



35^o
Bonito - MS

ANAIS do 35^o Congresso Brasileiro de Espeleologia
19 - 22 de julho de 2019 - ISSN 2178-2113 (online)



O artigo a seguir é parte integrando dos Anais do 35^o Congresso Brasileiro de Espeleologia disponível gratuitamente em www.cavernas.org.br.

Sugerimos a seguinte citação para este artigo:

VENÂNCIO, P.C.R. et al. Efeito das variáveis de habitat em macro e microescala sobre a riqueza de invertebrados terrestres em cavernas neotropicais. In: ZAMPAULO, R. A. (org.) CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 35, 2019. Bonito. *Anais...* Campinas: SBE, 2019. p.758-769. Disponível em: <http://www.cavernas.org.br/anais35cbe/35cbe_758-769.pdf>. Acesso em: *data do acesso*.

Esta é uma publicação da Sociedade Brasileira de Espeleologia.
Consulte outras obras disponíveis em www.cavernas.org.br

EFEITO DAS VARIÁVEIS DE HABITAT EM MACRO E MICROESCALA SOBRE A RIQUEZA DE INVERTEBRADOS TERRESTRES EM CAVERNAS NEOTROPICAIS

*EFFECT OF THE MACRO AND MICROSCALE HABITAT VARIABLES ON THE TERRESTRIAL
INVERTEBRATE RICHNESS IN NEOTROPICAL CAVES*

Paulo César Reis VENÂNCIO; Lucas Mendes RABELO; Thais Giovannini PELLEGRINI; Rodrigo Lopes FERREIRA

Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras MG.

Contatos: paulocv55@hotmail.com; lucasmrabelo@gmail.com; thais.g.pellegrini@gmail.com; drops@dbi.ufla.br.

Resumo

Cavernas são ambientes subterrâneos peculiares, caracterizados pela ausência de luz, elevada estabilidade climática (umidade e temperatura) e oligotrofia. Ocorrem principalmente em rochas de grande interesse econômico, o que traz diversas ameaças às comunidades cavernícolas. Entender os fatores estruturantes dessas comunidades, se torna então fundamental para diretrizes assertivas de conservação e manutenção desses sistemas. Diversos estudos recentes demonstraram que variáveis de macroescala, como desenvolvimento linear, tamanho das entradas e outros atributos diversos exercem influência na estrutura das comunidades subterrâneas. Entretanto, pouco se sabe da influência dessas variáveis na estrutura da fauna associada aos microhabitats. Portanto, neste trabalho objetivamos testar se as influências de macroescala, que sabidamente estruturam as comunidades cavernícolas como um todo, também são significativas em microescala. Para isso, foram utilizados métodos de amostragem com área padronizada em quadrantes de 1m². Foram posicionados dois quadrantes por caverna, um na região próxima a entrada (fótica), outro na região distante da entrada (afótica), com objetivo de entender como as variáveis influenciam na estruturação da comunidade de cada quadrante. Análises estatísticas realizadas mostraram que, quando se padroniza a área amostrada, os fatores de macroescala, reconhecidos pela alta influência na riqueza das comunidades, deixa de ser significativo. Ao analisar as variáveis de microescala, que retratam os substratos disponíveis nos quadrantes, observamos que a estruturação de habitat é importante principalmente nas regiões profundas da caverna, enquanto na região de entrada, essa estruturação não se mostrou significativa.

Palavras-Chave: cavernas; riqueza; microescala; macroescala; quadrantes.

Abstract

Caves are peculiar subterranean environments, characterized by the absence of light, high climatic stability (humidity and temperature) and oligotrophy. They occur mainly in rocks of great economic interest, which brings diverse threats to the cave communities. Understanding the structural factors of these communities, then becomes fundamental for assertive guidelines of conservation and maintenance of these systems. Several recent studies have shown that macroscale variables such as linear development, size of entrances and other attributes influence the structure of the underground communities. However, little is known about the influence of these variables on the structure of fauna associated with microhabitats. Therefore, in this work we aim to test if the macroscale influences, which are known to structure the cave communities as a whole, are also significant in microscale. For this, sampling methods with a standardized area in 1m² quadrants were used. Two quadrants were placed per cave, one in the region near the entrance (photic), another in the distant region of the entrance (aphotic), in order to understand how the variables influence the structuring of the community of each quadrant. Statistical analyzes have shown that, when the area sampled is standardized, the macroscale factors, recognized by the high influence on the richness of the communities, are no longer significant. When analyzing the microscale variables that depict the substrates

available in the quadrants, we observed that habitat structuring is important mainly in the deep cave regions, while in the entrance region, this structuring was not significant.

Keywords: *caves; richness; microscale; macroscale; quadrants.*

1. INTRODUÇÃO

Cavernas são conhecidas por serem ambientes subterrâneos afóticos, com elevada estabilidade em sua temperatura e tendência a elevada umidade quando comparadas com o meio externo (meio epígeo) (POULSON; WHITE, 1969; BERNARDI et al., 2017; TOBIN et al., 2013). No entanto, as proximidades das entradas, que também fazem parte do sistema hipógeo, sofrem grande influência do ambiente epígeo de modo a serem consideradas ecótonos, ou seja, regiões transicionais do ambiente epígeo para o hipógeo (PROUS et al., 2004; PROUS et al., 2015; PECK, 1976). As cavernas podem ser formadas em vários tipos de rochas, principalmente as rochas solúveis, como as carbonáticas (FORD; WILLIAMS, 2007).

