espécimes presentes nesses ambientes podem ser classificados quanto ao grau de dependência ao habitat (modelo proposto por Schinner-Racovitza, adaptado por Culver & Wilkens, 2000: (i) *troglóxenos*, espécies encontradas no ambiente subterrâneo, mas que saem regularmente do mesmo para se alimentar. Frequentemente ocorrem nas proximidades das entradas das cavernas, mas eventualmente grandes populações de troglóxenos podem ocorrer em locais mais distantes das entradas. Desta forma, muitos destes organismos atuam como importadores de energia do meio epígeo. (ii) *troglófilos*, que são capazes de completar seu ciclo de vida tanto dentro quanto fora da cavidade. (iii) Os troglóbios, que são restritos ao ambiente cavernícola. Os troglóbios podem apresentar diversos tipos de especializações morfológicas (como aumento dos apêndices, redução das estruturas oculares e a despigmentação), fisiológicas ou comportamentais que provavelmente evoluíram em resposta às pressões seletivas presentes em cavernas e\ou à ausência de pressões seletivas típicas do meio epígeo (Culver & Pipan 2019).

A estruturação das comunidades cavernícolas relaciona-se a fatores que ditam os padrões de distribuição da biodiversidade (Gilbert & Deharveng, 2002). Dentre esses fatores, destacam-se: litologia de inserção (Souza-Silva al., 2011), sazonalidade (Bento al., 2016), estrutura da paisagem (Pellegrini et. al., 2016), dimensão do habitat e presença de água (Simões al., 2015), disponibilidade de recursos tróficos (Ferreira & Martins, 1999), microhabitats (Pacheco et al., 2020) e heterogeneidade de habitats (Stein, 2014; News et al., 2004). O conhecimento acerca desses padrões são ferramentas essenciais às práticas de conservação do patrimônio espeleológico.

2.3 Alterações sazonais em ambientes cavernícolas

As mudanças sazonais são os processos de transformações que acontecem no ambiente, que influenciam diretamente nos fatores climáticos (Flecker, 1994; Wolda 1978; Wolda, 1988). Lieth (1974) define sazonalidade como “*ocorrência de certos eventos bióticos e abióticos ou grupo de eventos dentro de um determinado período limitado ou período do ano astrológico (solar ou calendário)*”.

Diversos estudos retratam as formas de influência da sazonalidade sobre diferentes tipos de organismos. Em ambientes tropicais a distribuição das chuvas apresenta uma influência mais forte que a temperatura para distribuição de insetos (Tokin e et al., 2017; Wolda 1978). Em plantas, as mudanças sazonais atuam sobre a diversidade, abundância, produção de frutos e nos processos de extração de óleos (Petters et al., 2010; Sanches et al., 2019; Vasconcelos, 2014; Gobbo & Neto, 2007; Ribeiro et al., 2018). Já em ambientes aquáticos, influenciam na qualidade da água (Da Silva et al., 2014) e diversidade peixes (Flecker, 1994; Shimadzu et al., 2013). No comportamento de indivíduos, modificam processos de migração de pássaros e na cadeia alimentar (Dalby et al., 2014; Somveille al., 2015; Mcmeans et al, 2019; Mcnamara & Houston, 2008).

Além desses, a sazonalidade também afeta na estruturação das comunidades cavernícolas (Bento et al., 2016; Machado et al., 1997; Mammola et al., 2015; Vasconcellos, 2014; Wolda, 1978). Uma vez que os ambientes cavernícolas são interligados ao meio externo, a fauna cavernícola tende a responder de acordo com as variações que ocorrem no meio externo (Culver & White, 2005). Dessa forma nos períodos chuvosos/úmidos tendem a apresentar uma maior diversidade devido a disponibilidade de recursos serem mais altas (Culver & White, 2005).

REFERÊNCIAS

- Araújo, Marcos Antônio Reis, 2007. Unidades de conservação no Brasil: da República à Gestão de Classe Mundial. Belo Horizonte: Segrac.
- Barr TC., 1968. Cave Ecology and the Evolution of Troglóbites. Dobzhansky, T.; Hecht, M. K.; Steere, W. C. (Eds.). *Evolutionary Biology*. New York/London: Plenum Press, 2:35–102.
- Bento, D. M., Ferreira, R.L., Prous, X., Souza-Silva, M., Bellini, B.C. & Vasconcellos, A., 2016. Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies*, 78, 61–71.
- Bernardi, L. F. O., Ferreira, R. L., & Silva, M. S., 2010. Considerações sobre os efeitos do turismo no ecossistema da Mina do Chico Rei (Ouro Preto, Minas Gerais): implicações para o manejo em sistemas naturais.
- Borges-Nojosa, D. M.; Loebmann, D.; Lima, D. C.; Melo, J. C. L.; Mai, A. C. G. Reptilia, Colubridae, *Pseustes sulphureus*: distribution extension, new state record. *Check list*, v. 2, n. 3, p. 79 - 81, 2006.
- CANIE. CECAV. Cadastro Nacional de Cavernas. Disponível em: <https://www.icmbio.gov.br/cecav/canie.html>, Acesso em: 26 set 2021.
- Cruz, Jocy Brandão; Pereira, Karolina Do Nascimento; Jansen, Débora Campos, 2019. Anuário estatístico do patrimônio espeleológico brasileiro 2018.
- Culver, David C.; Pipan, Tanja, 2019. *The biology of caves and other subterranean habitats*. 2ª ed. Oxford University Press.
- Culver D.C. & Wilkens H., 2000. Critical review of relevant theories of the evolution of subterranean animals. In: Wilkens, H.; D.C. Culver e W.F. Humphreys (Eds.) *Ecosystems of the World Vol30: Subterranean Ecosystems*. Elsevier Press, Amsterdam, p. 381-397.
- Culver, D.C., White, W.B., 2005. *Encyclopedia of Caves*. Academic/Elsevier, Amsterdam, 2005.

- Da Silva Mendes, Lisiane; Ferreira, Isaura Maria, 2014. Influência da sazonalidade na qualidade da água bruta no município de Ituiutaba-Mg. *Hygeia-Revista Brasileira de Geografia Médica e da Saúde*, v. 10, n. 19, p. 97-105.
- De Oliveira, P. V., Viana, M. S. S., & Simone, L. R. L., 2011. Eoholocene malacofauna (Gastropoda, Pulmonata) from a cave of National Park of Ubajara. Ceará State, Brazil: *Estudos Geológicos*, 21(1), 85-93.
- De Oliveira, P. V., Ribeiro, A. M., Ximenes, C. L., Viana, M. S. S., & Holanda, E. C., 2017. Tayassuidae, cervidae e tapiridae da gruta do urso fóssil, holoceno, parque nacional de ubajara, ceará, brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(3), 417-434.
- Dalby, L., McGill, B. J., Fox, A. D., & Svenning, J. C., 2014. Seasonality drives global-scale diversity patterns in waterfowl (Anseriformes) via temporal niche exploitation. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 550-562
- Ferreira, Rodrigo Lopes; Martins, Rogério Parentoni, 1999. Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. *Tropical zoology*, v. 12, n. 2, p. 231-252.
- Flecker, Alexander S.; Feifarek, Brian., 1994. Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams. *Freshwater Biology*, v. 31, n. 2, p. 131-142.
- Ford, D. & Williams, P., 2007. Karst hydrogeology and geomorphology. *British Library Cataloguing in Publication Data*, Blackwell Publishers, Oxford, 576 pp.
- Fortes, F. *Geologia de Sete Cidades*, 1996. Fundação Cultural Monsenhor Chaves, Teresina, 142 p.
- Gilbert, J., Danielpol, D. L. & Stanford, J. A., 1994 *Groundwater Ecology*. Academic Press Limited, San Diego, California. 571 pp.
- Gilbert, J., & Deharveng, L. (2002). Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity: This article emphasizes the truncated nature of subterranean biodiversity at both the bottom (no primary producers) and the top (very few strict predators) of food webs and discusses the implications of this truncation both from functional and evolutionary perspectives. *Bioscience*, 52(6), 473-481.

- Gobbo Neto, L.; Lopes, N. P., 2007 Plantas medicinais: fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. *Química Nova*, São Paulo, v. 30, n. 2, p. 374-381.
- Guedes, P. G., Silva, S. D., Camardella, A. R., Abreu, M. D., Borges-Nojosa, D. M., Silva, J. D., & Silva, A. A., 2000. Diversidade de mamíferos do Parque Nacional de Ubajara (Ceará, Brasil). *Mastozoologia Neotropical*, 7(2), 95-100.
- IBDF, 1981. Plano de Manejo: Parque Nacional de Ubajara. Brasília, Ibdif, 145p.
- IBDF. 1979. Ministério da Agricultura. Fundação Brasileira para Conservação da Natureza. Plano de manejo do Parque Nacional de Sete Cidades. Brasília: IBDF.
- Lieth, H. 1974. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. Phenology and seasonality modeling Pp. 3-19. H. Lieth (ed.). *Ecological Studies 8* Springer-Verlag, Berlin.
- Loebmann, D.; Haddad, C. F. B., 2010 Amphibians and reptiles from a highly diverse area of the Caatinga domain: composition and conservation implications. *Biota Neotrop.*, v. 10, n. 3, p. 227-256, 2010.
- Machado, I.C.S., Barros, L.M., & Sampaio, E.V.S.B., 1997. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil: *Biotropica*, v. 29, p. 57–68.
- Machado, A. B. M.; Drummond, G. M.; Paglia, A. P. (Eds.), 2008. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção. 1. Ed. Brasília, DF: MMA (Biodiversidade 19), 2 volumes.
- Mammola, S., & Leroy, B., 2018. Applying species distribution models to caves and other subterranean habitats. *Ecography*, 41(7), 1194-1208.
- Mammola, S., Piano, E., Giachino, P. M., & Isaia, M., 2015. Seasonal dynamics and micro-climatic preference of two Alpine endemic hypogean beetles. *International Journal of Speleology*, 44(3), 3.
- Manetta, B. R., Barroso, B., Arrais, T., & Nunes, T., 2015. Unidades de Conservação. *Engenharias On-line*, 1(2), 1-10.
- McMeans, B. C., Kadoya, T., Pool, T. K., Holtgrieve, G. W., Lek, S., Kong, H., ... & McCann, K. S., 2019. Consumer trophic positions respond variably to seasonally fluctuating environments. *Ecology*, 100(2), e02570.

- Mcnamara, John M.; Houston, Alasdair I, 2008. Optimal annual routines: behaviour in the context of physiology and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 363, n. 1490, p. 301-319.
- Nascimento, Jorge Luiz; Campos, Ivan Braga, 2011. Atlas da fauna brasileira ameaçada de extinção em unidades de conservação federais.
- Pacheco, G. S. M., Oliveira, M. P. A., Cano, E., Souza Silva, M., & Ferreira, R. L., 2021. Tourism effects on the subterranean fauna in a Central American cave. *Insect Conservation and Diversity*, 14(3), 294–306.
- Pacheco, Gabrielle Sm Al., 2020. The Role of microhabitats in structuring cave invertebrate communities in Guatemala. *International Journal of Speleology*, v. 49, n. 2, p. 8.
- Pascoalino, Aline, 2012. Variações atmosféricas e saúde: Influências da sazonalidade e dos tipos de tempo de inverno na mortalidade por doenças cardiovasculares na cidade de Limeira/SP (Atmospheric variations and health: influences of seasonality...). *Acta Geográfica*, p. 239-256.
- Pellegrini, T, Sales Lp, Aguiar P, Lopes Ferreira R., 2016 Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. *Subterr Biol.* 18:17-38.
- Petters, Emily B.; Mcfadden, Joseph P, 2010. Influence of seasonality and vegetation type on suburban microclimates. *Urban Ecosystems*, v. 13, n. 4, p. 443-460
- Poulson, T. L. & White, W. B., 1969. The cave environment. *Science* 165: 971-981.
- Ribeiro, Soraya Marques; Bonilla, Oriel Herrera; Lucena, Eliseu Marlônio Pereira, 2018. Influência da sazonalidade e do ciclo circadiano no rendimento e composição química dos óleos essenciais de *Croton* spp. *Da Caatinga. Iheringia. Série Botânica.*, v. 73, n. 1, p. 31-38.
- Rosa, A. M., Ignotti, E., Botelho, C., Castro, H. A. D., & Hacon, S. D. S., 2008. Doença respiratória e sazonalidade climática em menores de 15 anos em um município da Amazônia brasileira. *Jornal de Pediatria*, 84(6), 543-549.
- Sanches, L., Valentini, C., Biudes, M. S., & Nogueira, J. D. S., 2009. Dinâmica sazonal da produção e decomposição de serrapilheira em floresta tropical de transição. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 13(2), 183-189.

- Simões, M. H., Souza-Silva M, Ferreira R. L., 2015. Cave physical attributes influencing the structure of ter- restrial invertebrate communities in Neotropics. *Subterrbiol.* 16:103–121.
- Shimadzu, H., Dornelas, M., Henderson, P. A., & Magurran, A. E. 2013. Diversity is maintained by seasonal variation in species abundance. *BMC biology*, 11(1), 1-9.
- SNUC – Sistema Nacional de Unidades de Conservação, Lei nº 9.985, 18 de julho de 2000. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br>>. Acesso em: 26 set. 2021.
- Somveille, Marius, Rodrigues, Ana , Manica, Andrea, 2015. Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, v. 24, n. 6, p. 664-674.
- Souza-Silva, Marconi., 2003. Dinâmica de disponibilidade de recursos alimentares em uma caverna calcária. 2003. 38f. Dissertação de mestrado em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais Belo Horizonte.
- Souza-Silva, Marconi; Ferreira, Rodrigo Lopes, 2009. Caracterização ecológica de algumas cavernas do Parque Nacional de Ubajara (Ceará) com considerações sobre o turismo nestas cavidades. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, v. 9, n. 1, p. 59-71.
- Souza-Silva, M., Martins, R.P. & Ferreira, R.L., 2011. Cave lithology determining the structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Biodiversity and Conservation*, 20, 1713–1729.
- Stein, Anke; Gerstner, Katharina; Kreft, Holger, 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters*, v. 17, n. 7, p. 866-880.
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielborger K, Wichmann M C, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31: 79-92.
- Tokin, J. D., Bogan, M. T., Bonada, N., Rios-Touma, B., & Lytle, D. A. 2017. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology*, 98(5), 1201-1216.

