



ANA CAROLINA DE OLIVEIRA SILVA

**SELEÇÃO DE MICROHABITATS POR *PSEUDOCHTHONIUS* SPP., (ARACHNIDA:
PSEUDOSCORPIONES) EM HABITAT SUBTERRÂNEO SUPERFICIAL
TROPICAL**

LAVRAS – MG

2022

ANA CAROLINA DE OLIVEIRA SILVA

**SELEÇÃO DE MICROHABITATS POR *PSEUDOCHTHONIUS* SPP., (ARACHNIDA:
PSEUDOSCORPIONES) EM HABITAT SUBTERRÂNEO SUPERFICIAL
TROPICAL**

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

Prof. Dr. Marconi Souza Silva

Orientador

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira

Coorientador

LAVRAS – MG

2022

ANA CAROLINA DE OLIVEIRA SILVA

**SELEÇÃO DE MICROHABITATS POR *PSEUDOCHTHONIUS* SPP., (ARACHNIDA:
PSEUDOSCORPIONES) EM HABITAT SUBTERRÂNEO SUPERFICIAL
TROPICAL**

**SELECTION OF MICROHABITATS BY *PSEUDOCHTHONIUS* SPP.,
(ARACHNIDA: PSEUDOSCORPIONES) IN TROPICAL SUPERFICIAL
SUBTERRANEAN HABITAT**

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

APROVADA em 13 de julho de 2022

Dr. Marconi Souza Silva UFLA

Dra. Thais Giovannini Pellegrini BioEspeleo

MsC. Laís Furtado Oliveira UFLA

Prof. Dr. Marconi Souza Silva

Orientador

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira

Coorientador

LAVRAS – MG

2022

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, à Deus, que me sustentou durante os anos de graduação, não me deixando desanimar diante das adversidades, e me ajudou a realizar o sonho de me tornar uma bióloga.

À Universidade Federal de Lavras, em especial ao Centro de Estudos em Biologia Subterrânea por conceder experiências inesquecíveis durante o curso de graduação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio na concessão de bolsas de iniciação científica.

Aos meus pais que deram apoio e suporte, sempre incentivando a seguir meus sonhos e a dar o meu melhor nos estudos.

Aos professores Dr. Marconi e Dr. Rodrigo, que foram meus orientadores, pelas correções e ensinamentos que me permitiram apresentar um melhor desempenho no processo de estágios e produção do trabalho final.

Aos meus colegas de curso, que desde o início se mostraram unidos independente das diferenças entre si e, em especial aos meus colegas de laboratório, Gilson, Vaca (Rafael) e Balão (Guilherme) que me ajudaram com vários relatórios, análises e identificação dos pseudoescorpiões.

RESUMO

Fatores que determinam os padrões de distribuição e abundância de *Pseudochthonius* sp. no habitat subterrâneo superficial (HSS) ainda são pouco compreendidos. Com isso, neste estudo foi avaliada como se dá a distribuição e a abundância destes pseudoescorpiões com e sem traços troglomórficos, coletados no HSS, na região do carste de Pains – MG. Foram feitas análises com base na profundidade do solo, temperatura e estação do ano (seca e chuva) que poderiam afetar a distribuição e riqueza destes organismos. Além disso, foi realizada a análise de marginalidade de nicho (OMI), que possibilitou verificar que há uma leve sobreposição do nicho nos dois morfótipos, de modo que o maior número de indivíduos encontrados corresponde a espécie de *Pseudochthonius* troglomórficos e estão associados às camadas mais profundas do HSS, estas climaticamente mais estáveis. Mas, com influência do aumento da pluviosidade e da umidade, essa distribuição pode ser afetada de forma que os *Pseudochthonius* sp. troglomórficos subam para os estratos medianos, deixando assim as camadas mais profundas do habitat subterrâneo superficial. Por fim, o HSS desempenha um papel importante, podendo ser um refúgio climático para a comunidade de Pseudoscorpiones em um cenário de aquecimento global.

Palavras-Chave: Fauna subterrânea, habitat subterrâneo superficial, troglomorfismo

ABSTRACT

The factors that determine the distribution and abundance patterns of *Pseudochthonius* sp. in the surface subterranean habitat (HSS) are not well-understood. Therefore, this study evaluated the distribution and abundance of these pseudoscorpions with and without troglomorphic traits, collected in the HSS of the karst region of Pains - MG. Analyzes were made based on soil depth, temperature, and season of the year (dry and rain) that could affect the distribution and richness of these organisms. In addition, the OMI analysis was carried out, which made it possible to verify that there is a slight overlap of the niche of the morphotypes, so that the major number of found individuals are troglomorphic *Pseudochthonius* species and they are associated with the deeper layers of this SSH, which are climatically more stable. However, with the influence of rainfall and humidity in the SSH, this distribution can be affected in such a way that troglomorphic *Pseudochthonius* sp. ascend to the median strata, leaving the deeper layers of the SSH. Finally, the SSH plays an important role, being able to be a climate refuge for a community of Pseudoscorpiones in a global warming scenario.

Keywords

Subterranean fauna, habitat subterranean superficial, troglomorphism

SUMÁRIO

1. Introdução	8
2. Materiais e Métodos	9
2.1 Área de estudo.....	9
2.2 Amostragem de Pseudoscorpiones	10
2.3 Triagem e identificação dos Pseudoscorpiones	12
2.4 Amostragem de dados abióticos junto às armadilhas	13
2.5 Amostragem de dados abióticos na região de estudo	13
2.6 Análises de dados	13
3. Resultados.....	15
3.1 Regime de temperatura e características	15
3.2 Diversidade e distribuição de Pseudoscorpiones	15
4. Discussão.....	21
Referências	23

INTRODUÇÃO

Ao redor do mundo, há uma ampla diversidade de habitats subterrâneos com distintas características e que abrigam uma fauna peculiar influenciada tanto pela maior estabilidade climática quanto pela ausência de luminosidade (Fišer, Pipan, Culver 2014). Alguns desses habitats são representados por espaços intersticiais no solo, fissuras em blocos rochosos e até mesmo cavernas típicas (Culver and Pipan 2013; Lunghi, Manenti 2020).

Os Habitats Subterrâneos Superficiais (HSS), são alguns desses exemplos, e representam uma região de transição entre a superfície do solo e a rocha matriz incluindo espaços em tubos de lava e serrapilheira até as fissuras encontradas nas rochas mais profundas (Culver and Pipan 2008; Culver and Pipan 2009B). São características desses ambientes: ausência de luz, dependência do meio externo para o aporte de matéria orgânica, menor estabilidade térmica quando comparado com uma caverna típica, embora com sazonalidade menos acentuada que o meio epígeo (acima do solo), além da presença tanto de fauna predominantemente subterrânea, quanto de superfície (Pipan 2010).

Existem diversas classificações e formações de HSS, e em regiões cársticas tropicais elas consistem em um conjunto de espaços entre fragmentos de rochas, cobertos pelo solo e que são formados principalmente pelo intemperismo das rochas (Růžička 1993; Hernando et al. 1999; Růžička et al. 2012; Ortuño et al. 2013; Ledesma et al. 2020). Essas formações podem ser chamadas de ecótonos quando estão em zonas de transição entre sistemas ecológicos (subterrâneo e epígeo ou caverna e solo) (Holland and Risser 1991; Vaz-de-Mello 2005). Essas singularidades conferem ao HSS a característica de corredor biológico subterrâneo e, também de refúgio climático para algumas espécies em situações adversas de clima, tendo a sua importância reforçada na perspectiva de conservação (Růžička 1993; Hernando et al. 1999; Růžička et al. 2012; Ortuño et al. 2013; Ledesma et al. 2020).

Esses habitats selecionam organismos com características distintas tais como: tamanho corporal reduzido, estruturas visuais reduzidas ou ausentes, hábito generalista e tolerância à elevada umidade (Cullingford 1962; Bichuette, Trajano 2003). Uma vez que o HSS é adequado para a sobrevivência de organismos troglomórficos e não troglomórficos muitas espécies são compartilhadas com as cavernas quando estes dois habitats se encontram adjacentes (Mammola et al. 2016). Isso devido à estabilidade dos parâmetros ambientais, como temperatura e umidade, em partes profundas das cavernas ao longo do ano (Cerqueira 2018).

Em contrapartida, nas regiões próximas de entradas a temperatura e umidade estão sujeitas a maiores variações, devido a maior influência do meio externo. Portanto, quanto mais superficiais as camadas do HSS, maiores são as variações climáticas, uma vez que sofrem maior influência do meio epígeo. Deste modo, camadas mais profundas tendem a ser climaticamente mais estáveis podendo então serem comparadas com as partes profundas e isoladas das cavernas.

Com isso, as condições microclimáticas têm sido consideradas fatores importantes. Elas afetam a migração vertical de invertebrados da superfície para habitats de HSS mais profundos e estáveis. Resultando assim na formação de padrões de comunidade específicos ao longo de um gradiente de profundidade (Bellés 1991; Culver and Pipan 2010; Ledesma 2020). Dessa forma, espécies subterrâneas especializadas, como as espécies troglóbias, são frequentemente distribuídas de forma desigual no espaço e no tempo (Culver, Sket 2002; Mammola et al. 2021).