Devido à ausência de luz, os organismos fotoautotróficos se restringem às regiões de entrada. Logo, a ausência desses organismos torna a comunidade hipógea dependente de recursos orgânicos de origem alóctone, ou seja, vindos do meio externo (PROUS et al., 2004; PROUS et al., 2015; SCHNEIDER et al., 2011; BAHIA; FERREIRA, 2005).

As entradas das cavernas, além de ecótonos, funcionam como membrana semi-permeável, selecionando quais organismos podem permear de um sistema para o outro (HANSEN et al., 1988), agindo como importante fator determinante da riqueza de espécies que compõe a comunidade hipógea (PROUS et al., 2015).

De modo geral, as cavernas, mesmo localizadas em lugares muito distantes, possuem características bióticas e abióticas parecidas, o que impõe pressões seletivas muito similares (por exemplo ausência permanente de luz e tendência à oligotrofia). Por tanto, observa-se que a adaptação dos organismos a esses ambientes é um fenômeno geral de convergência evolutiva, podendo ocorrer onde quer que esses ambientes estejam disponíveis (HOWARTH, 1993; BARR; HOLSINGER, 1985).

Atualmente há registro no Brasil de 18.358 cavernas no Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas (CECAV, 2018), onde boa parte dessas cavernas se inserem em rochas de elevado

valor comercial, o que traz diversas ameaças (LANGER, 2001; SUGAI et al., 2015; ZAMPAULO et al., 2009). Assim, estudos ecológicos em ambientes cavernícolas têm se tornado importantes norteadores para políticas de conservação (RABELO et al., 2018).

Diversos são os protocolos de amostragem de fauna subterrânea. Um dos métodos mais utilizados atualmente no Brasil é a coleta ativa ao longo de todos os habitats acessíveis da caverna. Outro que vem sendo aplicado ao estudo da fauna cavernícola é o método de amostragem por quadrantes, que tem se mostrado eficiente na coleta de invertebrados diminutos, formas juvenis e espécies criptobióticas (BICHUETTE et al., 2015). Sabe-se hoje que diversos são os fatores que influenciam a estruturação das comunidades cavernícolas, principalmente quando se trata de variáveis de macroescala, como por exemplo a presença de rios, tamanho das entradas, tamanho das cavernas, entre outros (SIMÕES et al., 2015). Entretanto, pouco se conhece sobre dos fatores estruturantes em microescala, menos ainda se sabe se as variáveis de macroescala também influenciam a microescala significativamente.

Por tanto, o presente trabalho objetiva testar a influência de algumas variáveis de macroescala (tamanho da caverna e área da entrada da caverna) na estruturação da riqueza em microescala, bem como entender se os fatores estruturantes da riqueza em microescala variam das regiões claras para as escuras das cavernas.

2. METODOLOGIA

Área de estudos

O estudo compreendeu a amostragem de 34 cavernas distribuídas em 14 municípios localizados na região Centro-norte do estado de Minas Gerais (Figura 1). As cavernas se inserem no bioma Cerrado, um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade.

Tais cavernas se desenvolvem em rocha carbonática, pertencentes ao complexo geológico Bambuí. A Bacia Hidrográfica da região amostrada é a do Rio São Francisco. O Clima, segundo a

classificação de Köppen varia entre As (clima tropical com inverno chuvoso) e Aw (com estações bem marcadas e período mais seco nos meses de Julho a setembro) (KÖPPEN 1936; ALVARES et al., 2013). A altitude, varia de 522 a 829 metros em relação ao nível do mar.

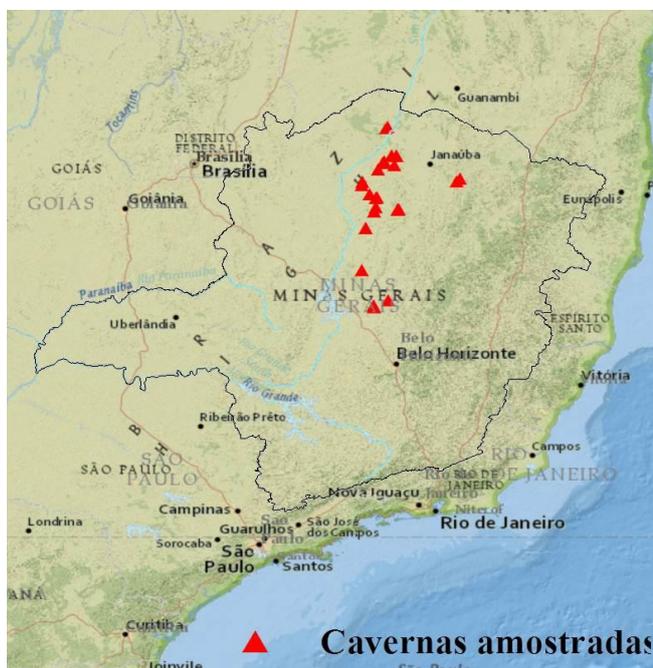


Figura 1: Localização das cavernas amostradas no presente estudo.