Trajano, E.; Ferrarezzi, H., 1995 A fossil bear from northeastern Brazil, with a phylogenetic analysis of the South American extinct Tremarctinae (Ursidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 14, n. 4, p. 552-561.

Vasconcelos, Huann Carillo Gentil; Dias, Marcos Tavares, 2014. Influência da sazonalidade na infestação de *Ergasilus turucuyus* (Copepoda: Ergasilidae) em *Acestrorhynchus falcistrotris* e *Hemiodus unimaculatus* (Osteichthyes: Characiformes) do Reservatório Coaracy Nunes, estado do Amapá, Brasil. *Biota Amazônia* (Biote Amazonie, Biota Amazônia, Amazonian Biota), v. 4, n. 1, p. 106-110.

Wolda, Henk, 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *The Journal of Animal Ecology*, p. 369-381.

Wolda, Henk, 1988. Insect seasonality: why?. *Annual review of ecology and systematics*, v. 19, n. 1, p. 1-18.

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

Artigo 1 – As mudanças sazonais determinam a estruturação das comunidades cavernícolas em diferentes escalas espaciais de amostragem?

Este capítulo foi escrito em formato de artigo, redigido conforme as normas para publicação da revista “International Journal of Speleology” E-ISSN: 1827-806X, disponível em: https://scholarcommons.usf.edu/ijs/submission_guidelines.

As mudanças sazonais determinam a estruturação das comunidades cavernícolas em diferentes escalas espaciais de amostragem?

Deyvison Camilo de Souza¹, Marcus Paulo Alves de Oliveira², Rafaela Bastos Pereira², Rodrigo Lopes Ferreira¹, Marconi Souza Silva¹ e Diego de Medeiros Bento³

1 – Centro de Estudo em Biologia Subterrânea, Instituto de Ciências Naturais, Universidade Federal de Lavras, Lavras-Mg, CP 3037, CEP: 37.200-900

2 – Bioespeleo Consultoria Ambiental, Comendador José Esteves, 694, Lavras-Mg Cep: 37.200-176

3 – Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas, Base Avançada Compartilhada no Rio Grande Do Norte, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 59015-350 Natal, Rio Grande do Norte, Brasil.

Autor Correspondente: E-mail deyvisonssouza@gmail.com

1 **Resumo**

2 Cavernas em regiões tropicais experimentam mudanças climáticas periódicas
3 relacionadas a temperatura, umidade, luminosidade e regime de chuvas. Neste sentido, o nosso
4 estudo teve como objetivo analisar a influência da sazonalidade sobre a estruturação de
5 comunidade de fauna em cavidades do Parque Nacional de Ubajara no estado do Ceará, Brasil.
6 Para tal, realizamos duas coletas, entre os meses de janeiro e setembro em três cavidades.
7 Realizamos a coleta em diferentes escalas espaciais: setores e quadrantes. Para avaliar o efeito
8 dos fatores responsáveis pela estruturação, além da sazonalidade, utilizamos de outras quatro
9 categorias: tróficos, físicos, clima e esforço amostral. Para os recursos tróficos e físicos
10 quantificamos as porcentagens presente nos substratos. Para os fatores climáticos, coletamos os
11 dados de temperatura e umidade e para o esforço amostral cronometramos o tempo de coleta.
12 A sazonalidade como esperado, foi o principal fator influenciador da comunidade cavernícola,
13 mas além dela outros fatores como os recursos tróficos, físicos e esforço amostral também
14 influenciaram de forma significativa. Percebemos que ao passo que as estações sazonais
15 alteram, a comunidade no ambiente também é alterada. Essas diferenças são devido as
16 adaptações que cada indivíduo possui para viver em diferentes ambientes. Diante disso,

17 recomendamos que as coletas de invertebrados sejam realizadas em diferentes estações para
18 uma amostragem mais aguçada da fauna presente no local estudado.

19 **Palavras Chave:** Microhabitats, Bioespeleologia e Ubajara

20 **Introdução**

21 Ecosistemas tropicais experimentam mudanças climáticas periódicas que influenciam
22 na temperatura, umidade, luminosidade e regime de chuvas sobre esses habitats (Pennington et
23 al., 2018, Tokin et al., 2017). Tais efeitos se tornam mais fortes conforme a distância da linha
24 do Equador (Tokin et al., 2017). Os efeitos do clima são fundamentais para a distribuição de
25 espécies, de forma que cada organismo possui adaptações associados a essas variações (Chase,
26 2011).

27 Assim como para os demais ecossistemas, as cavernas estão sujeitas aos efeitos
28 promovidos pelas mudanças climáticas sazonais (Bento et. al., 2016). Apesar destes
29 ecossistemas serem comumente caracterizados pela estabilidade ambiental (ausência
30 permanente de luz, temperatura e umidade constantes) (Culver & Pipan, 2019), a ausência de
31 produtividade primária e interface da fauna com ecossistemas de superfície resultam em
32 comunidades dependentes da paisagem (Bento et al., 2016, Lunghi et al., 2017). As mudanças
33 sazonais resultam em alteração da diversidade e composição de invertebrados (Bento et al.,
34 2016; Mammola et al., 2015; Vasconcellos, 2014) e também na estruturação da comunidade de
35 invertebrados cavernícolas, atuando na disponibilidade de recursos, alteração de temperatura e
36 humidade e no comportamento (Bento et al., 2016; Mammola et al., 2015; Rivera-Garcia et al.,
37 2017; Tonkin et al., 2017).

38 Além da sazonalidade, a estruturação das comunidades reflete influência de vários
39 fatores bióticos (ex. predação, competição) (Mammola et al., 2017), abióticos (ex. uso do solo
40 no entorno, disponibilidade trófica) (Bento et al., 2016; Ferreira & Souza-Silva, 2001; Simões
41 et al., 2015) e escala espacial de amostragem (Pacheco et al. 2020). Este último requer atenção
42 especial pois, uma vez que parâmetros bióticos resultam do tipo de amostragem (Pellegrini et
43 al., 2016; Tobin et al., 2013), o emprego de diferentes escalas pode refletir padrões distintos
44 dentro de uma mesma comunidade. Tal premissa torna-se mais relevante quando considerado
45 possíveis efeitos sazonais sobre diferentes escalas, situação ainda não elucidada para ambientes
46 subterrâneos.

47 Nesse contexto o presente estudo tem como objetivo geral verificar os efeitos da
48 sazonalidade sobre a comunidade de invertebrados cavernícolas em diferentes escalas espaciais.
49 De forma específica, avaliamos se: i) a riqueza e composição de espécies diferem sazonalmente

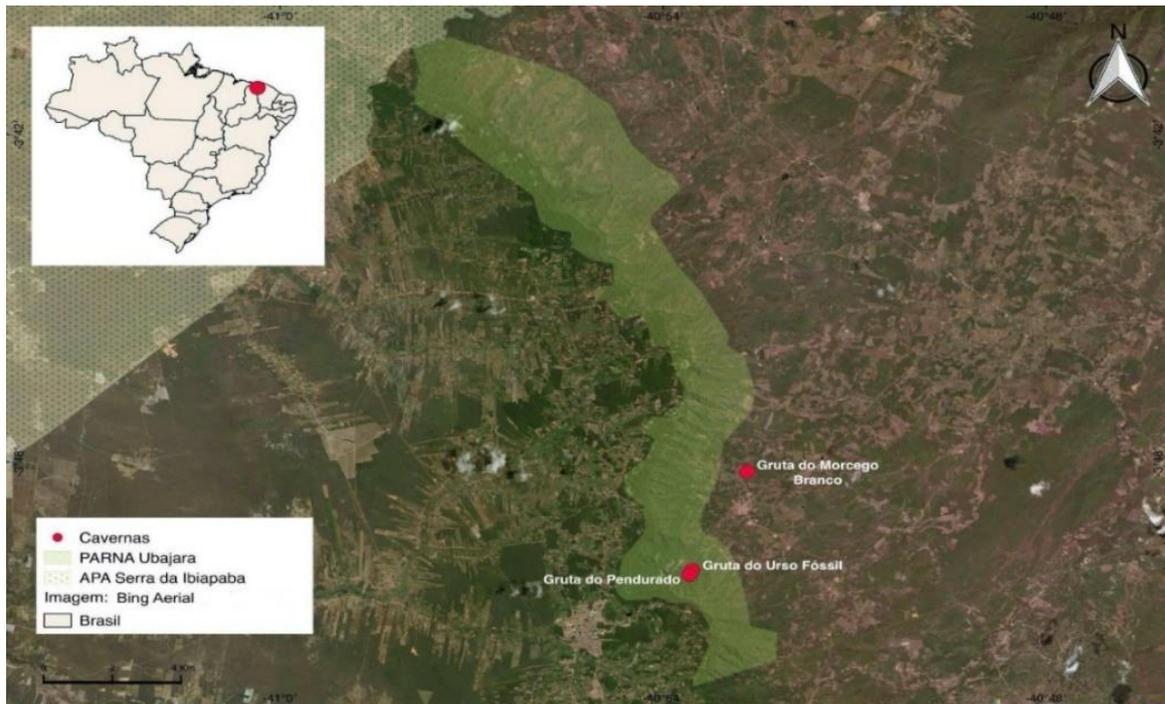
50 em diferentes escalas espaciais e, caso sim, se estas mudanças advêm da substituição de
51 espécies ou diferença na riqueza entre as estações; ii) se influente, verificamos se a sazonalidade
52 é o principal fator que estrutura as comunidades; e iii) também verificamos se as variáveis que
53 ditam os padrões de estrutura da comunidade são as mesmas nas estações seca e úmida. *A priori*,
54 consideramos que a sazonalidade altera significativamente os preditores locais e parâmetros
55 bióticos (composição e riqueza de espécie), sendo este o fator responsável pela estruturação das
56 comunidades em micro e mesoescala. Entretanto, em cada estação, a disponibilidade de
57 recursos tróficos (ex. guano) e umidade serão determinantes para riqueza de espécies e
58 composição faunística, independente da escala espacial de amostragem.

59

60 **Materiais e Métodos**

61 *Área de Estudo*

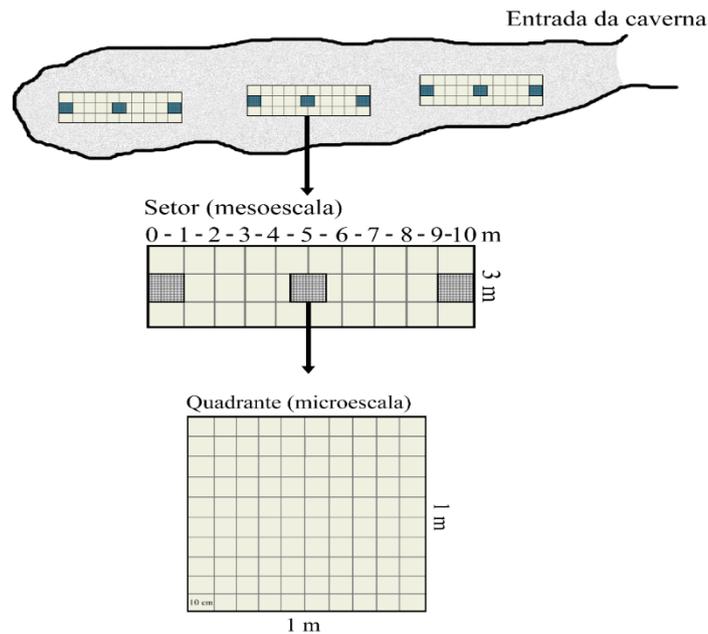
62 Realizamos o presente estudo em três cavidades calcáreas situadas no Parque Nacional
63 de Ubajara (PARNA Ubajara), localizado no noroeste do estado do Ceará, Brasil (Figura 1). O
64 PARNA Ubajara foi criado no ano de 1959, com objetivo de preservar a Gruta de Ubajara
65 (IBDF, 1981). O parque possui grande importância ambiental, pois além das cavidades
66 existentes, abriga cerca de onze espécies ameaçadas em extinção (Machado et al., 2008) e
67 importantes registros paleontológicos (De Oliveira, 2011; De Oliveira, 2017; Trajano &
68 Ferrarezzi, 1995). O clima predominante é do tipo tropical quente sub-úmido (*aw* na escala de
69 Köppen-Geiger), com temperatura média entre 22° a 26°C e precipitação anual em 1277 mm
70 (De Oliveira, 2019). A estação chuvosa ocorre entre os meses de janeiro e abril (~265 mm a
71 133,9 mm por mês) e a estiagem entre julho e outubro (~18,5 mm até 1,8 mm). (FUNCEME,
72 2019). Realizamos visitas sazonais em cada caverna: a primeira em janeiro e, posteriormente,
73 em setembro de 2019.



74
 75 **Figura 1.** Localização das três cavidades avaliadas no presente estudo (Gruta do Morcego Branco, Gruta do
 76 Urso Fossil e Gruta do Pendurado) nos domínios do Parque Nacional de Ubajara, Ceará, Brasil..
 77

78 *Desenho amostral*

79 Realizamos amostragens em duas escalas distintas: setores (mesoescala) e quadrantes
 80 (microescala) (Figura 2). Baseamos a amostragem em diferentes escalas em outros estudos de
 81 fauna cavernícola (Cardoso et al., 2019; Souza-Silva, 2021). Posicionamos três setores (cada
 82 um com 10 m x 3 m) entre a entrada e região mais distal acessível de cada cavidade (Figura 2).
 83 Já na microescala utilizamos três quadrantes de 1 m², subdivididos em quadrículas de 10 cm x
 84 10 cm de forma equidistante em cada setor (Figura 2). Compomos a equipe com quatro
 85 integrantes para coleta das variáveis ambientais e fauna: um responsável pela caracterização
 86 abiótica dos setores, dois pelas coletas de invertebrados nos quadrantes e um pela coleta de
 87 invertebrados no setor. Mantemos a equipe para amostragem nas duas estações.



