



ANAIS do 37º Congresso Brasileiro de Espeleologia

Curitiba - Paraná, 26 a 29 de julho de 2023



O artigo a seguir é parte integrante dos Anais do 37º Congresso Brasileiro de Espeleologia, disponível gratuitamente em www.cavernas.org.br.

Sugerimos a seguinte citação para este artigo:

MERLO, R. L. S.; SILVA, A. C. O.; SANTOS JÚNIOR, G. A.; SILVA, M. S.; FERREIRA, R. L.. Seleção de microhabitats por *Pseudochthonius* spp. (Arachnida: Pseudoscorpiones), em habitat subterrâneo superficial tropical. In: MISE, K. M.; GUIMARÃES, G. B.. (orgs.) CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 37, 2023. Curitiba. *Anais...* Campinas: SBE, 2023. p.283-291. Disponível em: <http://www.cavernas.org.br/anais37cbe/37cbe_283-291.pdf>. Acesso em: *data do acesso*.

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

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 HABITATS*

Rayanne Lays Sant'Ana MERLO^{1,2}; Ana Carolina de Oliveira SILVA³; Gilson Argolo dos SANTOS JÚNIOR⁴; Marconi Souza SILVA^{1,2}; Rodrigo Lopes FERREIRA^{1,2}

¹ Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (www.biologiasubterranea.com.br), Departamento de Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Lavras, Cx Postal 3037, Campus sede

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil

³ Bióloga pela Universidade Federal de Lavras

⁴ Biólogo e Mestre em Ecologia Aplicada pela Universidade Federal de Lavras

Contatos: rayannelays@outlook.com; ana_carol_ina34@hotmail.com; gilsonjr_2006@hotmail.com; marconisilva@ufla.br; drops@ufla.br.

Resumo

Os fatores que determinam os padrões de distribuição e abundância de *Pseudochthonius* sp. no habitat subterrâneo superficial (HSS) ainda são praticamente desconhecidos. Neste estudo, foram feitas análises com base nas variáveis que poderiam afetar a distribuição e riqueza destes organismos. Além disso, foi realizada uma análise de marginalidade de nicho (OMI), que possibilitou verificar que há uma leve sobreposição do nicho das duas espécies estudadas. O maior número de indivíduos encontrados corresponde a uma nova espécie troglomórfica de *Pseudochthonius*, associada às camadas mais profundas do HSS, que são climaticamente mais estáveis. Com a influência do aumento da pluviosidade e da umidade, essa distribuição pode ser afetada de forma que os *Pseudochthonius* troglomórficos subam para os estratos medianos, deixando assim as camadas mais profundas do habitat subterrâneo superficial.

Palavras-Chave: Fauna subterrânea; Pseudoescorpiões; Troglomorfismo.

Abstract

The factors that determine the distribution and abundance patterns of Pseudochthonius sp. in the superficial subterranean habitat (SSH) are still largely unknown. In this study, analyses were conducted based on variables that could affect the distribution and richness of these organisms. Additionally, a niche marginality analysis (OMI) was performed, which revealed a slight niche overlap between the two studied species. The highest number of individuals found corresponds to a new troglomorphic species of Pseudochthonius, associated with the deeper layers of the SSH, which are more climatically stable. With the influence of increased rainfall and humidity, this distribution may be affected in a way that troglomorphic Pseudochthonius move up to the middle strata, thus leaving the deeper layers of the superficial subterranean habitat.

Keywords: Subterranean fauna; Pseudoscorpiones; Troglomorphism.

1. INTRODUÇÃO

Os Habitats Subterrâneos Superficiais (HSS) representam uma região de transição entre a superfície do solo e a rocha matriz, incluindo desde espaços em tubos de lava e serrapilheira até as fissuras encontradas nas rochas mais profundas (CULVER; PIPAN, 2008; CULVER; PIPAN, 2009). 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 (CULVER; PIPAN, 2010).