Amostragem da fauna

As amostragens foram realizadas ao longo do mês de janeiro de 2015.

Foram realizadas coletas em quadrantes de 1m². Os quadrantes foram posicionados em dois pontos estratégicos das cavernas, sendo um próximo à entrada, em uma zona clara (fótica), e outro na porção profunda da caverna, longe de entradas, em uma zona escura (afótica).

A amostragem dos quadrantes se deu por meio de coleta exaustiva, onde se captura todos os indivíduos encontrados. Para isso utilizou-se pinças, pincéis e sugadores.

Todos os invertebrados coletados foram acondicionados em potes plásticos contendo solução de álcool 70% e, posteriormente levados ao Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (CEBS) para triagem e identificação.

Os indivíduos foram triados e identificados até a categoria taxonômica mais baixa possível, com o auxílio de microscópio estereoscópio óptico e chaves de identificação específicas para cada táxon. Posteriormente foram agrupados em morfótipos,

planilhados e depositados na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA).

Obtenção de variáveis em macro e microescalas

As variáveis de macroescala (Anexo 1) utilizadas foram o desenvolvimento linear da caverna e a área da entrada. A área da entrada foi obtida para a entrada mais próxima ao quadrante pela multiplicação da maior largura pela maior altura. Já o desenvolvimento linear foi obtido com auxílio de trenas à laser e mapas disponibilizados por grupos de espeleologia.

As variáveis de microescala (Anexo 2, 3) foram obtidas para cada quadrante individualmente através da análise da fotografia, de modo que foi possível mensurar a disponibilidade de abrigos, recursos alimentares e de substratos. A quantificação foi feita através da sobreposição de um grid de quadriculas de 10cm² ao quadrante de 1m² (Figura 2). Essa sobreposição foi feita com o auxílio do software CorelDRAW 2018, onde área interna dos quadrantes foi subdividida em 100 quadrados de 10cm de aresta, para facilitar a quantificação. Para cada uma das 100 quadriculas, foi atribuído um valor de 0 a 1 referente à proporção representativa de cada uma das classes de substratos observados.

Dentro da classe de disponibilidade de abrigos foram avaliados: fissuras no solo, tocas no solo, cascalho (2-16mm), clastos (17-64mm), blocos (64-250) e espeleotemas quebrados. A classe recursos orgânicos abrangeu: troncos, galhos, folhas, raízes, guano, planta de pequeno porte e fezes de animais terrestres. Por fim, a classe substrato de granulometria fina incorporou: areia, silte e argila.

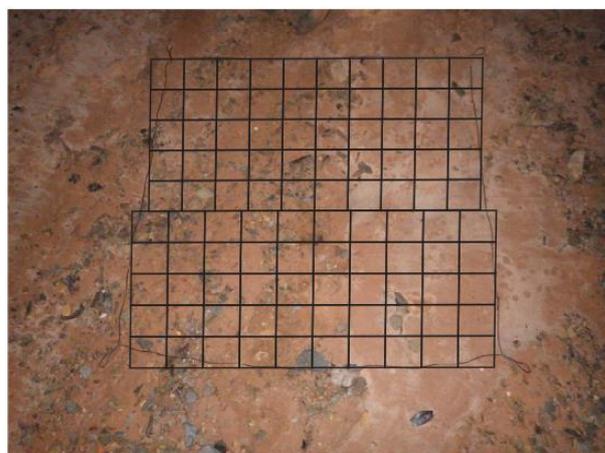


Figura 2: Foto retirada após a coleta do quadrante de entrada da caverna São José II, e após o quadriculamento para mensuração das variáveis de microescala.

Análises de dados

Para as análises que abrangeram os quadrantes dispostos na região de entrada das cavernas, foram utilizados 34 quadrantes, sendo um para cada caverna do estudo. Para a análise de quadrantes de fundo, foram utilizados 31 quadrantes de 31 cavernas, uma vez que três cavernas foram retiradas das análises de microescala para o quadrantes distantes da entrada, já que seus desenvolvimentos lineares eram pequenos, e assim não haviam zonas afóticas, são as cavernas: Gruta do Saco Curto (D.L. 50m), Gruta do Buraco da Chuva (D.L. 40m) e Caverna da Fazenda do Joaquim Rodrigues (D.L. 125m).

Para avaliar os efeitos das variáveis de macroescala (desenvolvimento linear e área da entrada) sobre a riqueza de espécies obtidas para os quadrantes de zonas fóticas e afóticas, foram utilizados modelos lineares generalizados (GLM), sendo utilizada a função “*glm*” do pacote *stats*. A família com melhor adequação aos dados de riqueza para os quadrantes de entrada foi *quasi-poisson*, enquanto que para a riqueza dos quadrantes de zona afótica foi a *Gaussian*. Em seguida testamos se os modelos gerados se diferenciavam significativamente de modelos nulos por meio da função “*anova*” do pacote *stats*.