88

89 **Figura 2.** Representação dos setores (mesoescala), quadrantes (microescala) e suas respectivas subdivisões
 90 posicionados em uma cavidade hipotética.

91 *Amostragem de variáveis abióticas nas cavernas*

92 Em cada visita caracterizamos os setores e quadrantes através de 33 variáveis
 93 ambientais, as quais agrupamos em três fatores: tróficos, físicos e climáticos (Tabela 1). Nos
 94 setores aplicamos senso visual para quantificação das variáveis tróficas e físicas, conforme
 95 proposto por Pacheco e colaboradores (2020). Esta avaliação consiste em dividir o setor em dez
 96 seções (1 m x 3 m cada) e estimar visualmente a proporção de cada substrato presente.
 97 Mensuramos as variáveis climáticas (temperatura e umidade) através do termo-higrômetro
 98 Inconterm (modelo 7429.02.0.00, precisão $\pm 1^{\circ}\text{C}$, $\pm 5\% \text{UR}$), posicionados sobre o piso, durante
 99 15 minutos. Nos quadrantes, fotografamos toda extensão em única imagem e analisamos através
 100 do software *ImageJ*, mensurando a proporção de área ocupada por cada tipo de substrato. Ainda
 101 em microescala, calculamos o esforço amostral como o tempo necessário para a coleta em cada
 102 quadrante (segundos/coletor).

103

104
105

Tabela 1. Agrupamento das variáveis ambientais conforme natureza dos dados, seguido pelas respectivas unidades, descrições, escala e metodologia de análise.

Variável	Tipo	Unidade	Descrição	Escala de análise	Metodologia de análise
Trófico	Guano	m ²	Fezes de morcego sobre solo	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Raízes	m ²	Raízes de plantas encontradas na cavidade	Quadrante	ImageJ
	Serapilheira	m ²	Estruturas vegetativas depositadas na cavidade com suas estruturas preservadas	Quadrante	ImageJ
	Detrito	m ²	Estruturas vegetativas depositadas na cavidade com suas estruturas estão fragmentadas e descaracterizadas	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Tronco	m ²	Troncos em decomposição encontrados na cavidade	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Exoesqueleto de inseto	m ²	Restos de insetos encontrados na cavidade	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Termiteiro	m ²	Aglomerado de terra e outros materiais edificado por Isópteras para sua colonização	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Cursos d'água	m ²	Cursos d'água presentes na cavidade	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Poças d'água	m ²	Poças de água presentes na cavidade	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Plantas	m ²	Organismo fotossintetizante presente na cavidade	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Algas	m ²	Organismo fotossintetizante presente na cavidade que se diferem das plantas por não produzirem flores e sementes	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Actinomicetos	m ²	Bactérias filamentosas que participam da decomposição de compostos orgânicos	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Fezes de mocó	m ²	Fezes de mamífero encontrado na cavidade	Quadrante Setor	ImageJ Senso visual (Pacheco 2020)

106

107
108

Cont. Tabela 1. Agrupamento das variáveis ambientais conforme natureza dos dados, seguido pelas respectivas unidades, descrições, escala e metodologia de análise.

Variável	Tipo	Unidade	Descrição	Escala de análise	Metodologia de análise
Físico	Rocha lisa	m ²	Rocha lisa maior que um metro	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Rocha rugosa	m ²	Rocha rugosa maior que um metro	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Concreto/asfalto	m ²	Solo firme, consolidado ou compactado	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Matacão	m ²	Rocha arredondada de tamanho entre 250 a 1000 mm	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Bloco	m ²	Rocha de tamanho entre 64 a 250 mm	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Cascalho grosso	m ²	Rocha de tamanho entre 16 a 64 mm	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Cascalho fino	m ²	Sedimento mineral de 2 até 16 mm	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Areia	m ²	Sedimento mineral de 0,06 a 2 mm	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Silte/Argila/Lama	m ²	Sedimento não arenoso úmido	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Solo ressecado	m ²	Lama seca no piso da cavidade	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Madeira	m ²	Material produzido pelas plantas lenhosas para sustentação	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Couve flor	m ²	Formação rochosa, resultado da sedimentação e cristalização de minerais em formatos semelhantes a Couve flor	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ
	Espeleotema rugoso	m ²	Formação rochosa como resultado da sedimentação e cristalização de minerais em formações rugosas	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Espeleotema escorrimento	m ²	Formação rochosa como resultado da sedimentação e cristalização de minerais formando escorrimentos	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
	Travertino	m ²	Formação rochosa, como resultado da sedimentação e cristalização de minerais em formatos côncavo	Setor Quadrante	Senso visual (Pacheco 2020) ImageJ

109 **Cont. Tabela 1.** Agrupamento das variáveis ambientais conforme natureza dos dados, seguido pelas respectivas
 110 unidades, descrições, escala e metodologia de análise.

Variável	Tipo	Unidade	Descrição	Escala de análise	Metodologia de análise
Físico	Conchas	cm	Conchas de gastrópodos encontradas na cavidade	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
Físico	Cupinzeiro velho	m ²	Termiteiros inativos	Setor	Senso visual (Pacheco 2020)
Clima	Temperatura	°C	Grau de calor ou de frio do ambiente	Setor	Termo higrometro Inconterm (7429,02.00, ±1°C ±5% UR)
	Umidade	% UR	Quantidade de vapor de água na atmosfera	Setor	Termo higrometro Inconterm (7429,02.00, ±1°C ±5% UR)
Esforço	Esforço do coletor	Min.	Tempo utilizado pelos coletores durante a coleta na cavidade	Quadrante	Cronômetro

111 *Amostragem de fauna*

112 Amostramos a fauna presente nos setores e quadrantes durante as visitas nas estações
 113 chuvosa e seca. Para realizarmos a coleta, utilizamos da metodologia de busca ativa visual e
 114 coleta manual com o auxílio de pinças e pincéis (Ferreira 2004, Souza-Silva et al., 2011, Bento
 115 et al., 2016, Wynne et al., 2019). Conservamos todos os espécimes coletados em potes contendo
 116 álcool 70%, e posteriormente triamos no Centro de Estudo em Biologia Subterrânea (CEBS) na
 117 Universidade Federal de Lavras (UFLA), com o auxílio de um estereomicroscópio Zeiss Stemi
 118 2000. Identificamos os exemplares ao menor nível taxonômico possível com auxílio de chaves
 119 de identificação (Adis, 2002 et al., 2002; Baccaro et al., 2015; Goulet et al., 2012; Rafael et al.,
 120 2012) e taxonomistas (ver nos agradecimentos), e separamos em morfoespécies, abordagem
 121 suficiente para estudos de biodiversidade ecológica para fins de conservação (Oliver and
 122 Beattie, 1996). Posteriormente, depositamos os espécimes na Coleção de Invertebrados
 123 Subterrâneos de Lavras (ISLA), vinculada ao CEBS/UFLA.

124 *Análise dos dados*

125 Consideramos riqueza de espécies como a soma de táxons distintos encontrado em cada
 126 escala (setores e quadrantes) e estação (seca e chuva) de amostragem. Aplicamos modelos
 127 generalizados mistos (GLMM) para avaliar se a riqueza de espécies difere entre as estações em
 128 cada escala de amostragem (com as cavernas como efeito aleatório). Utilizamos a distribuição
 129 de erro binomial negativa, que é adequada para dados de contagem (riqueza de espécies) quando
 130 há elevada dispersão para distribuição de Poisson. Expressamos os resultados por gráficos *box-*

131 *plot* e consideramos significativos quando $p < 0.05$. Elaboramos estas análises através da função
132 *glmer* do pacote *lme4* (Bates et al. 2015) no software R (versão 3.6.3) (R Core Team 2020).

133 Avaliamos as diferenças na composição de espécies entre as estações de amostragem
134 (seca e chuvosa) para as diferentes escalas (setores e quadrantes) através da análise de variância
135 multivariada permutacional (PERMANOVA). Transformamos a matriz de composição de
136 espécies em uma matriz triangular de similaridade através do índice de Bray-Curtis, com os
137 dados de abundância standardizados e transformados por raiz quadrada. Posteriormente
138 realizamos o teste estatístico PERMANOVA para identificar se a composição de espécies
139 foi estatisticamente diferente em relação à estação de amostragem, realizando múltiplas
140 comparações pareadas por procedimento permutacional, para obter um valor de $F_{\text{PERMANOVA}}$ e
141 nível de significância (significativo quando $p < 0,050$). Expressamos graficamente os resultados
142 significativos através do escalonamento multidimensional (MDS) para visualizar o nível de
143 variação das unidades amostrais (setores e/ou quadrantes) dentro e entre as estações de
144 amostragem. Elaboramos estas análises no software PRIMER & PERMANOVA 6.0 (Anderson
145 et al. 2008).

146 Aplicamos o particionamento de diversidade β para determinar quais processos são
147 responsáveis pelas diferenças na composição das espécies entre estações (seca e chuva)
148 conforme escala de amostragem (setores e quadrantes). Quando consideramos dados de
149 presença e ausência das espécies, a diversidade β (β_{total}) pode ser dividida em dois componentes:
150 substituição (*turnover*, β_{repl}) e diferença de riqueza (β_{rich}) (Cardoso et al. 2015). Relacionamos
151 o *turnover* à substituição de espécies e diferença de riqueza à perda de espécies entre as estações
152 de amostragem (Cardoso et al. 2014, 2015). Nesse caso, a estação com menos espécies
153 representa uma subamostra daquela com mais espécies. Elaboramos este particionamento
154 através da função *beta* do pacote *BAT* no software R (versão 3.6.3) (R Core Team 2020).

155 Realizamos modelos para determinar quais fatores são responsáveis à estruturação das
156 comunidades cavernícolas (riqueza e composição de espécies) nas diferentes escalas (setores e
157 quadrantes) e, posteriormente, em cada estação (seca e chuva). Primeiro, selecionamos as
158 variáveis presentes nos três grupos (fatores climáticos, físicos e climáticos) através da
159 correlação de *Spearman*, no intuito de evitar a presença de parâmetros auto correlacionados no
160 modelo (quando $\rho > 0,700$ e $p < 0,050$). Posteriormente, utilizamos modelos generalizados
161 mistos (GLMM's, com as cavernas como efeito aleatório) para avaliar quais variáveis
162 selecionadas são determinantes para riqueza de espécies. Nestas análises, retiramos uma
163 variável preditora quando não contribuiu significativamente para o modelo completo (usando

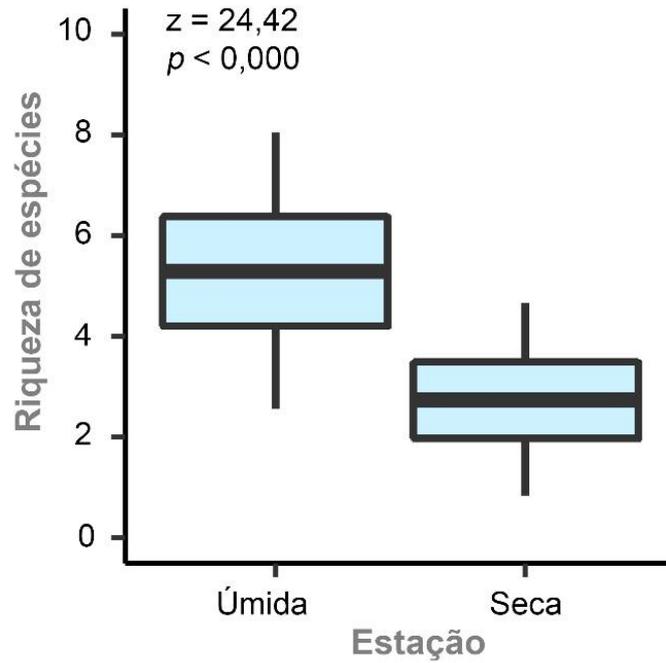
164 o teste de *Wald*, por meio da função de *summary*, $p < 0,050$). Aplicamos distribuição de erro
165 binomial negativa para a variável resposta, proveniente de dados de contagem, uma vez que
166 esses dados apresentaram alta dispersão para a distribuição de erro de Poisson. Mantemos
167 apenas variáveis preditoras significativas nos melhores modelos finais.

168 Para avaliarmos quais variáveis selecionadas são importantes à composição de espécies,
169 aplicamos modelo linear sobre matriz de distância (DistLM) nas diferentes escalas de
170 amostragem (setores e quadrantes) e para cada estação (seca e chuva), através do software
171 PRIMER & PERMANOVA 6.0 (Anderson et al. 2008). Escolhemos R^2 ajustado como critério
172 de seleção e *Forward* como procedimento, o qual inicia pelo modelo nulo e adiciona uma
173 variável por vez, escolhendo aquelas que resultam na maior melhoria no valor do critério de
174 seleção (Anderson et al. 2008). Desta forma, identificamos o melhor modelo com variáveis
175 significativas (quando na adição de novos preditores permanece com $p < 0,050$).

176 **Resultados**

177 No total encontramos 2830 indivíduos pertencentes a 95 morfoespécies associadas às
178 cavidades estudadas no PARNA Ubajara, os quais se agrupam em 25 ordens e pelo menos 61
179 famílias (Apêndice I). Destes, amostramos 1167 indivíduos nos setores, os quais pertencem a
180 78 morfoespécies e 23 ordens, ao passo que nos quadrantes encontramos 1663 indivíduos
181 pertencentes a 68 morfoespécies e 21 ordens. Considerando a sazonalidade, coletamos 2033
182 dos indivíduos na estação úmida (76 morfoespécies) e 797 na estação seca (41 morfoespécies).