A classificação de HSS em regiões cársticas tropicais consiste em um conjunto de espaços entre fragmentos de rochas, cobertos pelo solo e que são formados principalmente pelo intemperismo das rochas. Essas singularidades conferem aos HSS a característica de corredor biológico subterrâneo, assim como um refúgio climático para algumas espécies em situações adversas de clima, tendo a sua importância reforçada na perspectiva de conservação (RU-

ZICKA, 1993; HERNANDO; RIBERA; VOGLER, 1999; RUZICKA *et al.*, 2012; ORTUNÕ *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). 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 ocorre devido à estabilidade dos parâmetros ambientais, como temperatura e umidade em partes profundas das cavernas ao longo do ano (CERQUEIRA, 2018).

Como resultado, tem-se a formação de padrões de comunidade específicos ao longo de um gradiente de profundidade (BELLÉS, 1991; CULVER; PIPAN, 2010; LEDESMA *et al.*, 2020). Dessa forma, organismos especializados em viver no ambiente subterrâneo, como espécies troglóbias, são frequentemente distribuídas de forma desigual no espaço e no tempo (CULVER; SKET, 2002; MAMMOLA *et al.*, 2021).

Um dos grupos mais comuns encontrados nesses ambientes são os Pseudoescorpiões. Dentre eles, espécies do gênero *Pseudochthonius* possuem representantes troglomórficos, cujas especializações mais comuns são a redução ou ausência dos olhos e a despigmentação corporal, além do alongamento dos apêndices, fundamental para a orientação, predação e defesa em ambientes com ausência permanente de luz (CHISTIANSSEN, 2012).

Diante disso, os objetivos deste estudo foram: (1) observar a influência das variáveis ambientais na distribuição e/ou abundância de duas espécies de *Pseudochthonius* (uma troglomórfica e outra não troglomórfica) no HSS e (2) avaliar os níveis de sobreposição de nicho entre as espécies estudadas.

Como hipóteses, tem-se que a influência das variáveis ambientais na distribuição e abundância das espécies estudadas é significativa, e que há sobreposição de nichos entre as espécies estudadas.

2. METODOLOGIA

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 *et al.*, 2013). A região está localizada na porção sul do Grupo Bambuí e apresenta paisagem constituída de maciços isolados e corredores de diáclases, separados por um relevo aplainado com a presença de dolinas, uvalas, sumidouros, surgências, vales cegos e um endocarste altamente desenvolvido (TIMO, 2022).

Além da 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 são o Cerrado e a Mata Atlântica (CASTRO-SOUZA; JUNTA; FERREIRA, 2020).

Amostragem de Pseudoescorpiões

Para avaliar a distribuição de pseudoescorpiões no HSS, foram analisadas amostras oriundas de armadilhas adaptadas de Schlick-Steiner & Steiner (2000), instaladas em trincheiras escavadas no solo (Figura 1), e que foram vistoriadas mensalmente por um período de um ano. 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 (borda da mata). Foram instaladas três armadilhas em cada local, equidistantes 30 cm entre si. Em cada uma das áreas, dois conjuntos de triplicatas foram instalados, totalizando 18 conjuntos de armadilhas (6 triplicatas). Cada armadilha era composta por 10 coletores individuais sobrepostos e independentes. Desta forma, cada coletor permitia somente a coleta de invertebrados do extrato onde se situava. Cada triplicata (instalada em cada trincheira) consistia, desta forma, de 30 coletores individuais, posicionados desde 5 até 95 cm da superfície (três coletores por nível).

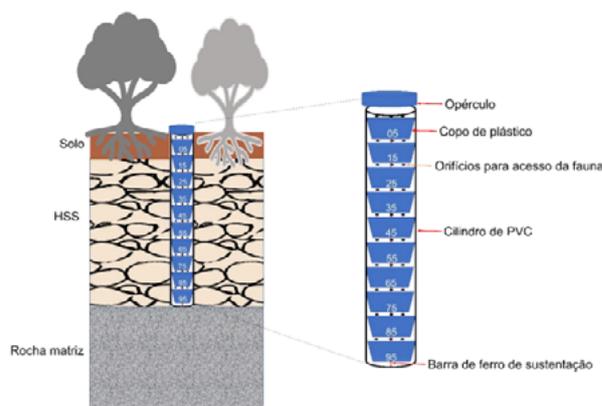


Figure 1: modelo de armadilha adaptada de Schlick-Steiner (2000), mostrando os diferentes níveis de profundidade e a forma de inserção da armadilha no HSS.