Posteriormente, verificou-se quais variáveis em microescala (disponibilidade de abrigo, matéria orgânica e substratos de granulometria fina) melhor explicam a riqueza dos quadrantes. Para isso, foram realizadas outras duas análises de GLM. Novamente assumiu-se a distribuição de erros de *quasi-poisson* para os modelos dos quadrantes de zonas fóticas e *Gaussian* para os quadrantes afóticos. Em sequência os modelos gerados foram comparados aos modelos nulos com os mesmos critérios anteriores.

Para os modelos que se diferenciaram dos modelos nulos utilizou-se o critério de seleção de modelos de Akaike de segunda ordem, com $\Delta AICc \leq 2$, utilizando-se a função “*dredge*” do pacote *MuMIn*. Foram considerados todos os modelos gerados com $\Delta AICc \leq 2$.

Por fim, para melhor visualizar os resultados foram construídos gráficos utilizando a função “*ggplot*” do pacote *ggplot2*. Todas as análises foram realizadas utilizando o software R.

3. RESULTADOS

Nas 34 cavernas estudadas, foram encontrados um total de 198 espécies de invertebrados distribuídos em 84 famílias. A média

da riqueza de espécies nos quadrantes de zonas fóticas foi de 4,26, com desvio padrão igual à 3,65, e de 5,2, com desvio padrão igual à 3,7, para os quadrantes afóticas.

Não encontramos relação significativa entre a riqueza amostrada em zonas fóticas das cavernas com o desenvolvimento linear ou com área da entrada. O mesmo padrão foi observado nos quadrantes mais interiores. Em ambos os casos, para as variáveis de macroescala, o modelo nulo foi responsável por melhor explicar a variação de riqueza dos quadrantes (Tabela 1).

Tabela 1: Resultados da seleção de modelos explicativos da riqueza de espécies em quadrantes eufóticos e afóticos em função de variáveis de macroescala. Riqueza de quadrantes eufóticos = Riqueza E; Riqueza de quadrantes afóticos = Riqueza A; Desenvolvimento linear = D.L.; Área da entrada = Área.

Riqueza E ~D.L. + Área, Família = Quasi-poisson				
Variáveis	Estimate	Std. Error	T value	Pr (> t)
Intercept	1.585	2.071e-01	7.652	<0.01
D.L	-5.430e-06	7.378e-05	-0.074	0.942
Área	-2.312e-03	2.646e-03	-0.874	0.389
Riqueza A ~D.L. + Área, Família = Gaussian				
Variáveis	Estimate	Std. Error	T value	Pr (> t)
Intercept	4.209	1.001	4.207	<0.01
D.L	0.001	0.001	0.989	0.332
Área	-0.003	0.013	-0.206	0.838

Em relação à microescala, a riqueza de espécies de zonas fóticas não foi explicada pelas variáveis utilizadas (disponibilidade de abrigos, substratos finos e matéria orgânica).

Tabela 2: Resultados da seleção de modelos explicativos da riqueza de espécies em quadrantes fóticos e afóticos em função de variáveis de microescala. São apresentados somente os modelos com valores de $\Delta AICc \leq 2$. Riqueza de quadrantes eufóticos = Riqueza E; Riqueza de quadrantes afóticos = Riqueza A; Disponibilidade de abrigos = Abrigo; Disponibilidade de matéria orgânica = MO; Disponibilidade de substratos finos = Subs. Finos.

Riqueza E ~ Abrigo + MO + Subs. Finos, Família = Quasi-poisson				
Variáveis	Estimate	Std. Error	T value	Pr (> t)
Intercept	0.883	0.431	2.047	0.049
Abrigo	0.001	0.008	0.169	0.867
MO	0.011	0.007	1.568	0.127
Subs. Finos	0.011	0.006	1.664	0.107
Riqueza A ~ Abrigo + MO + Subs. Finos, Família = Gaussian				

Variáveis	Estimate	Std. Error	T value	Pr (> t)
Intercept	9.079	1.802	5.039	<0.01
Abrigo	-0.047	0.027	-1.697	0.102
MO	-0.009	0.027	-0.313	0.756
Subs.				
Finos	-0.097	0.026	-3.780	<0.01

Para os quadrantes de zona afótica, apesar da disponibilidade de abrigos ter aparecido como uma variável explicativa nos modelos de riqueza (Tabela 2), somente a disponibilidade de substratos finos teve uma relação significativa e negativa com a riqueza (Figura 3, $R_{\text{Ajustado}} = 0.328$, $p = 0,003$). Dessa forma, locais menos estruturados fisicamente, com um maior predomínio de areia, silte e argila, apresentam uma menor riqueza de espécies.