As espécies troglóbias, quando comparadas às espécies epígeas, são consideradas extremamente vulneráveis aos processos de extinção decorrentes dos impactos ambientais de origem antrópica. O que se deve ao elevado nível de especializações ao ambiente subterrâneo, à distribuição geográfica muitas vezes restrita e ao tamanho reduzido de suas populações (Poulson and White 1969). Geralmente, essas espécies possuem um baixo metabolismo e pequeno número de descendentes (Mammola et al. 2021).

Os pseudoescorpiões do gênero *Pseudochthonius*, possuem representantes troglomórficos que têm como adaptações mais comuns a redução dos olhos e a despigmentação cutânea da melanina (Christiansen 2012). Além do alongamento dos apêndices, que é fundamental para orientação, defesa e predação em um habitat com ausência de luz (Chamberlin e Malcolm 1960; Christiansen 2012). Já os *Pseudochthonius* não troglomórficos possuem olhos pequenos ou manchas oculares e não têm o alongamento de apêndices.

A falta de conhecimento deste ecótono pode ser devido às dificuldades técnicas envolvidas na amostragem desses ambientes subterrâneos, como por exemplo difícil acesso às regiões (Ficetola, Canedoli, Stoch 2019; Mammola et al. 2019; Eusébio 2021). Os estudos de HSS com foco em distribuição de espécies cavernícolas, são escassos quando comparados com estudos direcionados apenas às cavernas (Eusébio et al. 2021). A maioria dos estudos sobre a fauna de invertebrados do HSS têm sido realizados na Europa, faltando então estudos em regiões de clima tropical.

Com isso, os objetivos deste estudo foram: (1) descrever a distribuição vertical de dois morfótipos de *Pseudochthonius*, sendo um troglomórfico e outro não troglomórfico, (2) observar a influência das variáveis ambientais (profundidade, pH, média da umidade epígea (máxima e mínima), média da temperatura do HSS (máxima e mínima), macro e microporosidade do solo e pluviosidade) na distribuição e/ou abundância dos dois morfótipos, e (3) avaliar níveis de sobreposição de nicho entre os morfótipos de *Pseudochthonius* troglomórficos e não troglomórficos.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido no município de Pains (20° 22' 14" S; 45° 39' 41" W), centro-oeste do estado de Minas Gerais. A região tem um clima Cwa, segundo a classificação de Köpen, com verões úmidos e invernos secos (Zampaulo 2010). A temperatura média anual é de 20,7 °C, com máximas de 28,5 °C e mínimas de 14,6 °C. Já a umidade relativa fica em torno de 80% (Timo 2022). Como o município está inserido no bioma Cerrado, a cobertura vegetal do carste é composta por mosaico fitofisionômico apresentando áreas florestadas e áreas abertas (Melo, Lombardi, Salino, Carvalho 2013).

A região está na porção sul do Grupo Bambuí (Teixeira-Silva et al. 2013) e apresenta paisagem constituída de maciços isolados e corredores de diaclases, separados por um relevo aplainado com a presença de dolinas, uvalas, sumidouros, surgências, vales cegos e um endocarste altamente desenvolvido (Timo 2022). A geologia da região coopera para a formação dos domínios espeleogenéticos devido às suas características geológicas exercerem controle sobre a espeleogênese da região (Teixeira-Silva et al. 2013).

Além de a região possuir altos índices de desmatamento e fragmentação de paisagem devido às extensas atividades minerárias e agropecuárias, ela está inserida em uma região de transição entre dois hotspots de biodiversidade, que é o Cerrado e a Mata Atlântica (Lopes Ferreira, Gabriel Pereira, Antônio Castro-Souza 2020).

Amostragem de Pseudoscorpiones

Para avaliar a distribuição espacial e temporal de Pseudoscorpiones no HSS foram avaliadas amostras oriundas de armadilhas adaptadas de Schlick-Steiner and Steiner (2000), instaladas em buracos cavados no solo (Figura 1). Para tal, foram selecionados três locais próximos a paredões rochosos e com cavernas (caverna Brega, caverna Angá dos Negros e caverna Loca d'água) em áreas de mata e pastagem (Figura 2). As armadilhas em cada local estavam em triplicata e equidistantes 30 cm entre si.

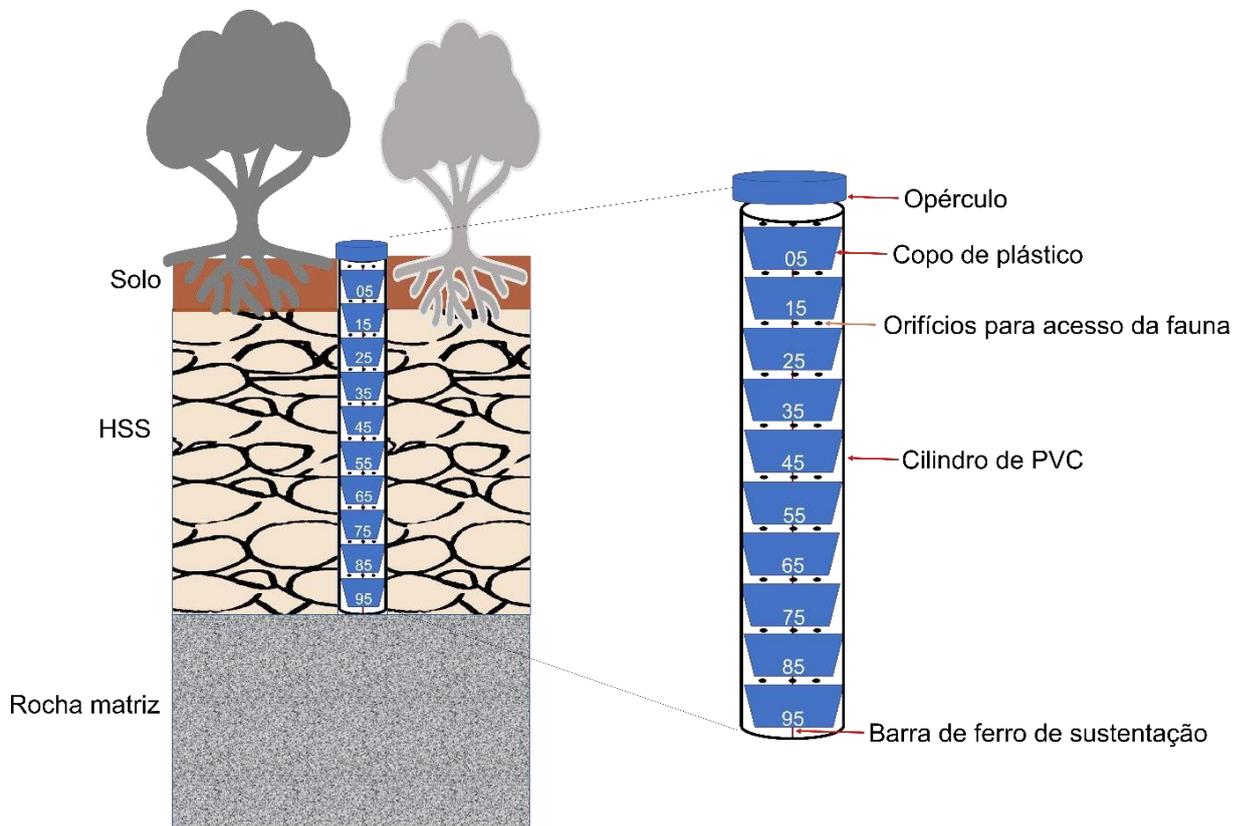


Figura 1. Modelo de armadilha adaptada de Schlick-Steiner (2000), mostrando os diferentes níveis de profundidade e a forma de inserção da armadilha no HSS.

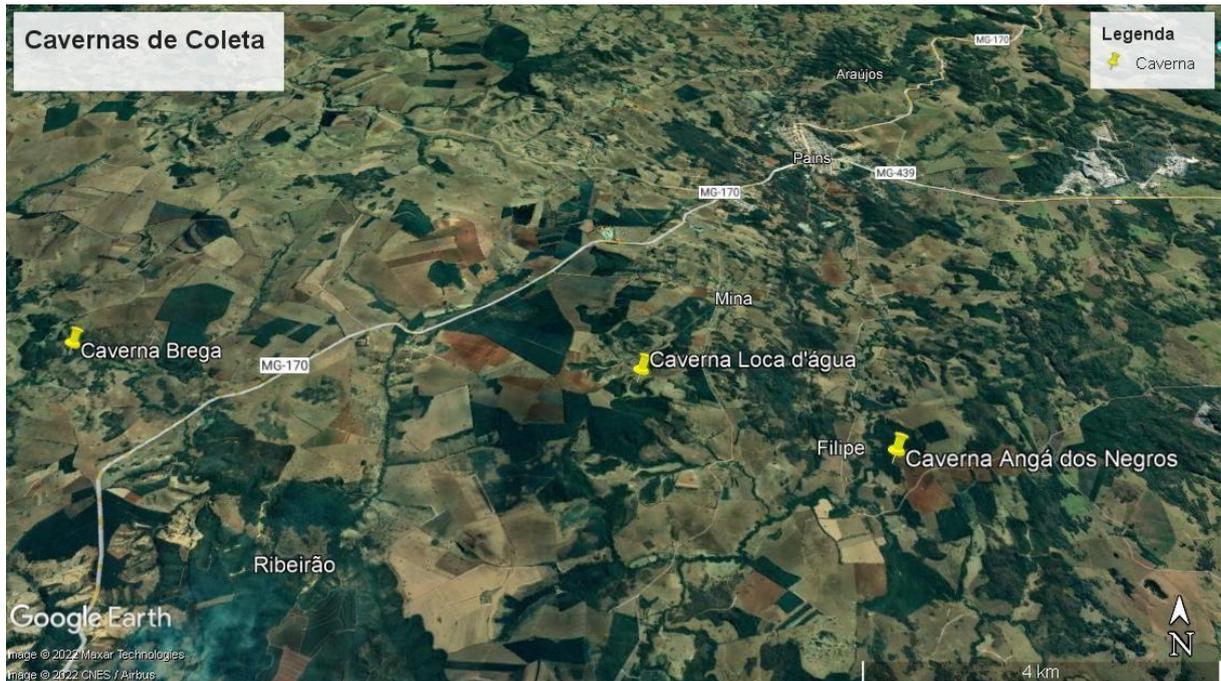


Figura 2. Mapa da área de estudo mostrando a localização das cavernas Brega, Loca d'água e Angá dos Negros. As regiões de HSS em que as armadilhas foram instaladas são em torno dessas cavidades.