183 A riqueza de espécies diferiu significativamente entre estações em microescala, sendo
184 maior na estação úmida (Figura 3). Entretanto, não observamos diferenças sazonais em
185 mesoescala em termos de número de espécies ($p = 0,106$). Em relação à composição,
186 verificamos que a identidade das espécies que compõem as comunidades associadas às
187 cavidades estudadas difere entre estações tanto em meso quanto em microescala (Figura 4).
188 Estas diferenças advêm majoritariamente da substituição de espécies em ambas as escalas de
189 amostragem, embora essa substituição ocorra em maior proporção em mesoescala ($\beta_{\text{REPL}} =$
190 $86,76\%$ versus $\beta_{\text{REPL}} = 60,85\%$ em microescala) (Figura 5).



191
192
193
194
195

Figura 3. Riqueza de espécies de acordo com a estação em microescala (quadrantes), na qual a estação úmida apresentou mais indivíduos que na seca. A diferença significativa entre estações para a variável resposta é expressa a partir dos valores de z e p . No *boxplots*, as áreas azuis são o intervalo de confiança (95%) em torno da média observada (linha central em preto) e as barras representam o desvio padrão.

196

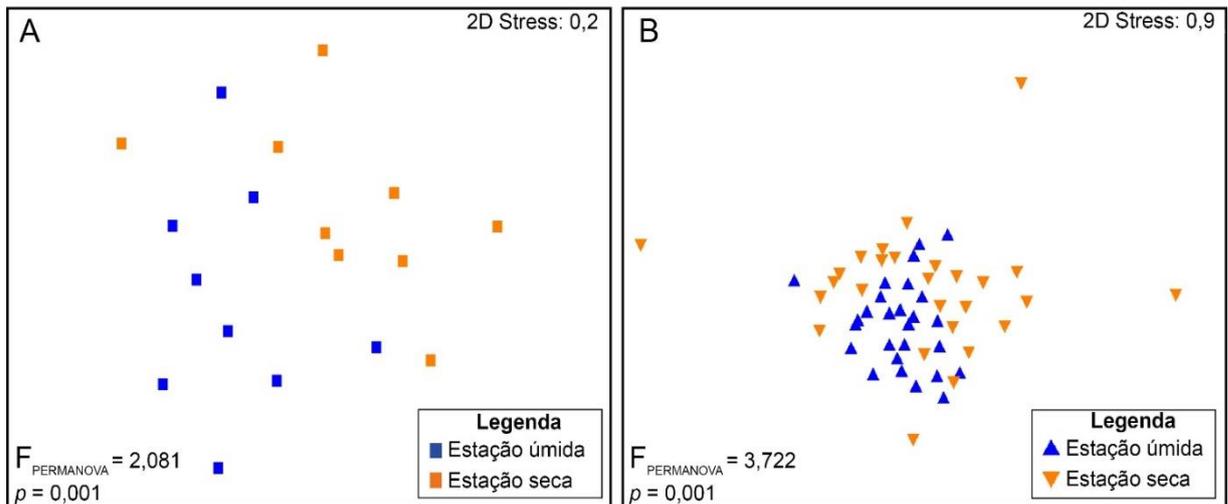
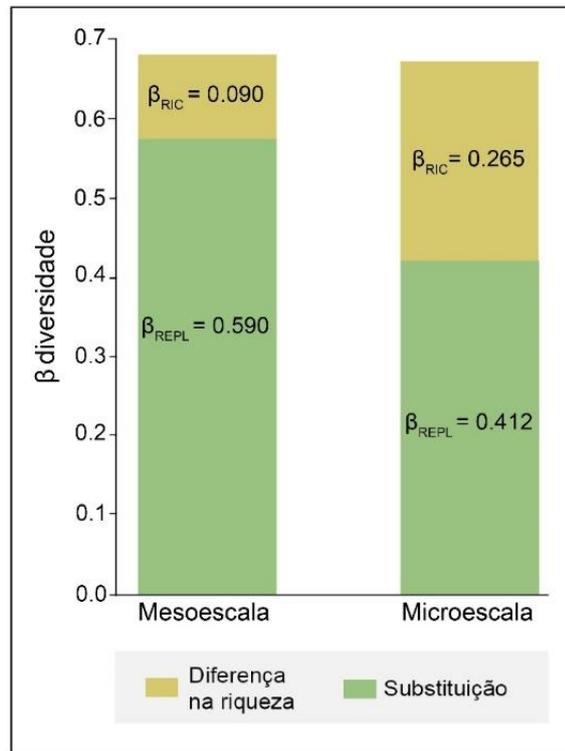


Figura 4. Escalonamento multidimensional (MDS) baseado no índice de Bray-Curtis da composição de espécies entre as estações. A) Mesoescala e B) Microescala. Cada item representa uma unidade amostral: quadrados (setores) e triângulos (quadrantes).



198

199 **Figura 5.** Partição da diversidade beta utilizando índice de Jaccard mostrando os parâmetros de substituição
 200 (β_{REPL}) e diferença na riqueza (β_{RIC}) conforme a escala de amostragem.

201 Em relação aos fatores responsáveis pela estruturação das comunidades estudadas, em
 202 mesoescala a riqueza é influenciada positivamente pela presença de raízes e negativamente pela
 203 presença de travertinos (Tabela 2). Já em microescala, a riqueza é influenciada positivamente
 204 principalmente pela sazonalidade, embora também seja influenciada positivamente pelo esforço
 205 amostral e negativamente pela presença de solo ressecado.

206 **Tabela 2.** Modelos com preditores significativos (e respectivos grupos) à riqueza da comunidade em mesoescala
 207 (Meso) e microescala (Micro). Para cada preditor destacamos a estimativa, erro padrão, valor de z e nível de
 208 significância (p).

Escala	Preditores	Grupo	Estimativa	Erro padrão	z	p
Meso (Setor)	Intercepto	-	2,407	0,078	31,010	0,000
	Raízes	Trófico	1,274	0,465	2,740	0,006
	Travertinos	Físico	-0,013	0,006	-2,279	0,023
Micro (Quadrante)	Intercepto	-	0,487	0,223	2,181	0,029
	Sazonalidade	Sazonalidade	0,633	0,148	4,278	0,000
	Esforço amostral	Esforço amostral	0,001	0,000	4,010	0,000
	Solo ressecado	Físico	-0,005	0,002	-2,188	0,029

209

210 Já a composição em mesoescala é determinada principalmente pela sazonalidade
 211 (Tabela 3). Tal como a riqueza, a composição em microescala é predominantemente
 212 influenciada pela sazonalidade e esforço amostral, havendo também efeito significativo da
 213 presença de exoesqueleto de insetos.

214 **Tabela 3.** Síntese dos preditores significativos (e respectivos grupos) a composição de espécies conforme escala
 215 de amostragem: mesoescala (Meso) e microescala (Micro). Para cada preditor desmonstramos o coeficiente R²
 216 ajustado (Adj R²), valor de Pseudo-F e nível de significância (*p*).

Escala	Preditores	Grupo	Adj R ²	Pseudo-F	<i>p</i>
Meso (Setor)	Sazonalidade	Sazonalidade	0,060	2,081	0,007
	Detritos vegetais	Trófico	0,107	1,849	0,016
	Umidade	Climático	0,140	1,580	0,070
	Cascalho Fino	Físico	0,209	2,222	0,006
Micro (Quadrante)	Actinomyces	Trófico	0,257	1,835	0,040
	Sazonalidade	Sazonalidade	0,049	3,722	0,001
	Exoesqueletos de insetos	Trófico	0,060	1,644	0,014
	Esforço amostral	Esforço amostral	0,072	1,617	0,037

217 Observamos ainda que os fatores que estruturam as comunidades diferem entre estações
 218 (Tabelas 4 e 5). Na estação úmida, em mesoescala a riqueza é definida por fatores tróficos
 219 (presença de raízes) (Tabela 4), enquanto a composição é influenciada por fatores físicos
 220 (presença de rocha lisa) (Tabela 5). Por outro lado, em microescala a composição é determinada
 221 por fatores tróficos (presença de exoesqueleto e guano) (Tabela 5), enquanto a riqueza é
 222 influenciada predominantemente pelo esforço amostral (Tabela 4).

223 Assim como na estação úmida, na seca a riqueza em mesoescala também é determinada
 224 por fatores tróficos (presença de termiteiros) (Tabela 4), os quais influenciam a composição
 225 juntamente com fatores físicos (Tabela 5). Em microescala estes padrões se invertem, já que a
 226 riqueza é determinada por fatores físicos (presença de cascalho grosso, Tabela 4) e a
 227 composição está sob efeito majoritário do esforço amostral (Tabela 5).

228 **Tabela 4.** Resumo dos preditores significativos (e respectivos grupos) à riqueza da comunidade conforme a
 229 estação (úmida e seca) e escala de amostragem (meso e micro). Para cada preditor destacamos a estimativa, erro
 230 padrão, valor de z e nível de significância (p).

Estação	Escala	Preditores	Grupo	Estimativa	Erro padrão	z	p
Úmida	Meso (Setor)	Intercepto	-	2,500	0,096	26,148	0,000
		Raízes	Trófico	0,204	0,080	2,546	0,011
	Micro (Quadrante)	Intercepto	-	1,611	0,093	17,397	0,000
		Esforço amostral	Esforço amostral	0,313	0,075	4,196	0,000
Seca	Meso (Setor)	Intercepto	-	1,923	0,161	11,915	0,000
		Detritos vegetais	Trófico	0,402	0,141	2,854	0,004
	Micro (Quadrante)	Termiteiros	Trófico	0,786	0,306	2,569	0,010
		Intercepto	-	0,968	0,120	8,065	0,000
		Cascalho Grosso	Físico	0,264	0,093	2,829	0,005

231 **Tabela 5.** Síntese dos preditores significativos (e respectivos grupos) a composição de espécies conforme
 232 estação (úmida e seca) e escala de amostragem (meso e micro). Para cada preditor desmonstramos o coeficiente
 233 R^2 ajustado (Adj R^2), valor de Pseudo-F e nível de significância (p).

Estação	Escala	Preditores	Grupo	Erro padrão	Pseudo-F	p
Úmida	Meso (Setor)	Rocha Lisa	Físico	0,046	1,388	0,037
	Micro (Quadrante)	Exoesqueletos de insetos	Trófico	0,029	1,768	0,008
		Guano	Trófico	0,053	1,649	0,017
Seca	Meso (Setor)	Cascalho Fino	Físico	0,103	1,918	0,024
		Detritos vegetais	Trófico	0,210	1,944	0,042
	Micro (Quadrante)	Esforço amostral	Esforço amostral	0,044	2,197	0,006

234

235 **Discussão**

236 A hipótese sobre a riqueza e composição de espécies se diferenciarem em decorrência
 237 da sazonalidade foi confirmada. As modificações que a sazonalidade causa no ambiente são
 238 determinantes para os períodos de reprodução, crescimento e mortalidade dos organismos
 239 (Tonkin et al., 2017). A disponibilidade de recursos presentes nas estações difere, o que
 240 favorece a presença de mais indivíduos durante a estação úmida (Bento et al., 2016; Tokin et
 241 al., 2017, Vasconcellos et al., 2010). Assim como indicado por Bento e colaboradores (2016),
 242 as diferenças sazonais que observamos refletem a maior disponibilidade trófica no período
 243 chuvoso (carreamento de matéria orgânica pela chuva para o interior cavidade e disponibilidade
 244 de guano) e, provavelmente, devido ao aumento da taxa de decomposição de matéria orgânica.

245 Aproximadamente 90% da fauna coletada em cavernas de comunidades tropicais são de
 246 espécies comuns a outros ecossistemas (Pacheco et al., 2020; Pellegrini et al., 2016; Simões et
 247 al., 2015). Devido a esse fato, as variações sazonais que ocorrem no ambiente externo afetam

248 na composição da comunidade do interior da cavidade (Bento et al, 2016). Regiões onde a
249 sazonalidade resulta em diferenças abruptas no clima e/ou paisagem, os organismos residentes
250 necessitam de adaptações para cada estação (Tokin et al., 2017). Dessa forma alguns dos
251 organismos encontrados em determinadas estações podem não ser encontradas em outra.

252 Observamos em nossos resultados que de forma geral os ambientes mais heterogêneos
253 (como os cascalhos, finos ou grossos) favoreceram a diversidade ao fornecer proteção, recursos
254 alimentares e refúgio aos indivíduos (Mammola et al., 2017; Pacheco et al., 2020). Tais locais
255 ainda conciliam sobreposição dos nichos e diminui a taxa de exclusão competitiva (Pacheco et
256 al., 2020; Tews et al., 2004). Ao contrário, as estruturas compactadas (ex. solos ressecados,
257 travertinos) influenciaram negativamente a riqueza de espécies por disponibilizarem habitats
258 simplificados.

259 Além da sazonalidade e recursos físicos, a presença dos recursos tróficos tende a
260 aumentar a diversidade de invertebrados nas cavidades (Bento et al., 2016; Pacheco et al., 2020;
261 Souza-Silva et al., 2011) devido ao estado de oligotrofia característica desses ambientes (Culver
262 & Pipan, 2019). Os materiais de origem vegetal (raízes, detritos ou serapilheira) e guano de
263 morcegos são considerados importantes recursos alimentares para a fauna cavernícola (Ferreira
264 & Martins, 1999; Ferreira & Martins, 2000; Souza-Silva et al., 2011). Os depósitos de guano
265 exercem uma forte influência na distribuição de espécies para os ambientes cavernícolas
266 podendo atrair grande variedade de comunidade (Ferreira & Martins, 2000; Pellegrini &
267 Ferreira, 2013).