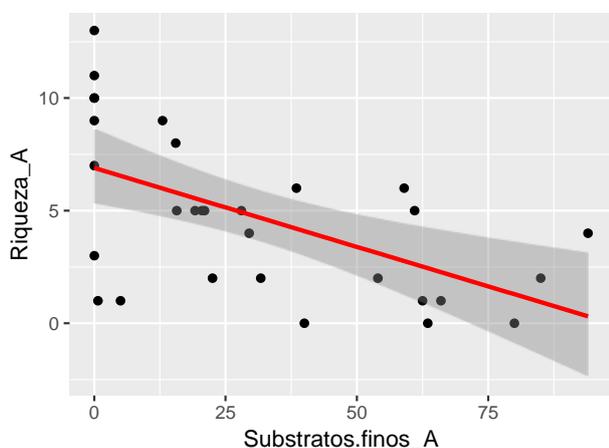


Figura 3: Relação existente entre a riqueza de espécies dos quadrantes afóticos e a disponibilidade de substratos finos.

4. DISCUSSÃO

Diversos estudos apontam que um dos principais fatores influenciadores da riqueza das cavernas, quando se considera uma amostragem completa é o tamanho das cavernas e das entradas (SOUZA-SILA et al., 2011; HOBBS III, 2012; SIMÕES et al. 2014; SIMÕES et al., 2015). Isso se dá pela maior diversidade de habitats e possibilidades de nicho a serem explorados pelas diversas espécies, como observado também em diversos outros ambientes, onde a área é relacionada à riqueza de espécies (ARRHENIUS, 1921; GLEASON, 1922). Entretanto, como observado, ao padronizar a área amostrada o efeito do tamanho das cavernas passa a não influenciar a riqueza de espécies, demonstrando que o incremento na riqueza é cumulativo pela disponibilidade de área e que a riqueza, apesar de variar de quadrante para quadrante, acrescenta um número médio de espécies

semelhante tanto nas proximidades da entrada, quanto nas regiões mais profundas.

A área das entradas, outro fator que remete a uma maior riqueza, devido à maior conectividade do meio epígeo ao hipógeo e conseqüentemente uma maior proporção de zona ecotonal, também perde seu efeito em uma amostragem com área padronizada. Acredita-se que a disponibilidade de nicho seja o fator limitante para a riqueza de espécies em uma área padronizada, sendo assim, até mesmo cavernas com pequenas entradas podem conter quadrantes com disponibilidades de nicho semelhantes a cavernas com grandes entradas.

Em relação à microescala, nenhuma das variáveis mensuradas foi significativa para explicar o padrão de riqueza dos quadrantes de entrada. Acredita-se que, o elevado número de espécies transientes na região ecotonal proporcione um frequente aporte de indivíduos do sistema epígeo para o hipógeo. Este frequente aporte provavelmente inibe o estabelecimento de espécies, a fidelidade de habitats e eleva a alternância das espécies ocorrentes em uma mesma área, mascarando assim a territorialidade das espécies e sua associação com os substratos preferenciais.

Como os recursos orgânicos foram medidos apenas quantitativamente, e não qualitativamente, informações importantes foram perdidas, como monstado por Bahia & Ferreira (2005), que demonstraram que a porcentagem de matéria orgânica, área e o pH dos depósitos de guano são de grande importância na estruturação da comunidade associada a esse tipo de recurso.

Já para a riqueza de espécies dos quadrantes afóticos, observou uma relação negativa com os substratos finos, demonstrando que habitats menos estruturados tendem a comportar menos espécies.

Estudos já realizados demonstraram relações positivas entre disponibilidade de recursos alimentares e disponibilidade de microhabitats com riqueza de espécies em cavernas tropicais (JAFFÉ et al., 2016; FERREIRA et al., 2015; HUMPHREYS, 1991)

A técnica de amostragem por quadrantes se faz mais eficiente quando possui o objetivo de estudar a abundância da caverna (BICHUETTE et al., 2015). No entanto, amostragens empregando apenas uma técnica de área padronizada, nesse caso, de quadrantes, não são eficientes no levantamento de riqueza faunística, já que boa parte das espécies acabam não sendo encontradas nessas áreas, o que nos leva a ter de interpretar os dados obtidos com

uma maior cautela (TOBIN et al., 2013; SCHNEIDER; CULVER, 2004). Como já discutido em outros estudos, para um levantamento de dados mais robusto, recomenda-se utilizar mais de uma técnica de amostragem e preferencialmente mais de um evento amostral (WYNNE et al., 2019).