Cada armadilha consistiu em um cilindro de PVC de 110 cm de comprimento e 10 cm de diâmetro, o qual contém aberturas laterais de 8 mm, além de um sistema removível de potes plásticos (volume 300 ml) conectados por um eixo metálico central, de maneira que os próprios potes isolem um estrato de outro (Figura 1). Os potes plásticos são preenchidos com uma solução de formaldeído 4%, os quais permitem a coleta e fixação dos invertebrados em 10 níveis de profundidade (05, 15, 25, 35, 45, 55, 65, 75, 85 e 95 cm) (Rendoš, Mock, Jászay 2012). Durante a instalação das armadilhas em cada conjunto, foi cavada uma trincheira de 1,5 metro de comprimento, 0,5 metro de largura e 1,10 metros de profundidade. O solo e rochas removidos durante a escavação foram armazenados em uma lona obedecendo ao perfil estratigráfico do solo. Durante o posterior sepultamento das armadilhas, o mesmo perfil foi obedecido, de forma que a estrutura original do solo seja mantida de maneira próxima ao original. Após a coleta de amostras e sepultamento das armadilhas, cada conjunto foi devidamente coberto com o próprio solo do local, mantendo características superficiais próximas às observadas no local (Rendoš et al. 2016).

Os potes plásticos foram verificados mensalmente no período de julho de 2020 a julho de 2021. Em cada coleta, os organismos foram coletados e cada recipiente foi novamente completado com solução de formaldeído 4% (Figura 3).



Figura 3. Armadilhas de coleta de fauna de HSS em processo de instalação, em Pains: (A) buraco escavado para conter as armadilhas; (B) Armadilhas posicionadas; (C) Sepultamento das armadilhas; (D) Local externo onde estão as armadilhas recomposto com serapilheira; (E) remoção da serapilheira para acessar as armadilhas; (F, G) remoção dos potes de coleta para retirada dos espécimes coletados.

Triagem e identificação dos Pseudoscorpiones

Em laboratório, com o auxílio de um estereomicroscópio os espécimes de Pseudoscorpiones foram contabilizados e agrupados em morfótipos. Levou-se em consideração características importantes para a definição de troglomorfismos neste grupo, sendo elas: alongamento de apêndices fundamentais para defesa, redução ou ausência de olhos e despigmentação (Harvey 1992) (Figura 4).



Figura 4. Indivíduo de *Pseudochthonius* sp. não troglomórfico, olhos em destaque nos círculos vermelhos (A) e indivíduo troglomórfico (B).

Amostragem de dados abióticos do HSS

A temperatura foi medida continuamente em um ciclo de quatro horas durante todo o período de estudo.

Foram retiradas amostras do solo antes do sepultamento das armadilhas, no local escolhido de acordo com os 10 níveis de profundidade. Foram, então, feitas as análises de solo correspondentes ao pH, macronutrientes e micronutrientes. As amostras foram analisadas no Departamento de Ciência do Solo, da Universidade Federal de Lavras (Aguenta Sol, Lavras – MG, 37200-000).

Amostragem de dados abióticos na região de estudo

Para o valor de precipitação geral, foi utilizada uma planilha gerada pelo Instituto Nacional de Meteorologia – INMET – referente à cidade de Formiga, que é a cidade mais próxima da região de Pains. Após isso, foi possível identificar o período de chuva e o período de seca da região (INMET 2022, < <https://tempo.inmet.gov.br/TabelaEstacoes/A001#> >).

Análises de Dados

A abundância das duas categorias de pseudoescorpiões foi determinada através da contagem do número de indivíduos encontrados em cada morfótipo.

Com relação aos dados obtidos após a medição de temperatura durante o período de estudo, foram calculadas médias mensais desses valores para que as análises pudessem ser feitas.

A similaridade na distribuição da abundância dos dois morfótipos de *Pseudochthonius* sp., entre as diferentes áreas e distintas profundidades foi avaliada através do índice de Bray-Curtis. O escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) foi realizado para visualizar as diferenças temporais e espaciais na similaridade das espécies de *Pseudochthonius* sp. em todas as áreas amostrais e profundidades. O Anosim (análise de similaridade) é um teste de hipóteses não paramétricas para testar diferenças de grupos de amostras semelhantes, com ranqueamento de dados (Sommerfield, Clarke, Gorley 2021). E, foi utilizado para observar se há diferença entre as variáveis profundidade, local, período, mês e ano e qual foi essa diferença.

A fim de verificar se houve diferenças significativas entre as variáveis ambientais profundidade, pH, macroporosidade, microporosidade, pluviosidade, umidade, temperatura da armadilha e temperatura externa foi feito o DistLM (modelo linear baseado em distância), usando o critério de seleção AICc (Anderson, Gorley, Clarke 2008).

Uma análise de GLM (regressão linear múltipla) foi utilizada a fim de avaliar as relações entre a abundância, a profundidade e o uso do solo para os dois morfótipos de *Pseudochthonius* encontrados (Venables, Ripley 2002). Essa análise foi feita utilizando o RStudio com a família binomial negativa, e com auxílio da função dredge, que indicou o melhor modelo de acordo com o critério AICc. Logo após a overdispersion foi testada para avaliar se houve sobredispersão dos dados (Venables, Ripley 2002).

Para verificar os valores das variáveis abióticas (média da temperatura da armadilha, média da temperatura máxima e mínima do epígeo, média da umidade máxima e mínima também do epígeo e média de chuva externa) de acordo com períodos de seca e chuva foi feito um teste de média com o Kruskal-Wallis (Johnson 2022). Para todas as análises foi considerado um nível de significância com $p < 0,05$.

Para avaliar a seleção de habitat diferenciada pelas espécies de Pseudoscorpiones, foi realizada uma abordagem multivariada baseada no conceito de nicho. Utilizamos a Análise de Marginalidade de Nicho (“Outlying Mean Index” - OMI), a qual mede a distância entre o valor médio das variáveis usadas por cada espécie e os valores médios disponíveis para cada condição ambiental, incluindo as características físicas e microclimáticas da área total amostrada (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000). Em seguida, a análise de OMI traça o nicho de cada espécie em relação a uma espécie de referência, que é a mais tolerante à condição geral do habitat. A análise OMI serve bem para forças motrizes fortes, como gradientes ambientais. Neste estudo, o gradiente foi representado pelos fatores ambientais que mudam ao longo do tempo e espaço. Os resultados apresentados fornecem a variabilidade de cada espécie analisada em quatro componentes: I) Inércia - estima a influência das variáveis ambientais na separação do nicho; II) OMI - índice de marginalidade (distância de cada espécie de uma distribuição uniforme), os menores valores determinam as espécies mais generalistas; III) TOL - índice de tolerância ou amplitude de nicho (largura do nicho); e IV) RTOL - tolerância residual (determina a confiabilidade do nicho determinado, através da representação da variação da largura do nicho não relacionada às variáveis ambientais medidas).

Para executar as análises de OMI, primeiramente verificamos a correlação das variáveis ambientais pelo método de Spearman através do pacote “Performance Analytics” (Shumway

and Stoffer 2006). Em seguida, foram resumidos os padrões de covariação entre as características físicas e microclimáticas realizando uma análise de componentes principais (PCA). Em seguida, o nicho de cada um dos dois morfótipos selecionados foi calculado e plotado no nicho ambiental. Essas análises foram realizadas no programa R (R Development Core Team 2020) utilizando o pacote “ADE4” (Dray and Dufour 2007). O teste de Monte Carlo com 9999 permutações foi usado para avaliar a significância da marginalidade de nicho e a marginalidade média de cada espécie (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000). As variáveis utilizadas para esta análise foram: uso do local, pluviosidade, pH e profundidade.