268 Por fim, tivemos o esforço amostral como influenciador nas coletas em microescala. O
269 tempo de exploração de determinados espaços pode gerar uma sub ou uma superestimativa da
270 comunidade (Lunghi et al., 2014; Sendra & Reboleira, 2012), afinal as áreas onde existe uma
271 maior taxa de amostragem tende a apresentar maior diversidade de organismos (Schneider &
272 Culver, 2004). Este resultado nos demonstra que, a avaliação adequada entre unidades
273 amostrais nos ambientes cavernícolas depende da padronização no esforço amostral. Portanto,
274 para futuros estudos que objetivam comparar comunidades cavernícolas, sugerimos aplicação
275 de métricas temporais (ex. tempo/coletor/m²) para coletas de invertebrados, independente da
276 escala de amostragem.

277 Através deste estudo, notamos que conforme as estações sazonais alteram, a dinâmica
278 cavernícola também é alterada. Observamos aqui também, como o efeito das mudanças
279 climáticas podem afetar a fauna, pois durante os períodos úmidos a riqueza e abundância da
280 fauna são significativamente maiores que as encontradas na seca. Notamos que os efeitos que

281 estruturam a comunidade se diferem de acordo com a escala amostral, e que além da
282 sazonalidade outros fatores como tróficos, físicos e esforço amostral também influenciam.
283 Devido essa diferenciação da fauna conforme as estações coletadas, recomendamos para
284 estudos futuros, a realização de pelo menos duas coletas (MMA, 2009) para uma acurácia de
285 amostragem mais refinada.

286 **Referências Bibliográficas**

287 Adis, Joachim Et Al., 2002 Amazonian arachnida and myriapoda. Pensoft.

288 Anderson, M. J., Gorley, R. N., & Clarke, K. R. (2008). PERMANOVA for PRIMER: Guide
289 to Software and Statistical Methods. Plymouth: Primer-E.

290 Araújo, V. F. P.; Bandeira, A. G.; Vasconcellos, A, 2010. Abundance and stratification of soil
291 macroarthropods in a Caatinga Forest in Northeast Brazil. Brazilian journal of biology, v. 70,
292 p. 737-746.

293 Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernandez, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., De Souza, J. L. P.,
294 & Solar, R., 2015. Chaves para as subfamílias e gêneros de formigas do Brasil. Guia para os
295 gêneros de formigas do Brasil. INPA, Manaus, BR, 52-104.

296 Bento, D. M., Ferreira, R.L., Prous, X., Souza-Silva, M., Bellini, B.C. & Vasconcellos, A.,
297 2016. Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil.
298 Journal of Cave and Karst Studies, 78, 61–71.

299 Busse A., Antiqueira P. A.P., Neutzling A. S., Wolf A. M., Romero G. Q. & Petermann J. S.,
300 503 2018 - Different in the dark: The effect of habitat characteristics on community composition
301 504 and beta diversity in bromeliad microfauna. PLoS ONE, 13(2): e0191426. 505.

302 CANIE, Cadastro Nacional de Informações Espeleológica, disponível em:
303 <https://www.icmbio.gov.br/cecav>. Acesso em: 26 de set. 2021.

304 Cardoso, Rafael Costa; Ferreira, Rodrigo Lopes; Souza-Silva, Marconi, 2011. Priorities for
305 cave fauna conservation in the Iuiú karst landscape, northeastern Brazil: a threatened spot of
306 troglobitic species diversity. Biodiversity and Conservation, p. 1-23.

307 Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC, Fortelius M, Borges PAV, Podani J, Schmera D., 2014.
308 Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness
309 difference components. Journal of Biogeograph 41: 749–761.

310 Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC, 2015. BAT – Biodiversity Assessment Tools, an R package
311 for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional
312 diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 232–236.

313 Carvalho JC, Cardoso P, Borges PAV, Schmera D, Podani J., 2013). Measuring fractions of
314 beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of
315 novel approaches. *Oikos* 122: 825–834.

316 Chase, J. M. 2011. Ecological niche theory. Pages 93–107 in S. M. Scheiner and M. R. Willig,
317 editors. *The theory of ecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

318 Culver, David C.; Pipan, Tanja, 2019. *The biology of caves and other subterranean habitats*. 2^a
319 ed. Oxford University Press.

320 De Oliveira, U. C., Da Cunha Teixeira, L. F., Soares, F. F., Soares, P., & Mendonça, C. A. M.
321 J., 2019. Avaliação do uso do solo e cobertura vegetal na zona de amortecimento do Parque
322 Nacional de Ubajara, em Ubajara, Ceará. In X Congresso Brasileiro de Gestão Ambiental,
323 Fortaleza, November04-07.

324 De Oliveira, P. V., Viana, M. S. S., & Simone, L. R. L., 2011. Eoholocene malacofauna
325 (Gastropoda, Pulmonata) from a cave of National Park of Ubajara. Ceará State, Brazil: *Estudos*
326 *Geológicos*, 21(1), 85-93.

327 De Oliveira, P. V., Ribeiro, A. M., Ximenes, C. L., Viana, M. S. S., & Holanda, E. C., 2017.
328 Tayassuidae, cervidae e tapiridae da Gruta Do Urso Fóssil, holoceno, Parque Nacional De
329 Ubajara, Ceará, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(3), 417-434.

330 Ferreira R. L. & Martins R. P., 1999 - Guano de morcegos: fonte de vida em cavernas. *Ciência*
331 *530 Hoje*, 25 (146): 34-40.

332 Ferreira, R. L., Martins, R. P., & Yanega, D., 2000. Ecology of bat guano arthropod
333 communities in a Brazilian dry cave. *Ecotropica*, 6(2), 105-116.

334 Ferreira, R. L., Souza-Silva, M., 2001. Biodiversity under rocks: the role of microhabitats in
335 structuring invertebrate communities in Brazilian outcrops. *Biodiversity & Conservation*,
336 10(7), 1171-1183.

337 Ferreira, R. L., 2004 A medida da complexidade ecológica e suas aplicações na conservação e
338 manejo de ecossistemas subterrâneos. 81f. Tese de doutorado, UFMG, Belo Horizonte.

339 FUNCEME (2019): Gráficos de chuvas dos postos pluviométricos. Disponível em:
340 www.funceme.br/areas/monitoramento/grafico-de-chuvas-dos-postos-pluviometricos. Access
341 in: 17 de novembro 2021.

342 Gilbert, J., Danielopol, D. L. & Stanford, J. A., 1994 *Groundwater Ecology*. Academic Press
343 Limited, San Diego, California. 571 pp.

344 Goulet, Henri; Huber, John T., 1993 *Hymenoptera of the world: and identification guide to*
345 *families*.

346 Haslett, John R., 1997. Insect communities and the spatial complexity of mountain habitats.
347 *Global Ecology and Biogeography Letters*, p. 49-56.

348 Hamylton, S. M., & Barnes, R. S. K., 2018. The effect of sampling effort on spatial
349 autocorrelation in macrobenthic intertidal invertebrates. *Hydrobiologia*, 811(1), 239–250.

350 Howarth, F. G.; Moldovan, O. T., 2018. Where Cave Animals Live. In: Moldovan, O. T. al.,
351 *Cave Ecology*. Cham: Springer, p. 23-40.

352 Keppel, G., Van Niel, K. P., Wardell-Johnson, G. W., Yates, C. J., Byrne, M., Mucina, L., ... &
353 Franklin, S. E., 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under
354 climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 393-404.

355 Lunghi, Enrico; Manenti, Raoul; Ficetola, Gentile Francesco, 2017. Cave features, seasonality
356 and subterranean distribution of non-obligate cave dwellers. *PeerJ*, v. 5, p. e3169.

357 Mammola, Stefano., Piano, E., Giachino, P. M., & Isaia, M., 2015. Seasonal dynamics and
358 micro-climatic preference of two Alpine endemic hypogean beetles. *International Journal of*
359 *Speleology*, 44(3), 3.

360 Mammola, S., Piano, E., Isaia, M., 2016. Step back! Niche dynamics in cave dwelling predators.
361 *Acta Oecologica*, 75, 35-42.

362 Mammola, Stefano; Isaia, Marco, 2017. Rapid poleward distributional shifts in the European
363 cave-dwelling Meta spiders under the influence of competition dynamics. *Journal of*
364 *Biogeography*, v. 44, n. 12, p. 2789-2797.

365 Macarthur, Robert H.; Macarthur, John W., 1961. On bird species diversity. *Ecology*, v. 42, n.
366 3, p. 594-598.

367 Machado, A. B. M.; Drummond, G. M.; Paglia, A. P. (eds.), 2008. Livro Vermelho da Fauna
368 Brasileira Ameaçada de Extinção. 1. ed. Brasília, DF: MMA (Biodiversidade 19), 2 volumes.

369 MMA, Ministério de Meio Ambiente, 2009, Instrução Normativa Nu 02, de 20 de Agosto de
370 2009. Diário Oficial da República Federativa do Brasil, Brasil.

371 Oliver, Ian; Beattie, Andrew J., 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a
372 case study. *Conservation biology*, v. 10, n. 1, p. 99-109.

373 Pacheco, Gabrielle Sm Al., 2020. The Role of microhabitats in structuring cave invertebrate
374 communities in Guatemala. *International Journal of Speleology*, v. 49, n. 2, p. 8.

375 Pellegrini T. G. & Ferreira R. L., 2013 - Structure and interactions in a cave guano–soil
376 continuum community. *European journal of soil biology*, 57: 19-26.

377 Pellegrini, T., Sales, L. P., Aguiar, P., & Ferreira, R. L., 2016. Linking spatial scale dependence
378 of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. *Subterranean Biology*,
379 18, 17.

380 Pennington, R. Toby; Lehmann, Caroline Er; Rowland, Lucy M., 2018. Tropical savannas and
381 dry forests. *Current Biology*, v. 28, n. 9, p. R541-R545.

382 Prous, Xavier; Ferreira, Rodrigo Lopes; Jacobi, Claudia Maria, 2015. The entrance as a
383 complex ecotone in a Neotropical cave. *International Journal of Speleology*, v. 44, n. 2, p. 5.

384 Rafael, J. A.; Melo, G. A. R, De Carvalho Cjb, Casari As, Constantino R, 2012. Insetos do
385 Brasil: Diversidade e Taxonomia. Holos Editora, Ribeirão Preto.

386 R Core Team., 2019. A language and environment for statistical computing. R Foundation for
387 Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>

388 Rivera-Garcia, K. D., Sandoval-Ruiz, C. A., Saldana-Vazquez, R. A., & Schondube, J. E., 2017.
389 The effects of seasonality on host–bat fly ecological networks in a temperate mountain cave.
390 *Parasitology*, 144(5), 692-697.

391 Schneider, Katie; Culver, David C., 2004 Estimating subterranean species richness using
392 intensive sampling and rarefaction curves in a high density cave region in West Virginia.
393 *Journal of Cave and Karst Studies*, v. 66, n. 2, p. 39-45.

394 Sendra, A. & Reboleira, A.S.P.S., 2012. The world's deepest subterranean community -
395 Krubera-Voronja Cave (Western Caucasus). *International Journal of Speleology*, 41(2), 221-
396 230.

397 Shimadzu, H., M. Dornelas, P. A. Henderson, and A. E. Magurran. 2013. Diversity is
398 maintained by seasonal variation in species abundance. *BMC Biology* 11:98.

399 Simões M. H., Souza-Silva M. & Ferreira R. L., 2015 - Cave physical attributes influencing the
400 642 structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. *Subterranean Biology*, 16:
401 103-643 121.

402 Silva, Marconi Souza; Ferreira, Rodrigo Lopes, 2009. Caracterização ecológica de algumas
403 cavernas do Parque Nacional de Ubajara (Ceará) com considerações sobre o turismo nestas
404 cavidades. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, v. 9, n. 1, p. 59-71.

405 SNUC – Sistema Nacional de Unidades de Conservação, Lei nº 9.985, 18 de julho de 2000.
406 Disponível em: <<http://www.mma.gov.br>>. Acesso em: 26 set. 2021.

407 Somveille, M., A. S. L. Rodrigues, and A. Manica. 2015. Why do birds migrate? A
408 macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography* 24:664–674. Steel, E. A., and
409 I. A. Lange. 2007. Using wavelet analysis to detect changes in water temperature regimes at
410 multiple scales: effects of multi-purpose dams in the Willamette River Basin. *River Research*
411 *and Applications* 23:351–359.

412 Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical

413 Souza-Silva, Marconi; Martins, Rogério Parentoni; Ferreira, Rodrigo Lopes, 2011. Trophic
414 dynamics in a neotropical limestone cave. *Subterranean Biology*, v. 9, p. 127.

415 Souza-Silva, M., Cerqueira, R. F. V., Pellegrini, T. G., & Ferreira, R. L., 2021. Habitat selection
416 of cave-restricted fauna in a new hotspot of subterranean biodiversity in Neotropics.
417 *Biodiversity and Conservation*, 1-28.

418 Swift, Michael John et Al., 1979 *Decomposition In Terrestrial Ecosystems*. Univ Of California
419 Press.

420 Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F.,
421 2004 Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of
422 keystone structures. *Journal of biogeography*, v. 31, n. 1, p. 79-92.

- 423 Tobin, Benjamin W.; Hutchins, Benjamin T.; Schwartz, Benjamin F., 2013 Spatial and
424 temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of
425 a temperate marble cave. *International Journal of Speleology*, v. 42, n. 3, p. 4.
- 426 Tonkin, J. D., Bogan, M. T., Bonada, N., Rios-Touma, B., & Lytle, D. A. 2017. Seasonality
427 and predictability shape temporal species diversity. *Ecology*, 98(5), 1201-1216.
- 428 Trajano, E.; Ferrarezzi, H., 1995. A fossil bear from northeastern Brazil, with a phylogenetic
429 analysis of the South American extinct Tremarctinae (Ursidae). *Journal of Vertebrate*
430 *Paleontology*, v. 14, n. 4, p. 552-561.
- 431 Vasconcellos, A., Andreazze, R., Almeida, A. M., Araujo, H. F., Oliveira, E. S., & Oliveira, U.
432 2010. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira*
433 *de Entomologia*, 54, 471-476.
- 434 Wynne, J. J., Howarth, F. G., Sommer, S., & Dickson, B. G., 2019. Fifty years of cave arthropod
435 sampling: techniques and best practices. *International Journal of Speleology*, 48(1), 4.