5. CONCLUSÃO

Verificamos que ao utilizar uma técnica de amostragem com área padronizada, os efeitos de macroescala acabam perdendo sua significância na estruturação da riqueza ali amostrada. Também que habitats mais bem estruturados fisicamente permitem uma maior riqueza de espécies. Por tanto, heterogeneidade é importante para a estruturação da comunidade. Sugerimos que a mensuração dos recursos, quando possível, também considere atributos qualitativos, e não apenas quantitativo. Mais estudos são necessários para averiguar quais variáveis melhor explicam a riqueza de cavernas tanto em macroescala, como, principalmente, em microescala.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P.C.; DE MORAES GONÇALVES, J.L.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ARRHENIUS, O. Species and area. *Journal of Ecology*, v. 9, n. 1, p. 95-99, 1921.
- BAHIA, G.R.; FERREIRA, R.L. Influência das características físicoquímicas e da matéria orgânica de depósitos recentes de guano de morcego na riqueza e diversidade de invertebrados de uma caverna calcária. *Revista Brasileira de Zoociências*, v. 7, n. 1, p.165-180, 2005.
- BARR, T.C.J.; HOLSINGER, J.R. Speciation in cave faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 16, n. 1, p. 313-337, 1985.
- BERNARDI, L.F.O.; MASCARENHAS, J.; BEZERRA, T.M.O.; AUDINO, L.D.; SENA, C.H.; SILVA, L. Considerações sobre as condições climáticas (temperatura e a umidade do ar) em cavidades naturais ferruginosas de Carajás, Parauapebas, Pará. In: RASTEIRO, M.A.; TEIXEIRA-SILVA, C.M.; LACERDA, S.G. (orgs.) CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 34, 2017. Ouro Preto. *Anais*. Campinas: SBE, 2017. p. 289-295. Disponível em: <http://www.cavernas.org.br/anais34cbe/34cbe_289-295.pdf>
- BICHUETTE, M.E.; SIMÕES, L.B.; VON SCHIMONSKY, D.M.; GALLÃO, J.E. Effectiveness of quadratsampling on terrestrial cave fauna survey-a case study in a Neotropical cave. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, v. 37, n. 3, p. 345-351, 2015.
- HANSEN, A.J., DI CASTRI, F.; NAIMAN, R.J. Ecotones: what and why? *Biology International Special Issue*, v. 17, p. 9-46, 1988.
- CECAV. *Anuário estatístico do patrimônio espeleológico brasileiro*. Brasília: CECAV, 2018. Disponível em <<http://www.icmbio.gov.br/cecav/>>. Acesso em: 22 mar. 2019.

6. AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos taxonomistas pelo apoio no refinamento das identificações (L. Bernardi, A. C. Vasconcelos, R. Pereira, A. Brescovit, D. Zeppelini, L. F. Iniesta, L. Ázara, M. Villela); aos colaboradores do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea pelo apoio nas coletas; ao professor Paulo dos Santos Pompeu pelas sugestões; às pessoas que nos guiaram às cavernas amostradas (Santinho, Bira, E. Gomes, E. Veloso, R. Sarmento, Lorão, Aldelice and Nilsinho); aos gestores do Parque Estadual da Lapa Grande, Parque Nacional Cavernas do Peruaçu pelo apoio e recepção; às pessoas que nos auxiliaram com indicação de cavernas e mapas (F. Gonçalves, L. Zogbi, A. Auler and E. Rubioli); Aos grupos de espeleologia que disponibilizaram mapas topográficos (EPL, GBPE and SEE), especialmente ao Espeleogruppo Peter Lund que nos acompanhou em alguns campos; e às instituições financiadoras do projeto (FAPEMIG, processo nº APQ 01281-13, CAPES, UFLA and VALE). RLF CNPq (grant nº 3046821/2014-4).

- FERREIRA, R.L.; MARTINS, V.M.; PAIXÃO; SOUZA-SILVA, M. Spatial and temporal fluctuations of the abundance of Neotropical cave-dwelling moth *Hypena* sp. (Noctuidae, Lepidoptera) influenced by temperature and humidity. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 47-60, 2015.
- GLEASON, H.A. On the relation between species and area. **Ecology**, v. 3, n. 2, p. 158-162, 1922.
- HOBBS III, H.H. Diversity patterns in the United States. In: WHITE, W.B.; CULVER, D.C. (Eds.) **Encyclopedia of Caves**. San Diego: Elsevier Academic Press, 2012. p. 251-264.
- HUMPHREYS, W.F. Experimental re-establishment of pulse-driven populations in a terrestrial troglobite community. **The Journal of Animal Ecology**, p. 609-623, 1991.
- JAFFE, R.; PROUS, X.; ZAMPAULO, R.; GIANNINI, T.C.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; MAURITY, C.; OLIVEIRA, G.; BRANDI, I.V.; SIQUEIRA, J.O. Reconciling mining with the conservation of cave biodiversity: a quantitative baseline to help establish conservation priorities. **PloS one**, v. 11, n. 12, p.1-16, 2016.
- FORD, D.; WILLIAMS, P. **Karst Hydrogeology and Geomorphology**. The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, 2007.
- KOPPEN, W. Das geographische system der klimat. **Handbuch der klimatologie**, p. 46, 1936.
- LANGER, W.H. Potential environmental impacts of quarrying stone in karst: a literature review. **Geological Survey**, p. 1-21, 2001.
- HOWARTH, F.G. High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. **The American Naturalist**, v. 147, p. 65-77, 1993.
- PECK, S.B. The effect of cave entrances on the distribution of cave-inhabiting terrestrial arthropods. **International Journal of Speleology**, v. 8, n. 4, p. 309-321, 1976.
- POULSON, Thomas L.; WHITE, William B. The cave environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971-981, 1969.
- PROUS, X.; FERREIRA, R.L.; JACOBI, C.M. The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. **International Journal of Speleology**, v. 44, n. 2, p. 5, 2015.
- PROUS, X.; FERREIRA, R.L.; MARTINS, R.P. Ecotone delimitation: Epigeian-hypogean transition in cave ecosystems. **Austral Ecology**, v. 29, n. 4, p. 374-382, 2004.
- RABELO, L.M.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. Priority caves for biodiversity conservation in a key karst area of Brazil: comparing the applicability of cave conservation indices. **Biodiversity and Conservation**, p. 1-33, 2018.
- SCHNEIDER, K.; CHRISTMAN, M.C.; FAGAN, W.F. The influence of resource subsidies on cave invertebrates: results from an ecosystem- level manipulation experiment. **Ecology**, v. 92, n. 3, p. 765-776, 2011.
- SCHNEIDER, K.; CULVER, D.C. Estimating subterranean species richness using intensive sampling and rarefaction curves in a high density cave region in West Virginia. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 66, n. 2, p. 39-45, 2004.
- SIMÕES, M.H.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. Cave invertebrates in northwestern Minas Gerais state, Brazil: endemism, threats and conservation priorities. **Acta carsologica**, v. 43, n. 1, p. 159-174, 2014.