RESULTADOS

Regime de temperatura

Durante o período de coleta, a média da temperatura máxima externa (da região) registrada pelo Instituto de Meteorologia foi de 22 °C (sd = ± 2,33) e a média mínima foi de 20 °C (sd = ± 2,49). Já com relação a temperatura das armadilhas, elas flutuaram entre 15 °C e 24 °C, sendo o menor valor registrado na profundidade de 15 cm e o maior valor na profundidade de 5 cm. Os níveis de maior oscilação foram registrados nos pontos de profundidade 5 cm e 15 cm, os quais sofreram variação de 15 °C a 23,9 °C. A variação seguiu a dinâmica da temperatura da superfície. Em camadas mais profundas (55-95) a temperatura variou de 17 °C a 23,5 °C. A média da temperatura das armadilhas de acordo com cada profundidade foi: 05 e 15 cm = 19,3 °C (sd = ± 2,16), 25 cm = 20,7 °C (sd = ± 1,43), 35 cm = 19,8 °C (sd = ± 1,74), 45 cm = 19,7 °C (sd = ± 2,06), 55 cm = 20,3 °C (sd = ± 1,69), 65 cm = 18,9 °C (sd = ± 1,58), 75 cm = 20,8 °C (sd = ± 1,71), 85 cm = 20,9 °C (sd = ± 0,16) e 95 cm = 21 °C (sd = ± 1,43).

As armadilhas na mata apresentaram temperaturas médias mínima e máxima conforme os seguintes locais: Brega = máxima 22,3 °C e mínima 20,7 °C; Angá = máxima 21,9 °C e mínima 20,3 °C e Loca = máxima 21,3 °C e mínima 19,7 °C. E, as temperaturas médias das armadilhas em regiões de pasto nos seguintes locais foram: Brega = máxima 21,4 °C e mínima 19,8 °C; Angá = máxima 20,8 °C e mínima 19,2 °C e Loca = máxima 20,8 °C e mínima 19,1 °C. No geral, a temperatura média mínima e máxima alcançada por locais foi: Brega = mínima 20,5 °C e máxima 22,1 °C; Angá = mínima 19,5 °C e máxima 21,2 °C e Loca = mínima 19,3 °C e máxima 21,0 °C.

Distribuição de Pseudoscorpiones

Ao longo dos 12 meses de coleta, os dois morfótipos da família Chthoniidae, do gênero *Pseudochthonius*, apresentaram um total de 82 indivíduos troglomórficos e 78 indivíduos não troglomórficos.

Foi observada baixa similaridade na distribuição da abundância e associação dos dois morfótipos de *Pseudochthonius* entre as profundidades e entre os locais de coleta (Figura 6). A média na abundância dos indivíduos troglomórficos de acordo com os locais são: Brega \bar{x} = 1,17, sd = ± 0,47), Angá \bar{x} = 1,0, sd = ± 0,0) e Loca (\bar{x} = 1,0, sd = ± 1,0). Já os valores para indivíduos não troglomórficos são: Brega (\bar{x} = 1,22, sd = ± 0,52), Angá (\bar{x} = 1,4, sd = ± 0,89) e

Loca ($\bar{x} = 1,34$, $sd = \pm 1,34$). O teste de Anosim mostrou que a abundância das duas espécies apresenta diferença significativa somente entre as unidades amostrais Loca e Brega e Loca e Angá ($R_{global} = 0,22$, $p = 0,01$). Com isso, a região da Loca se difere das demais regiões com maior número de pseudoscorpions não troglomórficos (43 indivíduos). Foram quantificados para os locais Brega, Angá e Loca os seguintes valores para indivíduos troglomórficos: 62, 18 e 2, respectivamente. E, para não troglomórficos: 28, 7 e 43 também respectivamente.

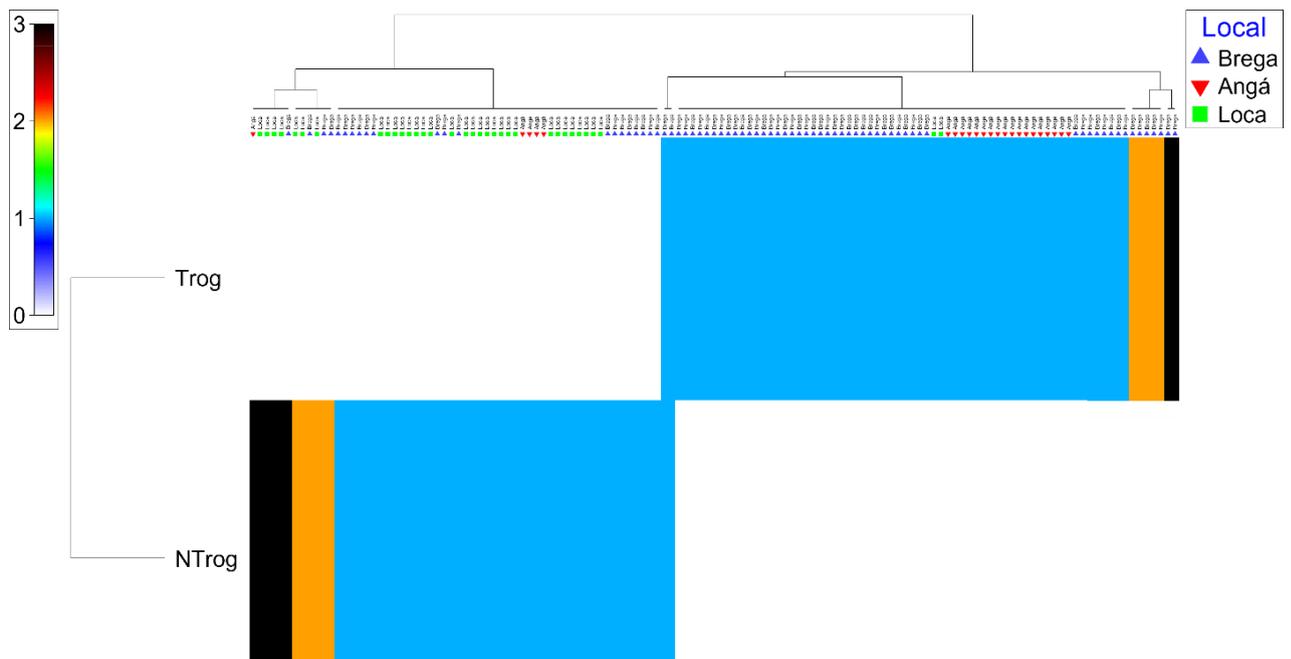


Figura 6. Distribuição da abundância dos morfótipos de *Pseudochthonius* troglomórficos e não troglomórficos de acordo com os locais de amostragem.

A variável uso do solo apresentou média: $\bar{x} = 0,69$, $sd = \pm 0,70$ para os indivíduos troglomórficos quando em área de mata. Com relação aos indivíduos não troglomórficos os valores de média e de desvio padrão foram: $\bar{x} = 0,56$, $sd = \pm 0,77$. O modelo de GLM explicou 20% da variância total da abundância de indivíduos troglomórficos considerando as variáveis uso de solo (mata) e profundidade (GLM; $t = -6,6$, $p = > 0,001$). Com isso, em áreas de mata e em maiores profundidades, os Pseudoscorpiones troglomórficos apresentaram maior abundância. Já a abundância de Pseudoscorpiones não troglomórficos foi influenciada negativamente pela variável profundidade. O GLM explicou 32% da variância total da abundância dessa espécie em função da variação da profundidade (GLM; $t = 2,56$, $p = 0,011$). Considerando a região de pasto, a média de indivíduos troglomórficos encontrados foi: $\bar{x} = 0,51$, $sd = \pm 0,50$, enquanto a média de indivíduos não troglomórficos foi $\bar{x} = 0,65$, $sd = \pm 0,80$ (Figura 7).

O teste Anosim mostrou resultados significativos para apenas algumas profundidades apresentadas na tabela 1, com $R_{global} = 0,13$, $p = 0,1$. Já as diferenças de médias da abundância dos indivíduos de Pseudoscorpiones em cada profundidade foram determinadas pelo teste de Kruskal-Wallis. Assim, os morfótipos predominantes nas profundidades 05, 15 e 35 são de *Pseudochthonius* sp. que não apresentam troglomorfismo com o número de indivíduos igual a 45, 11 e 7, respectivamente. A predominância nas profundidades 25, 45, 55, 65, 75, 85 e 95 é

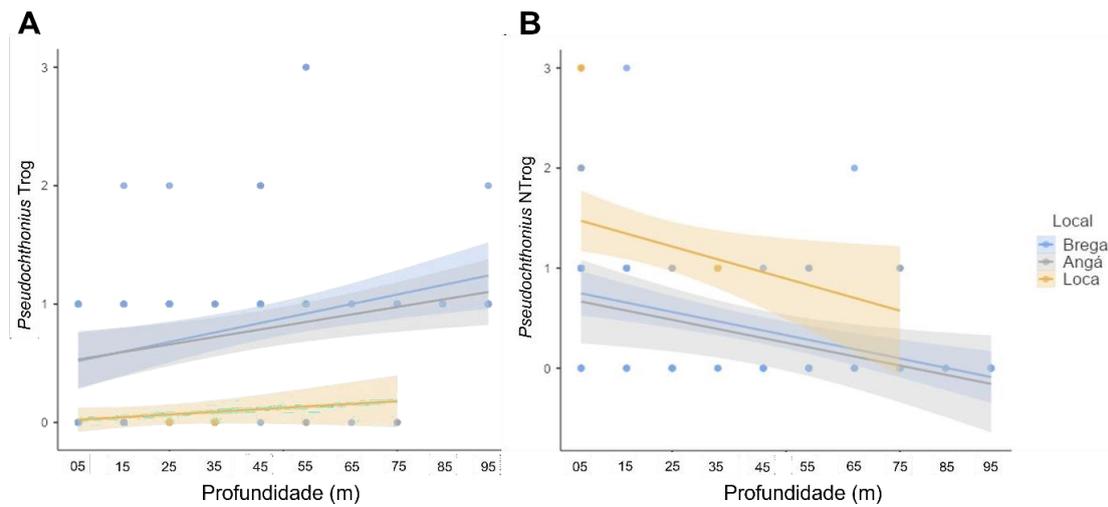


Figura 7. Variação na abundância de *Pseudochthonius* sp. em relação a profundidade e ao local de coleta. *Pseudochthonius* troglomórficos (**A**); *Pseudochthonius* não troglomórficos (**B**).