436 **APÊNDICES**

437 **Apêndice 1.** Banco de dados (BD) sobre os *taxa* amostrados nas três cavidades do presente
438 estudo conforme a estação (EU= Estação úmida; ES= Estação seca) e escala de amostragem
439 (S= Setor. Q= Quadrante).
440 .



Coleta Ubajara.xlsx

BD PARNA Ubajara
Formato: Microsoft Excel (*xlsx*)

441

Artigo 2 – A sazonalidade impacta as comunidades cavernícolas do Parque Nacional de Sete Cidades?

Este capítulo foi escrito em formato de artigo, redigido conforme as normas para publicação da revista “Revista Brasileira de Espeleologia ” ISSN: 2179.4952, disponível em:

<https://revistaeletronica.icmbio.gov.br>.

A sazonalidade impacta as comunidades cavernícolas do Parque Nacional de Sete Cidades?

Deyvison Camilo de Souza¹, Marcus Paulo Alves de Oliveira², Rodrigo Lopes Ferreira¹, Marconi Souza Silva¹ e Diego Medeiros Bento³

1 – Centro de Estudo em Biologia Subterrânea, Instituto de Ciências Naturais, Universidade Federal de Lavras, Lavras-Mg, CP 3037, CEP: 37.200-900.

2 – Bioespeleo Consultoria Ambiental, Comendador José Esteves, 694, Lavras-Mg Cep: 37.200-176

3 – Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas, Base Avançada Compartilhada no Rio Grande Do Norte, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 59015-350 Natal, Rio Grande do Norte, Brasil.

Autor Correspondente: E-mail deyvisonssouza@gmail.com

Resumo

O Parque Nacional de Sete Cidades, possui exuberantes formações geológicas e grandes registros arqueológicos. Além desses importantes patrimônios presente, o parque abriga algumas cavidades. Alguns dos estudos da atualidade, buscam compreender como a Sazonalidade afeta na estruturação da fauna cavernícola. Diante disso o presente estudo visa verificar como a sazonalidade afeta as cavidades presentes nesta unidade de conservação. A coleta foi realizada em seis cavernas em duas estações diferentes, utilizando a metodologia de busca ativa manual. Para tentar esclarecer os fatores estruturantes do PARNA, também foram coletados informações como projeção horizontal, altura da entrada e distância da entrada da cavidade de trilhas ou estradas próximas. Como resultado percebe-se que a influência da estruturação das cavernas teve somente a sazonalidade como fator responsável pela composição. Já os outros fatores amostrados não mostraram resultados significativos. Diante

disso sugere-se a necessidade de realização de coletas em diferentes estações para uma amostra mais acurada. E também sugere-se mais estudos da área para um melhor levantamento de cavidades do Parque.

Palavra-chave: Cavernas, Sazonalidade e Artrópodes.

Introdução

Cavernas são ambientes naturais formados naturalmente pela dissolução das rochas (Culver & Pipan, 2019). Esses ambientes possuem características marcantes como ausência de luz, temperaturas tendendo a estabilidade (próximo as médias anuais do meio externo), alta umidade e escassez de alimento (oligotrofia) (Howarth, 1983). A fauna cavernícola é classificada em três categorias ecológico-evolutiva (adaptação do modelo de Schinner-Racovitza por Culver & Wilkens, 2000): (i) *Troglóxenos*, animais encontrados no meio subterrâneo, porém utilizam o meio externo em alguma fase da vida. (ii) *Troglófilos*, animais que podem viver tanto dentro, quanto fora das cavidade. (iii) *Troglóbios*, animais restritos aos ambientes cavernícolas.

A comunidade cavernícola é influenciadas por alguns atributos, desses podemos citar: a presença de microhabitats (Ferreira & Souza-Silva, 2001; Pacheco et al., 2020), estruturação da paisagem (Pellegrini et al., 2016), estruturação de habitat (Souza & Silva et al., 2021), presença de água (Simões et al., 2015), disposição de alimentos (Ferreira & Martins, 1998). Além destes temos também a sazonalidade que atua na disposição de recursos tróficos, no comportamento, e na estruturação da fauna cavernícola (Bento et al., 2016; Lunghi et al., 2017, Tokin et al., 2017).

Nesta perspectiva, este estudo objetiva responder as seguintes perguntas: (1) as comunidades cavernícolas do PARNA Sete Cidades diferem sazonalmente? (2) Caso sim, qual processo é responsável por estas diferenças? (3) Quais outros fatores são determinantes à riqueza, composição de espécies e diversidade beta? Como hipótese, espera-se que as mudanças sazonais alterem a riqueza e composição de espécies, através da substituição das espécies, e que a dimensão do habitat seja fator determinante à diversidade nas comunidades cavernícolas do PARNA Sete Cidades.

Materiais e Métodos

Área de Estudo

Este estudo foi realizado em seis cavidades do Parque Nacional de Sete Cidades (PARNA Sete Cidades), situado no norte do estado do Piauí (Figura 1). Este PARNA foi criado em 08 de junho de 1961 e possui uma área de 6.303,64 hectares. Possui importantes registros arqueológicos e grandes feições geológicas exóticas formadas pela pluvioerosão (Cavalcanti, 2013). Além disso o parque abriga ao menos quatro espécies ameaçadas de extinção (Machado et al., 2008). O clima predominante é do tipo tropical quente sub-úmido (*aw* na escala de Köppen-Geiger), com temperatura média 26,7° C e precipitação anual em 1337 mm (Dos Santos, 2018). A estação chuvosa ocorre entre os meses de janeiro e abril (~303,4 mm até 141,9 mm) e a estiagem entre junho e setembro (~14,8 mm até 0 mm) (ANA, 2019). As coletas foram realizadas considerando a sazonalidade local: a primeira em janeiro e, posteriormente, em setembro de 2019.

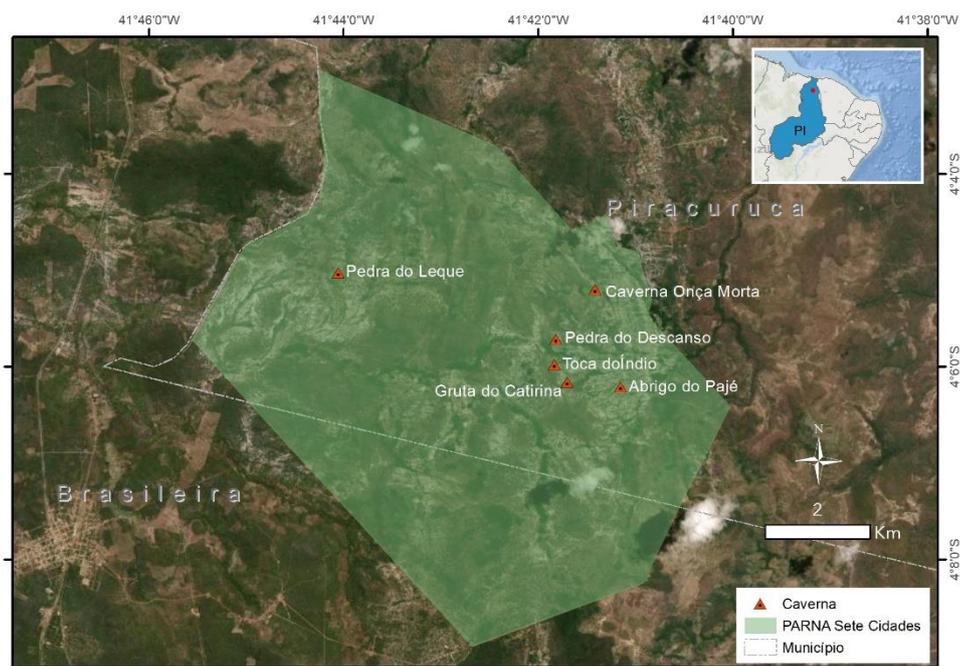


Figura 1. Área de amostragem do Parque Nacional Sete cidades e as cavidades coletadas.

Amostragem e identificação da fauna

Para a coleta dos invertebrados, a equipe foi composta por cinco coletores. A metodologia de coleta utilizada foi de busca ativa visual e coleta manual. Para tal, realizou-se com o auxílio de pinças e pincéis, onde foi feita uma busca detalhada nas cavidades, dando atenção a habitats preferenciais, tais como depósitos de materiais orgânicos e debaixo de rochas (Ferreira, 2004).

Os exemplares coletados foram conservados em potes contendo álcool 70%, e posteriormente triados no Centro de Estudo em Biologia Subterrânea (CEBS) da Universidade Federal de Lavras (UFLA) com o auxílio de um estereomicroscópio *Zeiss Stemi 2000*. Os exemplares foram identificados ao menor nível taxonômico possível com ajuda de chaves de identificação (Adis, 2002 et al., 2002; Baccaro et al., 2015; Goulet et al., 2012; Rafael et al., 2012) e taxonomistas (ver nos agradecimentos), e separadas em morfoespécies, abordagem suficiente para estudos de biodiversidade ecológica para fins de conservação (Oliver and Beattie, 1996). Para determinação de troglomorfofismo foram observadas características como despigmentação, alongamento de apêndices e ausência de olhos em indivíduos já adultos (Holsinger & Culver, 1988). Posteriormente, vouchers de cada táxon foram depositados na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA), vinculada ao CEBS/UFLA.

Amostragem das variáveis ambientais

Em cada cavidade, as variáveis ambientais amostradas foram: projeção horizontal, altura da entrada e distância da cavidade à estrada mais próxima (Tabela 1). Para mensurar o valor da projeção linear e altura da entrada foi utilizado uma trena laser Leica Disto D2. A projeção horizontal foi calculado ao medir o comprimento das galerias em um plano horizontal. A altura da entrada da cavidade foi calculada pela distância do solo até o teto da cavidade. Através do software *QGIS* (versão 3.20), foi obtida a distância linear mínima entre a localização de cada cavidade (conforme coordenada geográfica) e a estrada de acesso mais próxima.

Tabela 1. Dados espeleométricos mensurados (Ph = Projeção horizontal. Alt. Ent = Altura da entrada. Dist. Ent = Distância da cavidade à estrada mais próxima) e coordenadas das cavidades do PARNA Sete Cidades.

Caverna	Variáveis contínuas			Coordenadas	
	PH (m)	Alt. Entrada (m)	Dist. Estrada (m)	Latitude	Longitude
Abrigo do Pajé	7,0	2,4	17,6	-4,1035	-41,6859
Caverna do Índio	7,5	1,3	140,2	-4,0996	-41,6972
Gruta do Catirina	6,6	1,7	14,9	-4,1026	-41,6953
Onça Morta	81,0	3,0	1214,0	-4,0867	-41,6903
Pedra do Descanso	12,5	2,5	397,5	-4,0953	-41,6969
Pedra do Leque	18,5	5,0	261,5	-4,0839	-41,7342

Análise dos dados

A estruturação das comunidades foi avaliada através da riqueza, composição de espécies e diversidade beta (β). A riqueza foi obtida através da soma das morfoespécies encontradas em cada uma das cavidades, para cada e ambas as estações de amostragem (úmida e seca). Modelos lineares generalizados (GLM) foram aplicados para demonstrar possíveis diferenças significativa na riqueza de espécies entre as estações de coleta (seca e chuva). Nesta análise foram aplicadas distribuição de probabilidade do tipo binomial negativa, adequado para dados de contagem (riqueza de espécies) com elevada dispersão para a distribuição de erro de Poisson. Os modelos foram submetidos à análise de resíduo para a adequação da distribuição de erros. As análises foram elaboradas através do software R (versão 3.6.3) (R Core Team 2020).

A composição considera a identidade taxonômica das espécies amostradas em cada estação de amostragem. A análises de coordenadas principais (PCO) foi aplicada para avaliar se existem diferenças na composição de espécies nas cavernas entre as estações. Para tal, a matriz de composição de espécies foi transformada em uma matriz triangular de similaridade utilizando o índice de Bray-Curtis, com os dados de abundância standardizados e transformados em raiz quadrada. Posteriormente a análise de PERMANOVA foi realizada para identificar se a composição de espécies é estatisticamente diferente entre as estações de amostragem, realizando múltiplas comparações pareadas por procedimento permutacional, sendo obtido um valor (Pseudo-F) e nível de significância (p). Estas análises foram realizadas no software PRIMER & PERMANOVA 6.0 (Anderson et al. 2008). Ainda, para detectar se a distância geográfica é responsável pelas maiores similaridades entre as cavernas estudadas aplicamos o teste de Mantel, através do software R (versão 3.6.3) (R Core Team 2020).

O particionamento de diversidade β foi empregado para determinar os processos responsáveis pelas diferenças na composição das espécies nas cavidades entre estações (seca e

chuva). Os dados de presença e ausência das espécies permite a divisão da diversidade β (β_{total}) em dois componentes: substituição (*turnover*, β_{repl}) e diferença de riqueza (β_{rich}) (Cardoso et al. 2015). O *turnover* representa substituição de espécies enquanto a diferença de riqueza resulta da perda de espécies entre as estações de amostragem (Cardoso et al. 2014, 2015). Nesse caso, a estação com menos espécies representa uma subamostra daquela com mais espécies. A análise de particionamento foi realizado no software R (versão 3.6.3) (R Core Team 2020).