Triagem e identificação dos Pseudoscorpiones

Em laboratório, com o auxílio de um estereomicroscópio, os espécimes foram contabilizados e agrupados em morfótipos, sendo que a espécie 1 apresenta caracteres troglomórficos e a espécie 2 é desprovida destes caracteres. Levou-se em consideração características importantes para a definição de troglomorfismos neste grupo, sendo elas: alongamento de apêndices, redução ou ausência de olhos e despigmentação (HARVEY, 1992).

Amostragem de dados abióticos do HSS

A temperatura foi medida continuamente a cada quatro horas durante todo o período de estudo, com o auxílio de *Data loggers*.

Foram retiradas amostras do solo antes da instalação das armadilhas. As amostras de solo foram enviadas ao Departamento de Ciência do Solo, da Universidade Federal de Lavras, para serem feitas análises correspondentes ao pH, quantidade de macronutrientes e de micronutrientes.

Para a amostragem de dados abióticos na região de estudo, utilizou-se uma planilha gerada pelo Instituto Nacional de Meteorologia – INMET – referente à cidade de Formiga (cidade mais próxima da região de Pains onde está localizada a Estação Automática) para obtenção dos valores de precipitação geral, para assim se identificar os períodos de chuva e seca da região estudada.

Análise de dados

A abundância das duas espécies de pseudoescorpiões foi determinada por meio da contagem do número de indivíduos encontrados para cada morfótipo.

Foram calculadas médias mensais dos valores de temperatura que foram medidos durante todo o período de estudo.

Foi utilizada a Anosim (análise de similaridade) para observar se há diferença significativa entre as variáveis (profundidade, local, estação, mês e ano)

Para verificar se houve diferença significativa entre as variáveis ambientais (profundidade, pH, macroporosidade, microporosidade, pluviosidade, umidade, temperatura da armadilha e temperatura externa), foi feito um DistLM, usando o critério de seleção AICc.

Para avaliar as relações entre abundância e profundidade para as duas espécies de *Pseudochthonius*, foi feita uma regressão linear múltipla (GLM).

Para verificar os valores das variáveis abióticas, de acordo com os períodos de seca e chuva, foi feito um teste de média Kruskal-Wallis, ressaltando que, para todas as análises, foi utilizado um nível de significância de 0,05 ($p < 0,05$).

Para verificar a seleção de habitats pelas espécies de *Pseudochthonius*, foi utilizada uma Análise de Marginalidade de Nicho (“Outlying Mean Index” - OMI), que 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).

Para que as análises de OMI sejam realizadas, é necessário verificarmos a correlação das variáveis ambientais pelo método de Spearman através do pacote “Performance Analytics” (SHUMWAY; STOFFER, 2006). Após isso, foram resumidos os padrões de covariação entre as características físicas e microclimáticas realizando uma análise de componentes principais (PCA). O nicho de cada espécie foi calculado e plotado no nicho ambiental.

O teste de Monte Carlo, com 9999 permutações, foi utilizado para avaliar a significância da marginalidade média de cada espécie e de nicho (DOLÉDEC; CHESSEL; GIMARET-CARPENTIER, 2000). Para estas análises, foram utilizadas as seguintes variáveis: uso do local, pluviosidade, pH e profundidade.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Regime de temperatura

Durante o período de coleta, a média máxima externa foi de 22°C (sd= ± 2,33) e a média mínima foi de 20°C (sd= ± 2,49). Houve variação na temperatura das armadilhas, sendo o menor valor registrado na profundidade de 15 cm (15°C) e o maior valor na profundidade de 5 cm (23,9°C). Em camadas mais profundas (55-95 cm), a temperatura variou de 17°C a 23,5°C.

Distribuição de Pseudoescorpiones

Ao longo dos 12 meses de coleta, as duas espécies do gênero *Pseudochthonius* apresentaram um total de 82 indivíduos da espécie 1 (troglomórfica) e 78 indivíduos da espécie 2 (não troglomórfica).

De acordo com o teste de Kruskal-Wallis, há diferença significativa entre os fatores abióticos estudados. Foi identificado também que há diferença significativa entre a distribuição e abundância de *Pseudochthonius* em relação à temperatura (Figura 2).