Tabela 2. ANOVA com resultados significativos ($p = 0,05$) feitos através do teste de Kruskal-Wallis, mostrando que a temperatura média (av) variou entre os períodos de seca e chuva tanto nas armadilhas quanto no epígeo.

ANOVA dos fatores abióticos

	χ^2	Gl	<i>P</i>
av_temp_armadilha	15.560	1	0,001
av_temp_mín_epígeo	40.476	1	0,001
av_chuva epígeo	7.590	1	0,006
av_temp_máx_epígeo	41.103	1	0,001
av_umid máx epígeo	21.113	1	0,001
av_umid mín epígeo	21.113	1	0,001

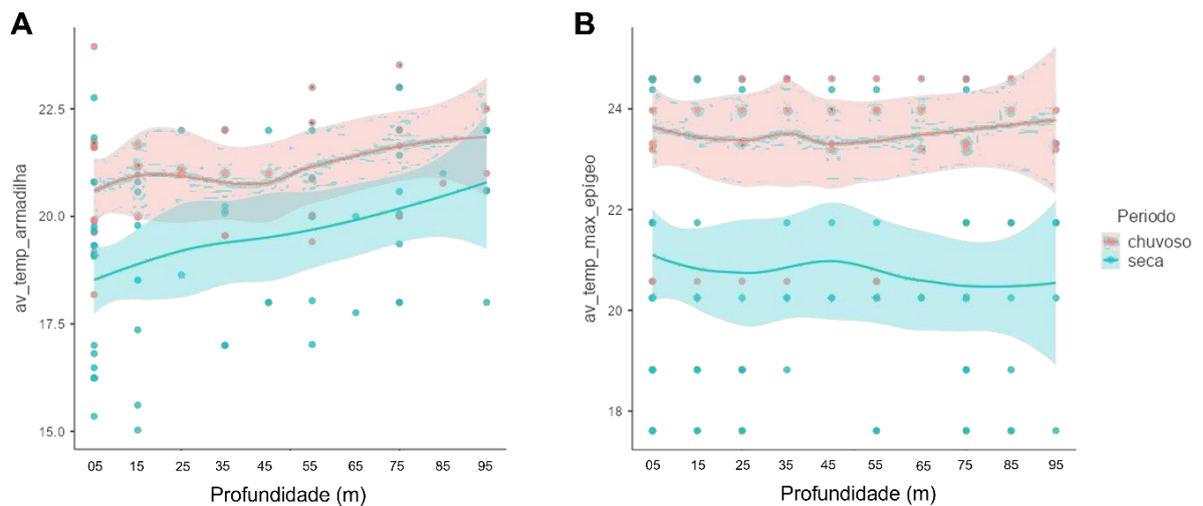


Figura 8. Variação da temperatura nas armadilhas e da temperatura máxima no epígeo no período chuvoso e seco, mostrando que à medida que a profundidade aumenta, a temperatura nos dois períodos é similar (A), enquanto no meio epígeo as temperaturas se diferem nos dois períodos (B).

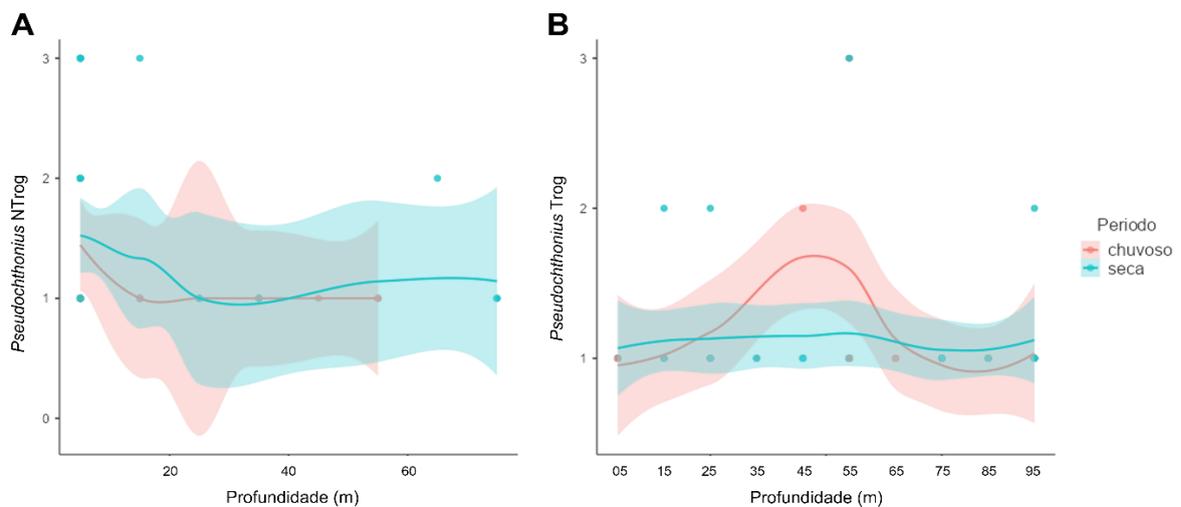


Figura 9. Abundância de *Pseudochthonius* sp. não troglomórficos (A) e troglomórficos (B) em período chuvoso e em período de seca. Observa-se que a abundância do morfótipo não troglomórfico é frequente e similar nos dois períodos estudados. Enquanto o morfótipo troglomórfico tem uma tendência de ficar em camadas medianas em período chuvoso.

Os resultados da análise sequencial do DistLM mostraram que, com relação às variáveis ambientais, a profundidade, o pH, a média da umidade (máxima e mínima) e a média da temperatura mínima que influenciaram na distribuição e na abundância das duas espécies de *Pseudochthonius* ($AICc = 957,85$, $R^2 = 0,46$) (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados do DistLM mostrando a influência das variáveis ambientais na distribuição da abundância das duas espécies de *Pseudochthonius* ($p < 0,05$).

Variáveis	AICc	SS (trace)	Pseudo-F	P	Prop.	Cumul.	Res.df
Profundidade	987,01	92377	50,153	0,001	0,2799	0,27994	129
pH	975,04	24188	14,507	0,001	0,0733	0,35324	128
Umidade Máxima epígea	966,87	16142	10,392	0,002	0,0489	0,40216	127
Umidade Mínima epígea	960,52	12402	8,4526	0,005	0,0375	0,43975	126
Temperatura Mínima epígea	957,85	6740,9	4,7303	0,024	0,0204	0,46018	125

O maior número de indivíduos de *Pseudochthonius* sp. troglomórficos foram coletados no entorno da caverna Brega e da caverna Angá dos Negros, correspondendo a 62 indivíduos na Brega e 18 indivíduos na Angá. Ao entorno da caverna loca d'Água os indivíduos troglomórficos coletados foram 2. A análise de OMI ressaltou essa diferença em relação ao número de indivíduos. Portanto, dentre as espécies de *Pseudochthonius* estudadas, a mais especializada apresentou o menor valor de marginalidade de nicho (OMI = 0,26) e esteve mais associada às áreas mais profundas, tendo a distribuição influenciada principalmente pela profundidade. A espécie com maior valor de marginalidade de nicho foi a de *Pseudochthonius* não troglomórficos (OMI = 0,48) e esteve associada às camadas mais superiores do HSS, tendo a distribuição influenciada pela pluviosidade. A análise geral do OMI foi capaz de explicar significativamente ($p = 0,0001$) as distâncias entre as condições do habitat compartilhado pelos Pseudoscorpiones (Tabela 4). E, nenhuma das variáveis testadas apresentou correlação (Figura 10).

Tabela 4. Resultados da análise de OMI para os dois morfótipos de *Pseudochthonius* que ocupam o nicho ambiental de acordo com as características físicas e microclimáticas do HSS.

<i>Pseudochthonius</i> sp	Inércia	OMI	Tol	Rtol	P value
Troglomórficos	4,32	0,26	0,81	3,25	0,0001
Não troglomórficos	3,36	0,48	0,40	2,49	0,0001

Inércia; OMI: índice de marginalidade; Tol: índice de tolerância/amplitude de nicho; Rtol: tolerância residual (confiabilidade) e valor de p calculado de acordo com o ambiente de ocorrência dos dois morfótipos.