- SIMÕES, M.H.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. Cave physical attributes influencing the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 103, 2015.
- SIMÕES, M. H.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Species Richness and Conservation of Caves in the Urucuia River Sub-Basin , a Tributary of the San Francisco River : a Case Study in Caves of Arinos , Minas Gerais, Brazil. **Revista Brasileira de Espeleologia**, v. 2, n. 2, p. 1–17, 2012.
- SOUZA-SILVA, M.; MARTINS, R.P.; FERREIRA, R.L. Trophic dynamics in a neotropical limestone cave. **Subterranean Biology**, v. 9, p. 127, 2011.
- SOUZA-SILVA, M.; NICOLAU, J. C.; FERREIRA, R. L. Comunidades de invertebrados terrestres de três cavernas quartzíticas no vale do mandembe, Luminárias, MG. **Espeleo-tema**, v. 22, n. 1, p. 155–167, 2011. Disponível em: < http://www.cavernas.org.br/espeleo-tema/espeleo-tema_v22_n1_155-167.pdf>.
- SUGAI, L.S.M.; OCHOA-QUINTERO, J.M.; COSTA-PEREIRA, R.; ROQUE, F.O. Beyond aboveground. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 8, p. 2109–2112, 2015.
- TOBIN, B.W.; HUTCHINS, B.T.; SCHWARTZ, B.F. Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave. **International Journal of Speleology**, v. 42, n. 3, p. 4, 2013.
- WYNNE, J.J.; HOWARTH, F.G.; SOMMER, S.; DICKSON, B.G. Judson et al. Fifty years of cave arthropod sampling: techniques and best practices. **International Journal of Speleology**, v. 48, n. 1, p. 33-48, 2019.
- ZAMPAULO, R.A.; LIRIA C.C.S.; SILVA, M.S.; FERREIRA, R.L. Caracterização biológica da Gruta Panaroá, Pains- MG. In: Rasteiro, M.A.; Sarmento, R.L. (Eds). CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 30, 2009, Montes Claros. **ANAIS**. Campinas: SBE, 2009. p. 275-280. Disponível em: < http://www.sbe.com.br/anais30cbe/30cbe_275-280.pdf>.

Anexo 1: Localização, desenvolvimento linear e área da entrada de cada caverna estudada.

Caverna	Município	Latitude	Longitude	Desenvolvimento linear (m)	Área da entrada (m ²)
Boqueirão da Nascente	Montes claros	-16,712649	-43,941677	620	195
Caverna da água do João Ferreira	Itacarambí	-15,009719	-44,132069	150	25
Caverna da Fazenda de Joaquim Rodrigues	Luislândia	-16,21705	-44,643736	125	49
Caverna da Madeira	Varzelândia	-15,62166	-43,965252	400	80
Caverna do Lago	Riacho dos machados	-16,082709	-42,722937	98	30
Caverna do Morrinho	Varzelândia	-15,622715	-43,973832	350	38
Caverna do Morro Grande	Riacho dos machados	-16,141209	-42,784466	94	4,2
Gruta Antonina	Curvelo	-18,706453	-44,402521	250	78
Gruta Antonina II	Curvelo	-18,705144	-44,403056	150	44
Gruta Buraco da Chuva	Jequitaí	-17,088939	-44,563405	40	7,5
Gruta da Porteira	Varzelândia	-15,623438	-43,976243	150	10
Gruta do Apartamento	Lontra	-15,894507	-44,323164	200	8,2
Gruta do Engenho Velho	Lassance	-17,947182	-44,639623	300	33,6
Gruta Espigão I	Coração de Jesus	-16,466653	-44,348604	750	15,5
Gruta Espigão II	Coração de Jesus	-16,467581	-44,347542	200	8
Gruta Mãe de Ná	São João da ponte	-15,806633	-44,001919	150	2,4
Gruta Mamoneiras	Brasília de Minas	-16,400322	-44,493255	450	11,5
Gruta São José II	Ibiracatú	-15,725786	-44,206214	150	81,6
Gruta São José III	Ibiracatú	-15,725886	-44,205272	150	152
Gruta Sumitumba	Coração de Jesus	-16,663	-44,369	200	25
Gruta Zé Avelino I	Varzelândia	-15,607221	-44,054907	2563	210
Lapa Cigana	Coração de Jesus	-16,471524	-44,370402	150	7,5
Lapa d'Água PJ	Presidente Juscelino	-18,563372	-44,128192	600	81
Lapa D'água MOC	Montes claros	-16,707038	-43,920924	1234	78
Lapa de Maria Cobra	Coração de Jesus	-16,752209	-44,395385	500	127,5
Lapa do Baianinho	Ibiracatú	-15,7656	-44,2341	600	44
Lapa do Cipó	Itacarambí	-15,056174	-44,184377	200	198
Lapa do Dim	jequitaí	-17,087961	-44,562505	450	121
Lapa do Índio	Varzelândia	-15,6228	-43,9656	600	4
Lapa Grande	Montes claros	-16,706672	-43,94291	2200	163
Lapa Sem Fim	Luislândia	-16,148575	-44,627803	11890	31,9
Lapas da Lagoinha	jequitaí	-17,090244	-44,564849	420	16,85
Saco Comprido	Curvelo	-18,667236	-44,409988	537	46,5
Saco Curto	Curvelo	-18,666239	-44,406622	50	26