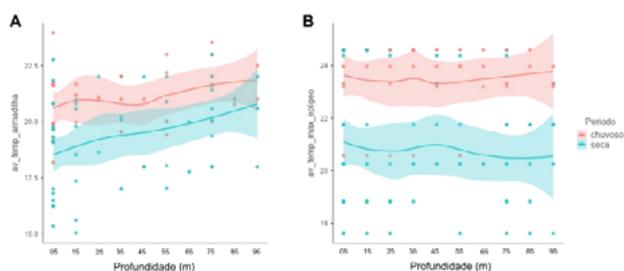


Figura 2: variação da temperatura nas armadilhas e da temperatura máxima no período chuvoso e seco, mostrando que à medida em que a profundidade aumenta, a temperatura nos dois períodos é similar (A), no meio epígeo as temperaturas se diferem nos dois períodos (B).

O maior número de indivíduos de *Pseudochthonius* sp. troglomórficos foi observado no entorno da caverna Brega e da caverna Angá dos Negros, correspondendo a 62 e 18 indivíduos, respectivamente. Apenas dois indivíduos troglomórficos foram coletados no entorno da caverna Loca d'Água. 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 troglomórfico (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. Nenhuma das variáveis testadas apresentou correlação (Figura 3).

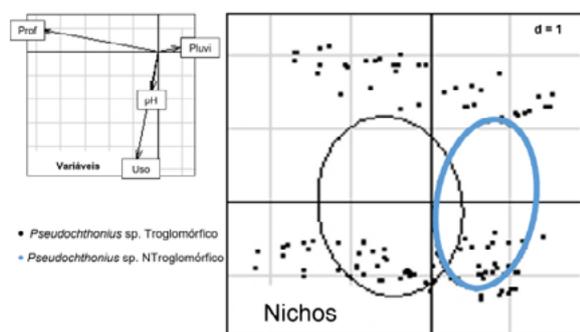


Figura 3: Outlying Marginality Index (OMI) apresentando as variáveis determinantes na seleção de habitats da espécie de *Pseudochthonius* sp. troglomórfica (em preto) e da espécie de *Pseudochthonius* sp. não troglomórfica (em azul), de acordo com as variáveis: pluviosidade (pluvi), profundidade (prof), pH e uso do solo (uso).

O HSS tem sido considerado um habitat propício para a existência de espécies de invertebrados troglomórficos e não troglomórficos, visto que apresenta condições ambientais adequadas para a sua sobrevivência (UENÓ, 1987; MAMMOLA *et al.*, 2016), incluindo as espécies de *Pseudochthonius*. O HSS é caracterizado por permitir fácil acesso a nutrientes em camadas superiores. Além disso, apresenta pouca variação com relação ao microclima, tornando-se em um espaço mais estável quando comparado a ambientes epígeos (RENDOS; MOCK; JÁSZAY,

2012). 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 habitat subterrâneo superficial é a ausência de luz. Devido à ausência de luminosidade nessas regiões, não ocorre o processo de fotossíntese, o que implica na baixa disponibilidade de nutrientes e de recursos tróficos (PIPAN; CULVER, 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; MOCK; JÁSZAY, 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; PIPAN, 2013).

Foi apontado por Racovitza (1907) que o habitat natural dos artrópodes troglomórficos e troglóbios são essas fissuras das rochas determinadas como habitat subterrâneo superficial. Houve influência significativa das variáveis ambientais estudadas, tais como profundidade, pH, umidade epígea, temperatura, microporosidade do solo e pluviosidade, na distribuição e na abundância de *Pseudochthonius*. Além disso, o aumento da abundância de espécimes de *Pseudochthonius* troglomórficos com o aumento da temperatura hipógea e umidade epígea provavelmente está relacionado ao 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) têm sua distribuição associada a locais mais profundos e úmidos (NOVAK; MATIAZ; SASKA; FRANC, 2012; TOBIN; HUTCHINS; SCHWARTZ, 2013; SOUZA-SILVA *et al.*, 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; HUTCHINS; SCHWARTZ,

2013; BARR; HOLSINGER, 1985). Assim, é provável que os *Pseudochthonius* troglomórficos não tolerem locais mais próximos à 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 outros pequenos artrópodes) (LEVI, 1953; WEYGOLD, 1969; HARVEY, 1986; PEDROSO, 2007).