Foram aplicados modelos para avaliar quais são os fatores determinantes para riqueza, composição de espécies e diversidade. Para riqueza de espécies e diversidade β foram aplicados modelos lineares generalizados (GLM), enquanto para composição de espécies foi aplicado modelo linear sobre matriz de distância (DistLM). Previamente, os preditores contínuos (projeção horizontal, altura da entrada da cavidade e distância da cavidade à estrada mais próxima) foram testadas pelo método de *Spearman*, no intuito de evitar a presença de parâmetros auto correlacionados nos modelos (quando $\rho > 0,700$ e $p < 0,050$).

Para os GLM's sobre a riqueza de espécies e diversidade β , após seleção das variáveis correlacionadas, um preditor foi removido quando não contribuiu significativamente para o modelo completo (usando o teste *Wald* através da função *summary*, $p < 0,050$). Os preditores foram eliminados sequencialmente, começando com aqueles que apresentavam os maiores valores de p . A distribuição de erro foi ajustada conforme variável resposta (binomial negativa para riqueza de espécies e gaussiana para diversidade β). O modelo final considera apenas os preditores significativos. Os dados foram analisados através do software R (versão 3.6.3) (R Core Team 2020).

O DistLM foi elaborado com base na composição quantitativa da fauna, usando o índice de Bray-Curtis, considerando a similaridade de espécies entre as amostras. De forma similar aos GLM's, foram considerados apenas os preditores previamente selecionados. Os valores de R^2 ajustados foram escolhidos como critério de seleção (poder de explicação) e o valor de p indica a significância ($p < 0,050$). Esta análise foi realizada no software PRIMER & PERMANOVA 6.0 (Anderson et al. 2008).

Resultados

Foram encontrados 2.157 indivíduos distribuídos em 131 espécies, 67 Famílias e 22 Ordens nas seis cavidades avaliadas no PARNA Sete Cidades (Tabela 2). Dentre essas, nenhuma apresentou troglomorfnismos. A riqueza de espécies entre as cavernas variou de quatro

(Abrigo do Pajé, estação seca) a 53 espécies (Pedra do Leque, estação úmida) sendo a riqueza média a área de estudo igual a 26 espécies (± 15). Araneae representa o grupo mais diversos na área de estudo (26 spp.), seguido pelos Hymenopteras (19 spp.) e Coleoptera (17 spp.) (Tabela 2). Em relação à sazonalidade, foram coletadas 1175 e 982 espécies na estação chuvosa e seca, respectivamente.

Tabela 2. Taxa amostrados nas cavidades do PARNA Sete Cidades conforme a estação de amostragem (EC = Estação chuvosa, ES = Estação seca).

Ordem	Família	Morfótipo	Onça Morta		Abrigo do Pajé		Toca do Índio		Pedra do Descanso		Pedra do Leque		Gruta do Catirina		
			EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	
Amblypygi	Phrynidae	<i>Heterophrynus</i> sp.1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Araneidae	Araneidae sp.2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
	Ctenidae	Ctenidae sp.1	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Ctenidae	Ctenidae sp.2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Corinnidae	Corinnidae sp.1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
	Filistatidae	Filistatidae sp.1	-	-	-	-	2	-	6	8	-	-	6	5	
	Miturgidae	Miturgidae sp.1	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	
	Palpimanidae	Palpimanidae sp.1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Pholcidae	Pholcidae sp.1	5	7	-	-	-	1	-	-	6	2	4	3	
	Pholcidae	<i>Micropholcus</i> sp.2	3	11	-	-	-	1	-	-	6	-	-	-	
	Pholcidae	Pholcidae sp.3	1	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Pholcidae	Pholcidae sp.4	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Pholcidae	Pholcidae sp.5	-	-	-	-	-	1	-	-	-	5	-	-	
	Salticidae	Salticidae sp.1	5	3	-	6	4	-	1	-	-	4	5	2	
	Araneae	Scytodidae	<i>Scytodium</i> sp.1	6	14	-	-	-	3	1	1	4	7	1	1
		Sicariidae	<i>Sicarium</i> sp.1	9	4	-	1	2	-	3	2	1	-	1	1
Sicariidae		<i>Loxosceles</i> sp.2	4	1	1	-	-	1	1	-	3	13	-	-	
Sparassidae		Sparassidae sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Theraphosidae		Theraphosidae sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
Theridiidae		Theridiidae sp.1	-	7	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	
Theridiidae		Theridiidae sp.2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	
Uloboridae		Uloboridae sp.1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Uloboridae		Uloboridae sp.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	
Imaturo		Imaturo sp.1	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Ordem	Família	Morfótipo	Onça Morta		Abrigo do Pajé		Toca do Índio		Pedra do Descanso		Pedra do Leque		Gruta do Catirina	
			EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES
	Imaturo	Imaturo sp.2	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
	Imaturo	Imaturo sp.4	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	-	-
Blattodea	Blattidae	Blattidae sp.1	1	-	-	-	-	-	5	1	-	-	-	-
	Polyphagidae	Polyphagidae sp.4	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Coleoptera	Carabidae	Carabidae sp.1	1	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
	Carabidae	Carabidae sp.3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Tenebrionidae	Tenebrionidae sp.2	6	-	-	1	14	3	4	1	1	2	-	-
	Tenebrionidae	Tenebrionidae sp.7	-	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-
	Dermostidae	Dermostidae sp.4	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-
	Crysolmelidae	Crysolmelidae sp.5	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
	Anthribidae	Anthribidae sp.6	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
	Carabidae	Carabidae sp.10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
	Passalidae	Passalidae sp.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
	Elateridae	Elateridae sp.12	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.1	2	-	-	-	8	2	1	-	1	-	2	-
	Imaturo	Imaturo sp.2	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.3	-	-	-	-	5	10	1	1	-	-	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.4	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
	Imaturo	Imaturo sp.6	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-
Imaturo	Imaturo sp.7	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	
Dermaptera	Diplatyidae	Diplatyidae sp.1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diplura	Japygidae	Japygidae sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	1	-

Ordem	Família	Morfótipo	Onça Morta		Abrigo do Pajé		Toca do Índio		Pedra do Descanso		Pedra do Leque		Gruta do Catirina	
			EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES
Diptera	Drosophilidae	Drosophilidae sp.1	139	3	-	-	1	-	-	-	102	-	-	-
	Cecydomyiidae	Cecydomyiidae sp.2	4	14	-	-	-	-	2	-	3	-	1	-
	Asteiidae	Asteiidae sp.3	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
	Drosophilidae	Drosophilidae sp.4	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
	Drosophilidae	Drosophilidae sp.5	-	8	-	-	-	-	-	-	-	27	-	18
	Culicidae	Culicidae sp.6	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
	Psychodidae	Psychodidae sp.10	-	48	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-
	Therevidae	Therevidae sp.11	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Drosophilidae	Drosophilidae sp.12	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
	Drosophilidae	Drosophilidae sp.13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-
	Muscidae	Muscidae sp.14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-
	Imaturo	Imaturo sp.2	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.4	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Entomobryomorpha	-	Entomobryomorpha sp.1	4	2	-	-	-	-	7	-	-	-	5	-
	-	Entomobryomorpha sp.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Geophilomorpha	Geophilidae	Geophilidae sp.3	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Hemiptera	Schizopteridae	Schizopteridae sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-
	Cydnidae	Cydnidae sp.3	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-
	Cixiidae	Cixiidae sp.1	2	65	-	-	-	1	-	-	21	13	1	3
	Derbidae	Derbidae sp.4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.1	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hymenoptera	Megaspilidae	Megaspilidae sp.1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Megaspilidae	Megaspilidae sp.4	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
	Braconidae	Braconidae sp.2	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Ordem	Família	Morfótipo	Onça Morta		Abrigo do Pajé		Toca do Índio		Pedra do Descanso		Pedra do Leque		Gruta do Catirina	
			EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES
	Vespidae	Vespidae sp.3	-	-	-	-	4	-	-	-	2	-	-	-
	Apidae	Apidae sp.5	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
	Apidae	Apidae sp.7	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	
	Mutillidae	Mutillidae sp.6	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	
	Formicidae	<i>Solenopsis</i> sp.1	4	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	
	Formicidae	<i>Solenopsis</i> sp.2	7	12	-	-	-	9	3	1	-	5	3	
	Formicidae	<i>Crematogaster</i> sp.3	-	-	-	-	-	-	7	-	4	-	13	
	Formicidae	<i>Wasmania</i> sp.4	-	-	-	-	-	-	-	-	11	3	-	
	Formicidae	<i>Ochetomyrmex</i> sp.5	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	
	Formicidae	<i>Solenopsis</i> sp.6	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	
	Formicidae	<i>Cryptopone</i> sp.7	-	11	-	1	-	-	-	-	1	3	-	
	Formicidae	<i>Linepthea</i> sp.8	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	
	Formicidae	<i>Hypoponerinae</i> sp.9	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	
	Formicidae	<i>Crematogaster</i> sp.12	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	
	Formicidae	<i>Pheidole</i> sp.14	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	
	Formicidae	<i>Pheidole</i> sp.15	-	-	-	-	-	-	-	-	26	-	-	
	-	Isoptera sp.3	-	53	-	-	-	-	33	47	-	-	-	
Isoptera	Termitidae	Apicotermitinae sp.1	-	-	-	-	-	-	4	9	8	-	-	
	Termitidae	Nasutitermae sp.2	-	25	-	-	-	-	10	1	11	91	41	
	Argasidae	Argasidae sp.1	14	16	-	3	2	1	1	-	3	6	-	
Ixodida	Ixodidae	<i>Amblioma</i> sp.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	
	Tineidae	Tineidae sp.1	14	32	-	-	2	-	-	-	12	-	1	
	Tineidae	Tineidae sp.2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Lepidoptera	Tineidae	Tineidae sp.3	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	-	
	Noctuidae	Noctuidae sp.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	

Ordem	Família	Morfótipo	Onça Morta		Abrigo do Pajé		Toca do Índio		Pedra do Descanso		Pedra do Leque		Gruta do Catirina	
			EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES
	Hesperiidae	Hesperiidae sp.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
	Hesperiidae	Hesperiidae sp.6	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2
	Imaturo	Imaturo sp.1	4	-	-	-	1	-	-	-	1	-	1	-
Litobiomorpha	Henicopidae	Henicopidae sp.2	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-
Mesostigmatha	Macronyssidae	Macronyssidae sp.12	27	20	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
	-	Mesostigmatha sp.13	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Neuroptera	Myrmeleontidae	Myrmeleontidae sp.1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	1
	Imaturo	Imaturo sp.1	2	-	-	5	2	5	2	2	1	2	2	1
Opiliones	Cosmetidae	Cosmetidae sp.1	2	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.2	-	-	-	-	-	-	-	-	18	-	-	-
Orthoptera	Phalangopsidae	Phalangopsidae sp.1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
	Phalangopsidae	<i>Uvaroviela</i> sp.4	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Imaturo	Imaturo sp.5	-	5	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2
	Mogoplistidae	Mogoplistidae sp.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Pseudoescorpiones	Chernetidae	Chernetidae sp.1	11	12	-	1	-	1	-	1	1	2	-	-
	Olpiidae	Olpiidae sp.2	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-
Psocoptera	Psyllipsocidae	Psyllipsocidae sp.1	10	10	-	-	39	-	1	-	-	-	20	-
	Psyllipsocidae	Psyllipsocidae sp.2	49	-	1	-	12	-	-	-	2	12	-	-
	Liposcelididae	Liposcelididae sp.4	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Sarcoptiforme	-	Sarcoptiforme sp.3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	Sarcoptiforme sp.4	1	-	-	-	-	-	17	-	1	-	1	-
	-	Sarcoptiforme sp.7	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Schizomida	Hubbardiidae	Hubbardiidae sp.1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Spirostreptida	Spirostreptidae	Spirostreptidae sp.1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-
Symphyleona	Dicyrtomidae	Dicyrtomidae sp.2	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-

Ordem	Família	Morfótipo	Onça Morta		Abrigo do Pajé		Toca do Índio		Pedra do Descanso		Pedra do Leque		Gruta do Catirina	
			EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES	EC	ES
	-	Trombidiforme sp.2	2	-	-	-	15	-	-	-	1	-	-	-
	-	Trombidiforme sp.6	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Trombidiforme	Bdellidae	Bdellidae sp.5	-	-	-	-	1	-	14	-	-	-	18	-
	Iolinidae	Iolinidae sp.14	1	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Eupodidae	<i>Linopodes sp.5</i>	-	-	-	-	18	-	5	-	-	-	-	-
Thysanoptera	-	Thysanoptera sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Zygentoma	Lepismatidae	Lepismatidae sp.1	1	-	1	-	-	-	7	1	3	-	2	-
-	-	Clitellata sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-

Não foi observada correlação entre a distância geográfica e similaridade de invertebrados para as cavernas do PARNA Sete Cidades ($R_{\text{MANTEL}} = 0,179$, $p = 0,658$). Ou seja, a proximidade entre as cavidades da área de estudo não é fator determinante para a composição de espécies observada nestes ambientes subterrâneos. Em relação às estações de amostragem, não foram observadas diferenças no número de espécies entre as cavernas ($p = 0,171$), porém, a composição difere entre as estações chuvosa e seca (Figura 2A). Tais diferenças na composição foram determinadas principalmente pela substituição de espécies (Figura 2B).