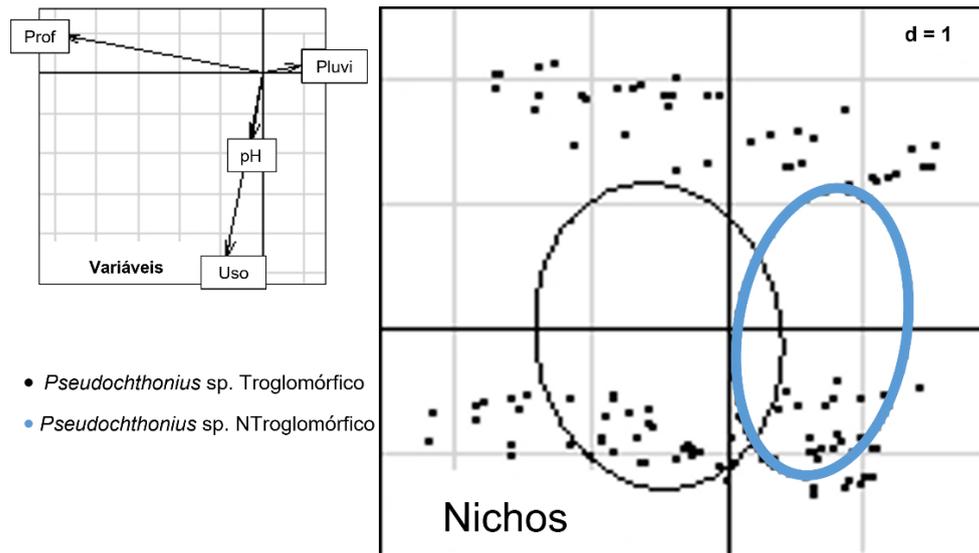


Figura 10. Outlying Marginality Index (OMI) apresentando as variáveis determinantes na seleção de habitats da espécie de *Pseudochthonius* sp. troglomórfica em preto e da espécie de *Pseudochthonius* sp. não troglomórfica em azul, de acordo com as variáveis: pluviosidade (pluvi), profundidade (prof), pH e uso de solo (uso).

DISCUSSÃO

O HSS tem sido considerado um habitat propício para a existência de espécies de invertebrados troglomórficas e não troglomórficas, visto que detém condições ambientais adequadas para a sobrevivência delas (Uenó 1987, Mammola et al. 2016), incluindo as espécies de *Pseudochthonius*.

Segundo Rendos (2012), o HSS é caracterizado por ter fácil acesso a nutrientes em camadas superiores, além disso, apresenta pouca variação com relação ao microclima, tornando-se em um espaço mais estável climaticamente. A temperatura, conforme Culver e Pipan (2010), é um dos fatores abióticos mais importantes, pois ela impacta na distribuição, evolução e invasão das espécies no HSS. Quanto mais profundos forem os estratos do solo, menor a variação de temperatura. Outro fator importante ao se caracterizar um ambiente de habitat subterrâneo superficial é a ausência de luz. Por causa da falta de luminosidade nessas regiões, não ocorre o processo de fotossíntese, o que implica na baixa disponibilidade de nutrientes e de recursos (Culver e Pipan 2007).

Com relação à profundidade, as camadas profundas do solo constituem uma parte específica do habitat subterrâneo (55 – 95 cm) e têm como características a estabilidade de temperatura, alta taxa de umidade e maior disponibilidade de matéria orgânica (Rendos 2012). No caso das camadas mais superiores, embora sejam menos estáveis quando comparadas aos estratos profundos do solo, servem como refúgios para várias espécies de artrópodes (Culver e Pipan 2012). Já Racovitza (1907) apontou que o habitat natural dos artrópodes troglomórficos e troglóbios são essas fissuras das rochas determinadas como habitat subterrâneo superficial.

De acordo com as variáveis ambientais estudadas como profundidade, pH, umidade epígea, temperatura, microporosidade do solo e pluviosidade, houve influência positiva e negativa na distribuição e na abundância de *Pseudochthonius* sp.

O aumento da abundância de espécimes de *Pseudochthonius* troglomórficos com o aumento da temperatura hipógea e umidade epígea provavelmente está relacionado com o alto grau de especialização das espécies troglomórficas, que faz com que elas selecionem áreas mais estáveis, sendo elas as áreas mais profundas e que apresentam maior estabilidade térmica. Em ambientes de cavernas as espécies mais especializadas (troglóbias) tem sua distribuição associada a locais mais profundos e úmidos (Novak et al. 2012; Tobin et al. 2013; Souza-Silva 2021). Assim, a busca por locais mais estáveis pode explicar a abundância dos *Pseudochthonius* troglomórficos nas maiores profundidades. Estes buscam ambientes mais estáveis e com condições semelhantes às de cavernas, com menor influência climática epígea. Características como afinamento da cutícula e redução das funções metabólicas favorecem a existência de organismos troglomórficos nos estratos mais profundos (Tobin et al. 2013, Barr and Holsinger 1985). Assim, é provável que os *Pseudochthonius* troglomórficos não tolerem locais mais próximos a superfície do solo, em função de variações na umidade.

Entretanto, quanto mais profundas forem as camadas do HSS, menor a disponibilidade de recursos orgânicos (Ledesma et al. 2020). Uma menor disponibilidade de recursos influencia diretamente na disponibilidade de presas para os pseudoescorpiões. Dessa forma os pseudoescorpiões troglomórficos tendem a subir para as camadas mais superiores do HSS somente nas estações úmidas do ano. Na estação chuvosa a umidade do solo é elevada, e conseqüentemente, aumenta a disponibilidade das presas potenciais para os Pseudoscorpiones (colêmbolas, ácaros, cupins e os outros pequenos artrópodes) (Levi 1953; Weygoldt 1969; Harvey 1986; Pedroso 2007).

Em relação a porosidade alguns estudos têm mostrado que em solos mais porosos os invertebrados conseguem se infiltrar facilmente, orientando-se em busca de umidade e recursos alimentares (Wendling et al. 2012, Mammola 2021).

Apesar das adaptações de algumas espécies de pseudoescorpiões ao ambiente subterrâneo, estudos mostraram que as espécies subterrâneas têm menor tolerância as temperaturas extremamente altas por um longo período quando em comparação com os táxons que vivem na superfície (Issartel et al. 2005; Mermilod-Blondin et al. 2013; Rizzo et al. 2015; Sánchez-Fernández et al. 2016; Raschmanová et al. 2018; Mammola et al. 2019c; Pallarés et al. 2019; Colado 2022).

Entre os fatores que regulam a estabilidade e o equilíbrio do solo está o pH, que influencia na solubilidade dos nutrientes e na atividade microbológica. Se o solo apresentar um valor de pH muito ácido (< 7,0), a atividade dos microrganismos responsáveis pela decomposição da matéria orgânica será afetada negativamente, tendo a redução das populações desses microrganismos (McCauley, Jones and Jacobsen 2009). A relação é negativa, pois há a diminuição do pH à medida que a profundidade aumenta.

A maior abundância dos Pseudoscorpiones troglomórficos em áreas de mata pode ser explicada pelas condições ambientais que elas oferecem aos organismos da fauna como: maior disponibilidade e variedade de matéria orgânica (Santos 2016), maior estabilidade e umidade devido ao maior sombreamento e a formação de refúgios contra possíveis predadores (Vallejo, Fonseca, Gonçalves 1987; Ferreira e Marques 1998). O surgimento dessas condições se deve a suas estruturas complexas como: grande número de espécies vegetais, estratificação vertical e copas interconectadas (Elton 1973; Ferreira e Marques 1998). Dessa forma, a riqueza e a abundância de espécies são fatores que podem ser utilizados como medida geral da diversidade e explicar a complexidade ou simplicidade de um ambiente, servindo como indicadores da conservação de habitats com diferentes usos (Silva 2017).

A pluviosidade pode ter sido uma das variáveis que influencia a abundância dos pseudoescorpiões, porque espécies troglomórficas possuem cutícula muito fina, de modo que a alta permeabilidade as tornem dependentes de maiores umidades (Howarth 1980; Colado et al. 2022). No entanto, as espécies não troglomórficas, apresentam cutícula mais resistente à dessecação. A pluviosidade influencia a distribuição dessas espécies porque em período chuvoso, elas não tendem a descer para profundidades maiores devido a possíveis inundações dos estratos do solo, como observado no estudo. Como a comunidade de pseudoescorpiões responde rapidamente às variações ambientais (Aguiar 2006; Silva 2017), supõe-se que a baixa disponibilidade hídrica, e conseqüentemente a queda da umidade nos estratos superiores do HSS, faz com que algumas espécies de *Pseudoscorpiones* deixem seus refúgios nos micros habitats mais específicos, de modo que a pluviosidade seja uma variável preditora na distribuição das espécies de pseudoescorpiões (Aguiar 2006).

A distribuição contrastante entre os morfótipos de *Pseudochthonius* sp. pode indicar uma tendência à redução da sobreposição espacial interespecífica entre essas duas categorias ecológico-evolutivas (Souza-Silva 2021). A análise de OMI mostrou que a ocorrência das espécies de pseudoescorpiões se apresentou em lugares distintos, permitindo que elas evitem a competição interespecífica. Os *Pseudochthonius* troglomórficos demonstraram preferência por ambientes profundos e estáveis, enquanto os pseudoescorpiões não troglomórficos preferiram ambientes mais superficiais, mesmo com a variação ambiental que poderia afetar a comunidade.

Estudos realizados em cavernas têm mostrado uma clara separação espacial na distribuição espécies troglomórficas e não troglomórficas. Aquelas troglomórficas ocupam locais mais profundos e, úmidos e com escassez de recursos, ao contrário das não troglomórficas (Tobin et al. 2013, Lunghi et al. 2014 e 2017, Kozel et al. 2019, Souza-Silva et al. 2021).