Em relação à porosidade, alguns estudos têm mostrado que em solos mais porosos os invertebrados conseguem se deslocar mais facilmente, orientando-se em busca de umidade e recursos alimentares (WENDLING *et al.*, 2012; MAMMOLA *et al.*, 2021).

Apesar das adaptações de algumas espécies de pseudoescorpiões ao ambiente subterrâneo, estudos mostraram que as espécies subterrâneas têm menor tolerância às temperaturas extremamente altas por um longo período quando comparadas a táxons que vivem na superfície (MAMMOLA *et al.*, 2019; PALLARÉS *et al.*, 2019; COLADO *et al.*, 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 microbiológica. Se o solo apresentar um valor de pH ácido (< 7,0), a atividade dos microrganismos responsáveis pela decomposição da matéria orgânica será afetada negativamente, havendo redução das populações desses microrganismos (MCCAULEY; JONES; 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; GOLÇALVES, 1987; FERREIRA; 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; 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 *et al.*, 2017).

Estudos mostraram que a pluviosidade é uma das variáveis que influencia a abundância dos pseudoescorpiões, visto que 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 presente estudo. Como a comunidade de pseudoescorpiões responde rapidamente às variações ambientais (AGUIAR; GUALBERTO; FRANKLIN, 2006; SILVA *et al.*, 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 micro-habitats mais específicos, de modo que a pluviosidade seja uma variável preditora na distribuição das espécies de pseudoescorpiões (AGUIAR; GUALBERTO; FRANKLIN, 2006).

4. CONCLUSÕES

Embora as regiões temperadas e tropicais sejam bastante distintas em muitos atributos, 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, o HSS é uma fonte de informações sobre algumas espécies da fauna subterrânea, reforçando assim a necessidade de estudos que visem suavizar conseqüências. Isso reforça a importância da conservação dos mais diversos habitats subterrâneos superficiais.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, N. O.; GUALBERTO, T. L.; FRANKLIN, E. 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, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000500004>
- BARR, T. C.; HOLSINGER J. R. Speciation in cave faunas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 313–337, 1985. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/2097051>
- BELLÉS, X. Survival, opportunism and convenience in the processes of cave colonization by terrestrial faunas. **Oecologia aquatica**, 10 (10), 325–335. Disponível em: <https://orcid.org/0000-0002-1566-303X>
- CASTRO-SOUZA, R. A.; JUNTA, V. G. P.; FERREIRA, R. L. 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, 2020.
- CERQUEIRA, R. F. V. Invertebrados cavernícolas em um sistema cárstico neotropical: influência do habitat físico na estruturação das comunidades. Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Ecologia), Universidade Federal de São João Del Rei, São João Del Rei, 2018.
- CHRISTIANSEN, K. A. Morphological adaptations. In Encyclopedia of caves (pp. 517–528). **Academic Press**.
- COLADO, R.; GARÍA-MESEQUER A. J.; MÍRON-GATON, J. M.; BOTELLA-CRUZ, M.; PALLARÉS, S.; SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ, D. Thermal tolerance and vulnerability to climate change in subterranean species: a case study using an Iberian endemic pseudoscorpion. **Insect Conservation and Diversity**, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/icad.12541>
- COLADO, R.; PALLARÉS, S.; FRESNEDA, J.; MAMMOLA, S.; RIZZO, V.; SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ, D. Climatic stability, not average habitat temperature, determines thermal tolerance of subterranean beetles. **Ecology**, 103 (4), e 3629, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ecy.3629>
- CULLINGFORD, C. H. D. British caving: An introduction to speleology. Routledge and K. Paul, London, 1962.
- CULVER, D. C.; SKET, B. Biological monitoring in caves. **Acta Carsologica**, 31, 55-64, 2002. Disponível em: <https://doi.org/10.3986/ac.v31i1.403>
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. Superficial subterranean habitats-gateway to the subterranean realm. **Cave and Karst Science**, v. 35, n. 1–2, p. 5–12, 2008.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats. **Biology of Habitats**. Oxford University Press, 2009. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1093/oso/9780198820765.001.0001>
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. Climate, abiotic factors, and the evolution of subterranean life. **Acta Carsologica** 39(3): 577–586, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.3986/ac.v39i3.85>
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. Subterranean Ecosystems. In: Levin S.A. (ed.) Encyclopedia of Biodiversity, second edition, Volume 7, pp. 49–62. 2013. Waltham, MA: **Academic Press**. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.3390/d12050209>
- DOLÉDEC, S.; CHESSEL, D.; GIMARET-CARPENTIER, C. Niche separation in community analysis: a new method. **Ecology** 81 (10) 2914–2927, 2000. Disponível em: [https://doi.org/10.1890/00129658\(2000\)081\[2914:NSICAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/00129658(2000)081[2914:NSICAA]2.0.CO;2)
- ELTON, C. S. The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. **J. Anim. Ecol.** 42: 55–103, 1973. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/3406>