Anexo 2: Dados referentes às variáveis de microescala dos quadrantes posicionados próximos à entrada, em porcentagem.

Caverna	Disponibilidade de abrigo (%)	Recursos orgânicos (%)	Substrato fino (%)	Riqueza de espécies
Boqueirão da Nascente	69.5	0	0	3
Caverna da água do João Ferreira	28.5	21.5	27	4
Caverna da Fazenda do Joaquim Rodrigues	6.5	0	28	13
Caverna da Madeira	5	8	53	0
Caverna do Lago	2.5	29.7	35.6	2
Caverna do Morrinho	11.1	5	38.3	2
Caverna do Morro Grande	21	4.5	74.5	1
Gruta Antonina	27.5	0	0	3
Gruta Antonina II	0	4.8	12.8	5
Gruta Buraco da Chuva	0	85.4	14.6	10
Gruta da Porteira	38	0	50	1
Gruta do Apartamento	99.5	0.5	0	2
Gruta do Engenho Velho	58	2	2	3
Gruta Espigão I	9.8	9.2	2.3	3
Gruta Espigão II	8.3	76.2	13.2	4
Gruta Mãe de Ná	2	38	15	0
Gruta Mamoneiras	12.5	22	42	6
Gruta São José II	9	40	0	3
Gruta São José III	2	34	29	4
Gruta Sumitumba	2	9	89	12
Gruta Zé Avelino I	0	43	52	8
Lapa Cigana	9	25	66	15
Lapa d'água PJ	27	4	0	4
Lapa d'água MOC	5	0.3	10	2
Lapa de Maria Cobra	0	32	68	5
Lapa do Baianinho	56.7	9.75	10	3
Lapa do Cipó	55.8	0	10.6	1
Lapa do Dim	7	0	46.5	1
Lapa do Índio	19	36	45	7
Lapa Grande	9	8	40	2
Lapa Sem fim	0	29.5	25	4
Lapas da Lagoinha	15	3	39.5	2
Saco Comprido	55.5	5	7.5	3
Saco Curto	74	3	2	7

Anexo 3: Dados referentes às variáveis de microescala dos quadrantes posicionados no fundo da caverna, em porcentagem.

Caverna	Disponibilidade de abrigo (%)	Recursos orgânicos (%)	Substrato fino (%)	Riqueza de espécies
Boqueirão da Nascente	0	0	94	4
Caverna da água do João Ferreira	5.5	14.5	62.5	1
Caverna da Madeira	1	2	38.5	6
Caverna do Lago	0	72.5	13	9
Caverna do Morrinho	12	10	0	10
Caverna do Morro Grande	9	32	59	6
Gruta Antonina	94	0.75	0.7	1
Gruta Antonina II	0	8	85	2
Gruta da Porteira	14	25	61	5
Gruta do Apartamento	20.2	0	0	11
Gruta do Engenho Velho	65	35	0	10
Gruta Espigão I	7	13.5	66	1
Gruta Espigão II	30.5	17	15.5	8
Gruta Mãe de Ná	18	0	31.7	2
Gruta Mamoneiras	2.3	75	15.7	5
Gruta São José II	5	9	80	0
Gruta São José III	62.5	5	22.5	2
Gruta Sumitumba	3	18	40	0
Gruta Zé Avelino I	55	18	0	13
Lapa Cigana	46	0	54	2
Lapa d'água PJ	72	3	0	9
Lapa d'água MOC	5	2	21	5
Lapa de Maria Cobra	0	36.5	63.5	0
Lapa do Baianinho	12.5	13.5	29.5	4
Lapa do Cipó	29.45	35.7	0	7
Lapa do Dim	22	9	28	5
Lapa do Índio	80	12	0	3
Lapa Grande	72	0	5	1
Lapa Sem fim	7	1	0	12
Lapas da Lagoinha	0	80	19.2	5
Saco Comprido	8	68.5	20.5	5