A abundância de *Pseudochthonius* troglomórficos foi maior nas armadilhas das regiões da caverna Brega e da caverna Angá dos Negros e essa baixa sobreposição sugere a presença de um HSS mais desenvolvido naquelas regiões de estudo.

Mediante o exposto, vale ressaltar a importância da conservação de áreas de mata para propiciar a existência de espécies mais sensíveis e especialistas. Além disso, as espécies de *Pseudoscorpiones* têm sido escassamente mencionadas em estudos de levantamentos faunísticos e taxonômicos (Andrade 2004), e são muitas vezes ignoradas em ações de conservação (Cardoso et al. 2011, Souza-Silva et al. 2021). Com isso, as respostas de espécies troglomórficas às condições ambientais ainda são pouco exploradas em todo o mundo.

Embora as regiões temperadas e tropicais sejam bastante distintas em muitos atributos ambientais, os ambientes de HSS compartilham algumas características físicas, microclimáticas e tróficas que conduzem a padrões semelhantes para comunidades troglóbias e troglomórficas (Novak et al. 2012; Kozel et al. 2019; Souza-Silva et al. 2021). Sendo assim, como o HSS é uma fonte de informações sobre a preferência de algumas espécies da fauna subterrânea, ele é necessário para suavizar futuras conseqüências de mudanças globais na biodiversidade. Isso reforça a importância da conservação dos mais diversos habitats subterrâneos superficiais.

REFERÊNCIAS

Aguiar NO, Gualberto TL, Franklin E (2006). Padrão de distribuição em escala meso-espacial de Pseudoscorpionida (Arachnida) em um gradiente de topografia (altitude e inclinação), fatores do solo e serapilheira numa reserva florestal da Amazônia Central, Brasil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 66, p. 791-802. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000500004>

Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KP (2008). PERMANOVA for PRIMER: Guide to software and statistical methods. Primer-e, Plymouth, UK, 32. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.006>

Andrade R (2004). Estudo populacional do pseudo-escorpião cavernícola *Maxcheres iporangae* (Chernetidae, Pseudoscorpiones). Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo. 126 f.

Barr TC and Holsinger JR (1985). Speciation in cave faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 313-337. <http://www.jstor.org/stable/2097051>

Bellés X (1991). Survival, opportunism and convenience in the processes of cave colonization by terrestrial faunas. *Oecologia aquatica*, 10(10), 325-335. <https://orcid.org/0000-0002-1566-303X>

Bichuette ME, Trajano E (2003). Epigeal and subterranean ichthyofauna from the São Domingos karst area, Upper Tocantins River basin, Central Brazil. *Journal of Fish Biology*, v.63, n.5, p.1100-1121. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00227.x>

Cardoso P, Erwin TL, Borges PA, New TR (2011). The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biol Conserv* 144(11):2647–2655. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.024>

Cerqueira RFV (2018). Invertebrados cavernícolas em um sistema cárstico neotropical: influência do habitat físico na estruturação das comunidades. 98 (Doctoral dissertation, Dissertação (Mestrado–Programa de Pós-Graduação em Ecologia), Universidade Federal de São João Del Rei, São João del Rei).

Chamberlin JC, Malcolm DR (1960). The occurrence of false scorpions in caves with special reference to cavernicolous adaptation and to cave species in the North American fauna (Arachnida-Chelonethida). *The American Midland Naturalist*, v. 64, n.1, p. 105-115. <https://doi.org/10.2307/2422895>

Christiansen KA (2012). Morphological adaptations. In *Encyclopedia of caves* (pp. 517-528). Academic Press.

Colado R, García-Mesequer AJ, Mirón-Gatón JM, Botella-Cruz M, Pallarés S and Sánchez-Fernández D (2022). Thermal tolerance and vulnerability to climate change in subterranean species: a case study using an Iberian endemic pseudoscorpion. *Insect Conservation and Diversity*. <https://doi.org/10.1111/icad.12541>

Colado R, Pallarés S, Fresneda J, Mammola S, Rizzo V and Sánchez-Fernández D (2022). Climatic stability, not average habitat temperature, determines thermal tolerance of subterranean beetles. *Ecology*, 103 (4), e3629. <https://doi.org/10.1002/ecy.3629>

Cullingford CHD (1962). *British caving: An introduction to speleology*. Routledge and K. Paul, London.

- Culver DC, Pipan T (2008). Superficial subterranean habitats—gateway to the subterranean realm. *Cave and Karst Science*, v. 35, n. 1-2, p. 5-12.
- Culver DC, Sket B (2002). Biological monitoring in caves. *Acta Carsologica*, 31, 55-64. <https://doi.org/10.3986/ac.v31il.403>
- Culver DC, Pipan T (2009). *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats. Biology of Habitats.* Oxford University Press, Oxford. <http://dx.doi.org/10.1093/oso/9780198820765.001.0001>
- Culver DC, Pipan T (2010). Climate, abiotic factors, and the evolution of subterranean life. *Acta Carsologica* 39(3): 577–586. <https://doi.org/10.3986/ac.v39i3.85>
- Culver DC, Pipan T (2013) Subterranean Ecosystems. In: Levin S.A. (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*, second edition, Volume 7, pp. 49-62. Waltham, MA: Academic Press. <http://dx.doi.org/10.3390/d12050209>
- Departamento de Ciência do Solo. Universidade Federal de Lavras. Disponível em: < <https://dcs.ufla.br/> >.
- Dolédéc S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* 81(10):2914–2927. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2914:NSICAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2914:NSICAA]2.0.CO;2)
- Dray S, Dufour AB (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, 22, 1-20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- Elton CS (1973). The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* 42: 55-103. <https://doi.org/10.2307/3406>
- Eusébio RP, et al. (2021) Temporal and spatial dynamics of arthropod groups in terrestrial subsurface habitats in central Portugal. *Zoology*, v. 147, p. 125931. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2021.125931>
- Ferreira RL and Marques MM (1998). A fauna de artrópodes de serrapilheira de áreas de monocultura com *Eucalyptus* sp. e mata secundária heterogênea. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 27(3), 395-403. <https://doi.org/10.1590/S0301-80591998000300007>
- Ficetola GF, Canedoli C, Stoch F (2019). The Racovitza impediment and the hidden biodiversity of unexplored environments. *Conservation Biology* 33, 214–216. <https://doi.org/10.1111/cobi.13179>
- Fišer C, Pipan T, Culver DC (2014). The vertical extent of groundwater metazoans: an ecological and evolutionary perspective. *BioScience*, v. 64, n. 11, p. 971-979. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu148>
- Harvey MS (1986). The systematics and biology of pseudoscorpions. Pp. 75-85. In *Australian Arachnology*. Australian Entomological Society, Brisbane.
- Harvey MS (1992). The phylogeny and classification of the Pseudoscorpionida (Chelicerata: Arachnida). *Invertebrate Systematics*, v. 6, n. 6, p. 1373-1435. <https://doi.org/10.1071/IT9921373>
- Hernando C, Ribera I, and Vogler AP (1999). Alpine and cave or endogean habitats as postglacial refugia: Examples from palearctic ground beetles, with comments on their possible origins (Coleoptera: Carabidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 31-39.

- Holland MM and Risser PG (1991). The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments: introduction. In *Ecotones* (pp. 1-7). Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-9686-8_1
- Howarth, F.G. (1980) The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. *Evolution*, 34, 394–406. <https://doi.org/10.2307/2407402>
- Issartel J, Hervant F, Voituron Y, Renault D and Vernon P (2005). Behavioural, ventilatory and respiratory responses of epigeal and hypogean crustaceans to different temperatures. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 141(1), 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.02.013>.
- Johnson RW (2022). Alternate Forms of the One-Way ANOVA F and Kruskal-Wallis Test Statistics. *Journal of Statistics and Data Science Education*, n. just-accepted, p. 1-5. <https://doi.org/10.1080/26939169.2021.2025177>
- Kozel P, Pipan T, Mammola S, Culver DC, Novak T (2019) Distributional dynamics of a specialized subterranean community oppose the classical understanding of the preferred subterranean habitats. *Invertebr Biol* 138(3):e12254. <https://doi.org/10.1111/ivb.12254>
- Ledesma E, Jiménez-Valverde A, Baquero E, Jordana R, de Castro A, Ortuño VM (2020). Arthropod biodiversity patterns point to the Mesovoid Shallow Substratum (MSS) as a climate refugium. *Zoology*, v. 141, p. 125771. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2020.125771>
- Levi HW (1953). Observations on two species of pseudoscorpions. *Canadian Entomologist* 85:55-62.
- Lopes Ferreira R, Gabriel Pereira Junta V, Antônio Castro-Souza R (2020). Description and ecology of a new species of the cricket genus *Endecous* (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) in the speleological province of Arcos-Pains-Doresópolis, Southeastern Brazil. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4821.2.4>
- Lunghi E, Manenti R, Ficetola GF (2014). Do cave features affect underground habitat exploitation by non-troglobitespecies? *Acta Oecol* 55:29–35. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.11.003>
- Lunghi E, Manenti R, Ficetola GF (2017). Cave features, seasonality, and subterranean distribution of non-obligate cave dwellers. *PeerJ* 5:e3169. <https://doi.org/10.7717/peerj.3169>
- Lunghi E, Manenti R (2020). Cave communities: from the surface border to the deep darkness. *Diversity*, v. 12, n. 5, p. 167. <https://doi.org/10.3390/d12050167>
- Mammola S, Cardoso P, Culver DC, Deharveng L, Ferreira RL, Fišer C, Zgamažster M (2019). Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems. *BioScience*, 69(8), 641-650. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz064>
- Mammola S, Giachino PM, Piano E, Jones A, Barberis M, Badino G, Isaia M (2016). Ecology and sampling techniques of an understudied subterranean habitat: the Milieu Souterrain Superficiel (MSS). *The Science of Nature*, v. 103, n. 11, p. 1-24. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1413-9>
- Mammola S, Lunghi E, Bilandžija H, Cardoso P, Grimm v, Schmidt SI, Martínez A (2021). Collecting eco-evolutionary data in the dark: Impediments to subterranean research and how to

overcome them. *Ecology and evolution*, v. 11, n. 11, p. 5911-5926. <https://doi.org/10.1002/ece3.7556>

McCauley A, Jones C and Jacobsen J (2009). Soil pH and organic matter. *Nutrient management module*, 8(2), 1-12.