- FERREIRA, R. L.; MARQUES, M. M. 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, 1998. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0301-80591998000300007>
- HARVEY, M. S. The systematics and biology of pseudoscorpions. Pp. 75–85, 1986. In **Australian Arachnology**. Australian Entomological Society, Brisbane.
- HARVEY, M. S. The phylogeny and classification of the Pseudoscorpionida (Chelicerata: Arachnida). **Invertebrate Systematics**, v. 6, n. 6, p. 1373–1435, 1992. Disponível EM <https://doi.org/10.1071/IT9921373>
- HERNANDO, C.; RIBERA, I.; VOGLER, A. P. 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, 1999.
- HOWARTH, F. G. The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. **Evolution**, 34, 394–406, 1980. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/2407402>
- KOZEL, P.; PIPAN, T.; MAMMOLA, S.; CULVER, D. C.; NOVAK, T. Distributional dynamics of a specialized subterranean community oppose the classical understanding of the preferred subterranean habitats. **Invertebr Biol** 138 (3): e12254, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ivb.12254>
- LEDESMA, E.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; BAQUERO, E.; JORDANA, R.; DE CASTRO, A.; OUTUNÕ, V. M. Arthropod biodiversity patterns point to the Mesovoid Shallow Substratum (MSS) as a climate refugium. **Zoology**, v. 141, p. 125771, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.zool.2020.125771>
- LEVI, H. W. Observations on two species of pseudoscorpions. **Canadian Entomologist** 85: 55–62, 1953.
- MAMMOLA, S.; GIACHINO, P. M.; PIANO, E.; JONES, A.; BARBERIS, M. BADINO, G.; ISAIÁ, M. 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, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1413-9>
- MAMMOLA, S.; CARDOSO, P.; CULVER, D. C.; DEHARVENG, L.; FERREIRA, R. L.; FISER, C.; ZAGMAJSTER, M. Fišer C, Zagmajster. Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems. **BioScience**, 69(8), 641–650, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/biosci/biz064>
- MAMMOLA, S.; LUNGI, E.; BILANDZIJA, H.; CARDOSO, P.; GRIMM, V.; SCHMIDT, S. I.; MARTÍNEZ, A. 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, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ece3.7556>
- MELO, P. H. A. D.; LOMBARDI, J. A.; SALINO, A.; CARVALHO, D. A. D. Floristic composition of angiosperms in the karst of upper São Francisco river, Minas Gerais state, Brazil. *Rodriguésia*, 64(1), 29–36, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S2175-78602013000100004>
- MCCAULEY, A.; JONES, C.; JACOBSEN, J. Soil pH and organic matter. **Nutrient management module**, 8(2), 1–12, 2009.
- NOVAK, T.; MATIAZ, P.; SASKA, L.; FRANC (2012). Duality of terrestrial subterranean fauna. **Int J Speleol** 41:181–188, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.5>
- ORTUNÕ, V. M.; GILGADO, J. D.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; SENDRA, A.; PÉREZ-SUÁREZ, G.; HERRERO-BORGOÑÓN, J. J. The “alluvial mesovoid shallow substratum”, a new subterranean habitat. **PLoS One**, v. 8, n. 10, p. e76311, 2013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076311>
- PALLARÉS, S. R.; COLADO, T.; PÉREZ-FERNÁNDEZ, T.; WESENER, I. RIBERA, SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ, D. “Heat Tolerance and Acclimation Capacity in Subterranean Arthropods Living under Common and Stable Thermal Conditions.” **Ecology and Evolution** 9 (24): 13731–9, 2019. Disponí-