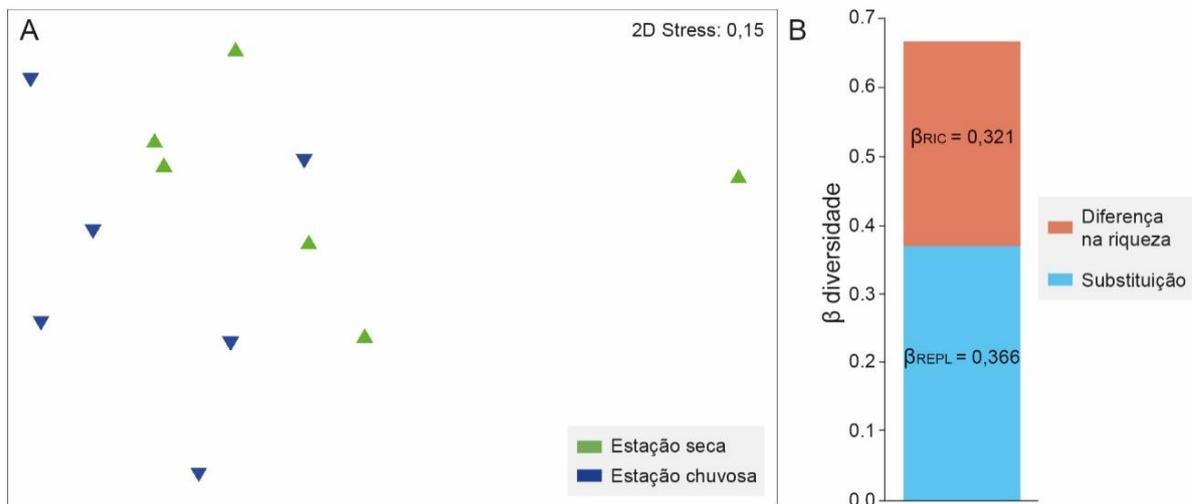


Figura 2. (A) Escalonamento multidimensional (MDS) baseado no índice de Bray-Curtis da composição de espécies entre as estações de coleta (seca e chuvosa). Cada triângulo representa uma caverna (unidade amostral). (B) Partição da diversidade beta utilizando índice de Jaccard mostrando os parâmetros de substituição (β_{REPL}) e diferença na riqueza (β_{RIC})

Dentre as variáveis contínuas, projeção horizontal apresenta autocorrelação aos demais preditores (Figura 3). Portanto, as variáveis altura da entrada e distância da cavidade à estrada mais próxima foram selecionadas aos modelos. Nos modelos relacionados à riqueza, composição de espécies e diversidade beta (substituição de espécies - β_{REPL}), nenhum preditor contribuiu significativamente para diferenciar as cavidades (todos com $p > 0,050$).

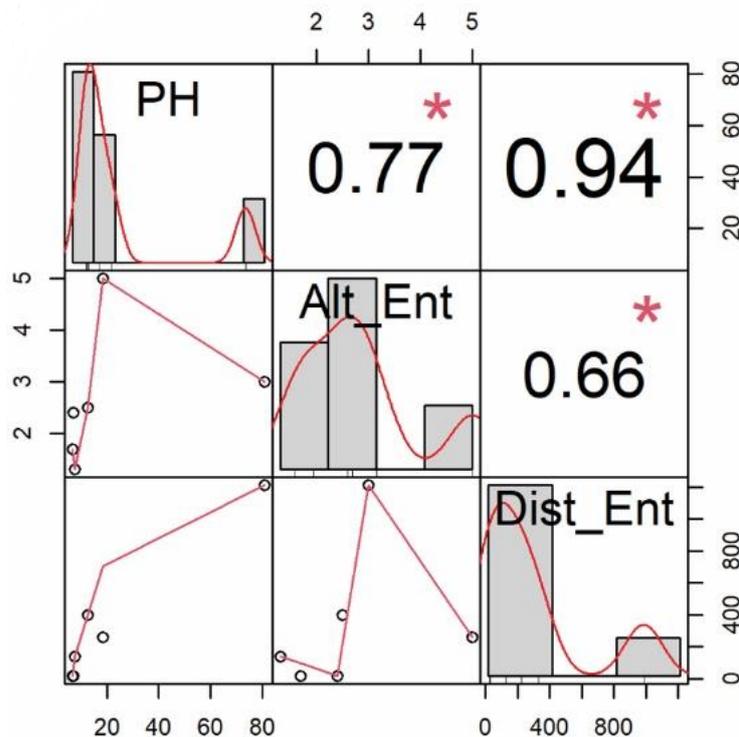


Figura 3. Correlação entre as variáveis contínuas (correlação de *Spearman*). As variáveis foram consideradas como auto correlacionadas quando $\rho > 0,70$. Os asteriscos vermelhos (*) indicam correlações significativas ($p < 0,05$). (PH = projeção horizontal, Alt_Ent = Altura da entrada e Dist_Ent = Distância da cavidade à estrada mais próxima).

Discussão

A hipótese de estudo foi parcialmente corroborada, pois somente a composição de espécies foi alterada pela sazonalidade. Alguns estudos mostram que conforme alteram as estações, a fauna de artrópodes também se modifica (Araújo et al., 2010; Bento et al., 2016; Vasconcellos et al., 2010). Algumas espécies podem coexistir em condições onde as alterações sazonais são mais amenas, porém apenas espécies mais resistentes são capazes de se manter quando há diferenças abruptas (Tokin et al., 2017). Essas modificações sazonais podem estar atreladas à diferença de disponibilidade de recurso presente no ambiente (Araújo et al., 2010; Tokin et al., 2017). Em épocas secas os recursos são mais escassos, em contrapartida durante as estações chuvosas existem uma maior disponibilidade de recurso favorecendo a manutenção das comunidades (Bento et al., 2016; Tokin et al., 2017). Além da disponibilidade de recurso, o aumento da presença de água períodos contribui para o aumento da diversidade da fauna (Simões et al., 2015).

A diferença na composição nas comunidades entre as estações de amostragem resultam da substituição de espécies. Tokin e colaboradores (2017) demonstram que alterações sazonais na composição de espécies podem estar ligados ao ciclo de vida dos organismos, quando cada fase se relaciona a diferentes ambientes e/ou ecossistemas. De fato, não foram observados *taxa* restritos às cavidades no PARNA Sete Cidades. Desta forma, provavelmente as comunidades cavernícolas presentes compreendem subpopulações daquelas espécies presentes em ecossistemas superficiais. Assim, tais comunidades se alteram entre as estações em parcimônia às modificações que ocorrem na paisagem externa. A pequena dimensão dos habitats cavernícolas, amplas entradas e contínua influência do clima de superfície corroboram esta influência externa nas comunidades, favorecendo o processo de substituição de espécies ao longo das estações.

Este estudo mostrou que sazonalidade influencia a composição da fauna cavernícola do PARNA Sete Cidades. Essa composição varia de acordo com a sazonalidade, mostrando a dependência distinta de cada organismos para determinadas estações. Observa-se também que nenhum dos outros preditores avaliados (projeção horizontal, altura da entrada e distância da entrada da cavidade) foram significativos para a amostragem das coletas. As diferenças na fauna de invertebrados durante as diferentes estações do ano reforçam a necessidade de estudos que amostram, durante pelo menos duas estações diferentes. Além disto este estudo serve para atualização do plano de manejo do parque, trazendo algumas informações sobre as cavidades presentes, visto que o mesmo se encontra desatualizado e carente de informações espeleológicas (IBDF, 1979).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADIS, Joachim et al., 2002 Amazonian arachnida and myriapoda. Pensoft.

ANA, 2019. Agência Nacional das Águas, plataforma HIDROWEB v3.2.6. Disponível em: <<http://www.snirh.gov.br/hidroweb>>. Acessado em 26 nov. 2021.

Anderson, M. J., Gorley, R. N., & Clarke, K. R., 2008. PERMANOVA for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. Plymouth: Primer-E.

Araújo, V. F. P.; Bandeira, A. G.; Vasconcellos, A., 2010. Abundance and stratification of soil macroarthropods in a Caatinga Forest in Northeast Brazil. Brazilian 63volut of biology, v. 70, p. 737-746.

- Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernandez, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., de Souza, J. L. P., & Solar, R., 2015. Chaves para as subfamílias e gêneros de formigas do Brasil. Guia para os gêneros de formigas do Brasil. INPA, Manaus, BR, 52-104.
- Begon, Michael, Colin R. Townsend, and John L. Harper., 2007 Ecologia: de indivíduos a ecossistemas. Artmed Editora.
- Bento, D. M., Ferreira, R.L., Prous, X., Souza-Silva, M., Bellini, B.C. & Vasconcellos, A., 2016. Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies*, 78, 61–71.
- Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC, Fortelius M, Borges PAV, Podani J, Schmera D., 2014. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography* 41: 749–761.
- Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC, 2015. BAT – Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 232–236.
- Carvalho JC, Cardoso P, Borges PAV, Schmera D, Podani J., 2013). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122: 825–834.
- Cavalcante, Luis Carlos Duarte, 2013. Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil: biodiversidade, arqueologia e conservação de arte rupestre. *Mneme-revista de humanidades*, v. 14, n. 32.
- Culver, David C.; Pipan, Tanja, 2019. *The biology of caves and 64volu subterranean habitats*. 2^a ed. Oxford University Press.
- Culver D.C. & Wilkens H., 2000. Critical review of relevant theories of the 64volution of subterranean animals. In: Wilkens, H.; D.C. Culver e W.F. Humphreys (Eds.) *Ecosystems of the World Vol30: Subterranean Ecosystems*. Elsevier Press, Amsterdam, p. 381-397.
- Dos Santos, F. D. A., 2018. Análise integrada da paisagem em trabalho de campo no Parque Nacional de Sete Cidades (PI). *Geografia (Londrina)*, 27(1), 103-119.

- Howarth, F. G., 1983. Ecology of cave arthropods. *Annual Review of Entomology*, v. 28, p. 365-389. Invertebrate Assemblage Structure from the Entrance to Deep-Cave Zone of a Temperate Marble Cave. *Int J Speleol.* 42: 203–14.
- Goulet, Henri; Huber, John T., 1993 *Hymenoptera of the world: and identification guide to families.*
- Ferreira, R. L., & Martins, R. P., 1998. Diversity and distribution of spiders associated with bat guano piles in Morrinho cave (Bahia State, Brazil). *Diversity and distributions*, 269 235-241.
- Ferreira, R. L., & Silva, M. S., 2001. Biodiversity under rocks: the role of microhabitats in structuring invertebrate communities in Brazilian outcrops. *Biodiversity & Conservation*, 10(7), 1171-1183.
- Ferreira, R. L., 2004 A medida da complexidade ecológica e suas aplicações na conservação e manejo de ecossistemas subterrâneos. 81f. Tese de doutorado, UFMG, Belo Horizonte.
- Ferreira W. R., Hepp L. U., Ligeiro R., Macedo D. R., Hughes R. M., Kaufmann P. R., & Callisto M., 2017 - Partitioning taxonomic diversity of aquatic insect assemblages and functional feeding groups in neotropical savanna headwater streams. *Ecological indicators*, 72: 365-373.
- Furey, Neil M.; Racey, Paul A., 2016. Conservation ecology of cave bats. In: *Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world.* Springer, Cham. p. 463-500.
- Goulet, Henri; Huber, John T., 1993 *Hymenoptera of the world: and identification guide to families.*
- Holsinger, J. R., & Culver, D. C. (1988). The invertebrate cave fauna of virginia and a part of eastern tennessee-zoogeography and ecology. *Brimleyana*, (14), 1-162.
- IBDF, 1979. Ministério da Agricultura. Fundação Brasileira para Conservação da Natureza. Plano de manejo do Parque Nacional de Sete Cidades. Brasília: IBDF.
- Lunghi, Enrico; Manenti, Raoul; Ficetola, Gentile Francesco, 2017. Cave features, seasonality and subterranean distribution of non-obligate cave dwellers. *PeerJ*, v. 5, p. e3169.

- Machado, A. B. M.; Drummond, G. M.; Paglia, A. P. (eds.), 2008. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção. 1. ed. Brasília, DF: MMA (Biodiversidade 19), 2 volumes.
- Mammola S. & Isaia M., 2018 - Cave Communities and Species Interactions. In *Cave Ecology*, pp. 255-267. Springer, Cham.
- MMA, Ministério de Meio Ambiente, 2009, Instrução Normativa Nu 02, de 20 de agosto de 2009. Diário Oficial da República Federativa do Brasil, Brasil.
- Oliver, Ian; Beattie, Andrew J., 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation biology*, v. 10, n. 1, p. 99-109.
- Pacheco, Gabrielle Sm Al., 2020. The Role of microhabitats in structuring cave invertebrate communities in Guatemala. *International Journal of Speleology*, v. 49, n. 2, p. 8.
- Pellegrini, T., Sales Lp, Aguiar P, Lopes Ferreira R., 2016. Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. *Subterr Biol.* 18:17-38.
- R Core Team., 2019. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rafael, J. A.; Melo, G. A. R, De Carvalho CJB, Casari AS, Constantino R, 2012. *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Romero, A., 2009. Cave conservation and management. In *Cave Biology: Life in Darkness*. 458 Ecology, Biodiversity and Conservation, pp. 182-208. Cambridge: Cambridge University Press. 459.
- Simões, M. H., Souza-Silva, M., Ferreira, R. L., 2015. Cave physical attributes 384 influencing the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. 385 *Subterranean Biology*. 16: 103-121. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.16.5470>
- Souza-Silva, M., Cerqueira, R. F. V., Pellegrini, T. G., & Ferreira, R. L., 2021. Habitat selection of cave-restricted fauna in a new hotspot of subterranean biodiversity in Neotropics. *Biodiversity and Conservation*, 1-28.
- Tobin B. W., Hutchins B. T. & Schwartz B. F., 2013 - Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of atemperate marble cave. *International Journal of Speleology*, 42(3): 203-214.

Tonkin, J. D., Bogan, M. T., Bonada, N., Rios-Touma, B., & Lytle, D. A. 2017. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology*, 98(5), 1201-1216.

Vasconcellos, A., Andreazze, R., Almeida, A. M., Araujo, H. F., Oliveira, E. S., & Oliveira, U. 2010. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54, 471-476.

Zajac, Roman N., Joseph M. Vozarik, and Brittney R. Gibbons. "Spatial and temporal patterns in macrofaunal diversity components relative to sea floor landscape structure." *PLoS One* 8.6 (2013): e65823.