Melo PHAD, Lombardi JA, Salino A, & Carvalho DAD (2013). Floristic composition of angiosperms in the karst of upper São Francisco river, Minas Gerais state, Brazil. *Rodriguésia*, 64(1), 29-36. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602013000100004>

Mermillod-Blondin F, Lefour C, Lalouette L, Renault D, Malard F, Simon L and Douady CJ (2013). Thermal tolerance breadths among groundwater crustaceans living in a thermally constant environment. *Journal of Experimental Biology*, 216(9), 1683–1694. <https://doi.org/10.1242/jeb.081232>.

Novak T, Matjaž P, Saška L and Franc (2012). Duality of terrestrial subterranean fauna. *Int J Speleol* 41:181– 188. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.5>

Ortuño VM, Gilgado JD, Jiménez-Valverde A, Sendra A, Pérez-Suárez G, Herrero-Borgoñón JJ (2013). The “alluvial mesovoid shallow substratum”, a new subterranean habitat. *PLoS One*, v. 8, n. 10, p. e76311. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076311>

Pallarés SR, Colado T, Pérez-Fernández T, Wesener I, Ribera and Sánchez-Fernández D (2019). “Heat Tolerance and Acclimation Capacity in Subterranean Arthropods Living under Common and Stable Thermal Conditions.” *Ecology and Evolution* 9 (24): 13731-9. <https://doi.org/10.1002/ece3.5782>

Pedroso ET (2007). História natural e comportamento no pseudoscorpião social *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888) (Arachnida): Cuidado parental, cooperação e divisão de trabalho.

Pipan T, Culver DC (2012). Convergence and divergence in the subterranean realm: a reassessment. *Biological journal of the Linnean Society*, 107(1), 1-14. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01964.x>

Pipan T, Culver DC (2007). Regional species richness in an obligate subterranean dwelling fauna—epikarst copepods. *Journal of Biogeography*, 34(5), 854-861. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01667.x>

Pipan T, Lopez H, Oromi P, Polak S, Culver DC (2010). Temperature variation and the presence of troglobionts in terrestrial shallow subterranean habitats. *Journal of Natural History*, v. 45, n. 3-4, p. 253-273. <https://doi.org/10.1080/00222933.2010.523797>

Poulson TL, White WB (1969). The cave environment: Limestone caves provide unique natural laboratories for studying biological and geological processes. *Science*, v. 165, n. 3897, p. 971-981. <https://doi.org/10.1126/science.165.3897.971>

Racovitza EG (1907). *Biospéologica: Essai sur les problèmes biospéologiques.....I*. Schleicher frères.

Raschmanová N, Šustr V, Kováč L, Parimuchova A and Devetter M (2018). Testing the climatic variability hypothesis in edaphic and subterranean Collembola (Hexapoda). *Journal of Thermal Biology*, 78, 391– 400. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.11.004>

Rendoš M, Mock A, Jászay T (2012). Spatial and temporal dynamics of invertebrates dwelling karstic mesovoid shallow substratum of Sivec National Nature Reserve (Slovakia), with

emphasis on Coleoptera. *Biologia*, v. 67, n. 6, p. 1143-1151. <https://doi.org/10.2478/s11756-012-0113-y>

Rendoš M, Raschmanová N, Kováč L, Miklisová D, Mock A, Ľuptáček P (2016). Organic carbon content and temperature as substantial factors affecting diversity and vertical distribution of Collembola on forested scree slopes. *European Journal of Soil Biology*, 75, 180-187. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.06.001>

Rizzo V, Comas J, Fadrique F, Fresneda J and Ribera I (2013). Early Pliocene range expansion of a clade of subterranean Pyrenean beetles. *Journal of Biogeography*, 40, 1861–1873. <https://doi.org/10.1111/jbi.12139>

Růžička V (1993). Stony debris ecosystems-sources of landscape diversity. *Ekologia (Bratislava)/Ecology (Bratislava)*, 12(3), 291-298.

Růžička V, Zacharda M, Nemcova L, Šmilauer P, Nekola JC (2012). Periglacial microclimate in low-altitude scree slopes supports relict biodiversity. *J. Nat. Hist.* 46, 2145–2157. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.707248>

Sánchez-Fernández D, Rizzo V, Cieslak A, Faille A, Fresneda J and Ribera I (2016). Thermal niche estimators and the capability of poor dispersal species to cope with climate change. *Scientific Reports*, 6(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep23381>

Santos DP, Santos GG, Santos ILD, Schossler TR, Niva CC, Marchão RL (2016). Caracterização da macrofauna edáfica em sistemas de produção de grãos no Sudoeste do Piauí. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 51, p. 1466-1475. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2016000900045>

Schlick VBC, Steiner FM (2000). Eine neue Subterrannfalle and Fänge aus Kärnten. *Carinthia II* 190: 475-482.

Shumway RH, Stoffer DS (2006). Time series regression and exploratory data analysis. *Time Series Analysis and Its Applications: With R Examples*, 48-83. https://doi.org/10.1007/0-387-36276-2_2

Silva GC, Neto SEA, Silva AN, de Almeida WA (2017). Artrópodes como indicadores da conservação do solo sob diferentes usos agrícolas no sudoeste amazônico. *South American Journal of Basic Education, Technical and Technological*, v. 4, n. 2.

Somerfield PJ, Clarke KR, Gorley RN (2021). Analysis of similarities (ANOSIM) for 2-way layouts using a generalised ANOSIM statistic, with comparative notes on Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Austral Ecology*, v. 46, n. 6, p. 911-926. <https://doi.org/10.1111/aec.13059>

Souza-Silva M, Cerqueira RFV, Pellegrini TG, Ferreira RL (2021). Habitat selection of cave-restricted fauna in a new hotspot of subterranean biodiversity in Neotropics. *Biodiversity and Conservation*, v. 30, n. 14, p. 4223-4250. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02302-8>

Tabela de Dados das Estações. Instituto Nacional de Meteorologia. Disponível em: <<https://tempo.inmet.gov.br/TabelaEstacoes/A001#>>. Acesso em: 09 de mar. de 2022.

Teixeira-Silva CM, Duque TR, Rosa ML, Renó R, Lucon TN, Aquino IB, Santos TF (2013). Domínios espeleogenéticos da região de Arcos-Pains-Doresópolis (MG, Brasil). In: Congresso Brasileiro de Espeleologia. 2013. p. 381-390.

- Timo MB (2022). Caracterização geomorfológica da região cárstica Arcos-Pains e de seus sistemas cársticos. *Caderno de Geografia*, v. 32, n. 68, p. 191-191. <https://doi.org/10.5752/P.2318-2962.2022v32n68p191>
- Tobin BW, Hutchins BT, Schwartz BF (2013). Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave. *Int J Speleol* 42:203–214. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.42.3.4>
- Uéno SI (1987). The derivation of terrestrial cave animals. *Zoological Science*, 4(4), 593-606.
- Vallejo LR, Fonseca CL, & Gonçalves DRP (1987). Estudo comparativo da mesofauna do solo entre áreas de Eucaliptus citriodora e mata secundária heterogênea. *Rev. Brasil. Biol.* 47: 363-370.
- Vaz-de-Mello FZ (2005). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages across a natural forest-cerrado ecotone in Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Entomology*, 34(5), 721-731.
- Venables WN, Ripley BD (2002). Randonom and Mixed Effects. In: *Modern Applied Statistics with S. Statistics and Computing*. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2_10
- Wendling B, Vinhal-Freitas IC, Oliveira RCD, Babata MM, and Borges EN (2012). Densidade, agregação e porosidade do solo em áreas de conversão do cerrado em floresta de pinus, pastagem e plantio direto. *Biosci. j.(Online)*, 256-265
- Weygoldt P (1969). *The biology of pseudoscorpions*. Cambridge Mass. Harvard Univ. Press., 145pp.
- World Pseudoscorpiones Catalog (2022). *World Pseudoscorpiones Catalog*. Natural History Museum Bern, online at <http://wac.nmbe.ch>, accessed on Feb. 22, 2022.
- Zampaulo RA (2010). *Diversidade de invertebrados cavernícolas na Província Espeleológica de Arcos, Pains e Doresópolis (MG): subsídios para a determinação de áreas prioritárias para conservação*. MD Thesis, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brazil.