vel em: <https://doi.org/10.1002/ece3.5782>

- PEDROSO, E. T. História natural e comportamento no pseudoescorpião social **Paratemnoides nidificator** (Balzan, 1888) (Arachnida): Cuidado parental, cooperação e divisão de trabalho, 2007.
- PIPAN, T.; CULVER, D. C. Regional species richness in an obligate subterranean dwelling fauna–epikarst copepods. **Journal of Biogeography**, 34(5), 854-861, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01667.x>
- PIPAN, T.; LOPEZ, H.; OROMI, P.; POLAK, S.; CULVER, D. C. Temperature variation and the presence of troglóbionts in terrestrial shallow subterranean habitats. **Journal of Natural History**, v. 45, n. 3–4, p. 253–273, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/00222933.2010.523797>
- PIPAN, T.; CULVER, D. C. Convergence and divergence in the subterranean realm: a reassessment. **Biological journal of the Linnean Society**, 107(1), 1–14, 2012. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01964.x>
- RACOVITZA, E. G. 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, 1907. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.11.004>
- RENDOS, M.; MOCK, A.; JÁSZAY, T. Spatial and temporal dynamics of invertebrates dwelling karstic meso-void shallow substratum of Sivec National Nature Reserve (Slovakia), with emphasis on Coleoptera. **Biologia**, v. 67, n. 6, p. 1143–1151, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.2478/s11756-012-0113-y>
- RUZICKA, V. Stony debris ecosystems-sources of landscape diversity. **Ekologia (Bratislava)/Ecology (Bratislava)**, 12 (3), 291–298, 1993.
- RUZICKA, V.; ZECHARDA, M.; NEMCOVA, L.; SMILAUER, P.; NEKOLA, J. C. Periglacial microclimate in low-altitude scree slopes supports relict biodiversity. **J. Nat. Hist.** 46, 2145–2157, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.707248>
- SANTOS, D. P.; SANTOS, G. G.; SANTOS, I. L. D.; SCHOSSLER, T. R.; NIVA, C. C.; MARCHÃO, R. L. Caracterização da macrofauna edáfica em sistemas de produção de grãos no Sudoeste do Piauí. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 51, p. 1466–1475, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2016000900045>
- SCHLICKL, V. B. C.; STEINER, F. M. Eine neue Subterrannfalle and Fänge aus Kärnten. **Carinthia II** 190: 475–482, 2000.
- SHUMWAY, R. H.; STOFFER, D. S. Time series regression and exploratory data analysis. **Time Series Analysis and Its Applications: With R Examples**, 48–83, 2006. Disponível em: https://doi.org/10.1007/0-387-36276-2_2
- SILVA, G. C.; NETO, S. E. A.; SILVA, A. N.; DE ALMEIDA, W. A. 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, 2017.
- SOUZA-SILVA, M.; CERQUEIRA, R. F. V.; PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. 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, 2021. Disponível em: <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.
- TIMO, M. B. Caracterização geomorfológica da região cárstica Arcos-Pains e de seus sistemas cársticos. **Cader-**

no de Geografia, v. 32, n. 68, p. 191, 2022. Disponível: <https://doi.org/10.5752/P.2318-2962.2022v-32n68p191>

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. **Int J Speleol** 42: 203–214, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.5038/1827-806X.42.3.4>

UÉNO, S. I. The derivation of terrestrial cave animals. **Zoological Science**, 4(4), 593–606, 1987.

VALLEJO, L. R.; FONSECA, C. L.; GOLÇALVES, D. R. P. Estudo comparativo da mesofauna do solo entre áreas de *Eucalyptus citriodora* e mata secundária heterogênea. **Rev. Brasil. Biol.** 47: 363–370, 1987.

WENDLING, B.; VINHAL-FREITAS, I. C.; OLIVEIRA, R. C. D.; BABATA, M. M.; BORGES, E. N. 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, 2012.

WEYGOLDT, P. The biology of pseudoscorpions. Cambridge Mass. **Harvard Univ. Press.**; p.145, 1969

ZAMPAULO, R. A. (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.