



# 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](http://www.cavernas.org.br).

Sugerimos a seguinte citação para este artigo:

VENÂNCIO, P. C. R.; FERREIRA, R. L.; SOUZA-SILVA, M.. A influência de elementos do substrato na dinâmica temporal e espacial de comunidades de invertebrados em cavernas. In: MISE, K. M.; GUIMARÃES, G. B.. (orgs.) CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 37, 2023. Curitiba. *Anais...* Campinas: SBE, 2023. p.402-410. Disponível em: <[http://www.cavernas.org.br/anais37cbe/37cbe\\_402-410.pdf](http://www.cavernas.org.br/anais37cbe/37cbe_402-410.pdf)>. Acesso em: *data do acesso*.

Esta é uma publicação da Sociedade Brasileira de Espeleologia.  
Consulte outras obras disponíveis em [www.cavernas.org.br](http://www.cavernas.org.br)

# A INFLUÊNCIA DE ELEMENTOS DO SUBSTRATO NA DINÂMICA TEMPORAL E ESPACIAL DE COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS EM CAVERNAS

*THE INFLUENCE OF HABITAT CHARACTERISTICS ON THE TEMPORAL AND SPATIAL DYNAMICS OF INVERTEBRATE COMMUNITIES IN CAVES.*

**Paulo César Reis-VENÂNCIO (1,2); Rodrigo Lopes FERREIRA (1), Marconi SOUZA-SILVA (1)**

(1) Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (CEBS), Departamento de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Naturais, Universidade Federal de Lavras, Campus Universitário, CEP 37200-900, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

(2) Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Departamento de Ecologia e Conservação (DEC), Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

**Contatos:** [paulocv55@hotmail.com](mailto:paulocv55@hotmail.com); [drops@dbi.ufla.br](mailto:drops@dbi.ufla.br); [marconisilva@dbi.ufla.br](mailto:marconisilva@dbi.ufla.br).

## Resumo

Neste estudo, utilizamos uma abordagem estatística multimodal para avaliar a influência dos componentes físicos, tróficos e de abrigo na estruturação espacial e temporal das comunidades de invertebrados terrestres em cavernas calcárias localizadas em Iuiú e Malhada, sudoeste da Bahia. Sete cavernas foram amostradas durante dois eventos distintos, em 2016 e 2021, ambos durante o período de seca do ano. Quadrantes de 1 x 1 m foram usados para coleta de invertebrados e medir os componentes de substrato orgânicos e inorgânicos. A riqueza de espécies e composição permaneceram constantes entre os eventos amostrais, indicando que as cavernas podem apresentar uma capacidade de carga ecológica estável ao longo do tempo. O aumento na riqueza de espécies foi influenciado pela quantidade de matacões em ambos os eventos amostrais, trazendo a importância da heterogeneidade ambiental, mesmo a longo prazo. Esses resultados enfatizam a importância da manutenção de elementos-chave para a conservação dessas comunidades.

**Palavras-Chave:** Escala temporal; Heterogeneidade ambiental; Conservação; Riqueza de espécies.

## Abstract

*In this study, we used a multimodal statistical approach to assess the influence of physical, trophic, and shelter components on the spatial and temporal structuring of terrestrial invertebrate communities in limestone caves located in Iuiú and Malhada, southwestern Bahia. Seven caves were sampled during two distinct events, in 2016 and 2021, both during the dry season. 1 x 1 m quadrants were used for invertebrate collection and to measure organic and inorganic substrate components. Species richness and composition remained constant between sampling events, indicating that caves may exhibit a stable ecological carrying capacity over time. The increase in species richness was influenced by the amount of boulders in both sampling events, highlighting the importance of environmental heterogeneity even in the long term. These results emphasize the importance of maintaining key elements for the conservation of these communities.*

**Keywords:** Temporal scale; Environmental heterogeneity; Conservation; Species richness.

## 1. INTRODUÇÃO

Os sistemas cársticos ao redor do mundo enfrentam inúmeras ameaças antrópicas, incluindo o desmatamento, a perda de habitat, a exploração mineral e a alteração do uso do solo, entre outras (VAN BEYNEN; TOWNSEND 2005; CARDOSO *et al.*, 2021, 2022). Essas atividades podem afetar de maneira direta e indireta todo o ecossistema subterrâneo, considerado frágil, alterando dinâmicas tróficas e posicionais, levando à perda de habitats, alterando a disponibilidade e qualidade de recursos orgânicos carregados para seu interior, impactando populações epígeas consideradas potenciais colonizadores des-

se ambientes, além de ocasionar uma simplificação estrutural de ambientes subterrâneos (FURTADO-OLIVEIRA *et al.*, 2022; RABELO *et al.*, 2021; SOUZA-SILVA *et al.*, 2021; CARDOSO *et al.*, 2022; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2022). Entender como as características do meio influenciam na estruturação espacial e temporal de comunidades animais subterrâneas se torna essencial. Esse conhecimento pode gerar subsídios para elaboração e aperfeiçoamento de ações de conservação, além de aprimorar o entendimento sobre os processos ecológicos predominantes nos ecossistemas subterrâneos.

Cavernas são consideradas semi-isoladas da

superfície, permitindo seu uso como “laboratórios naturais”, facilitando o estudo de processos ecológicos e evolutivos (POULSON; WHITE, 1969; MAMMOLA, 2019), além de apresentarem uma fauna simplificada (GIBERT; DEHARVENG, 2002). Fatores externos que podem prejudicar e enviesar os estudos acabam sendo amenizados no interior das cavernas.

Estudos que buscam entender a influência das características do habitat sobre a estruturação de comunidades em ambientes cavernícolas têm demonstrado a relação da disponibilidade e diversidade de micro-habitats e recursos orgânicos, extensão da caverna, presença de cursos d’água (SIMÕES *et al.*, 2015, 2022; PACHECO *et al.*, 2020; SOUZA-SILVA *et al.*, 2021; CARDOSO *et al.*, 2022; FURTADO-OLIVEIRA *et al.*, 2022; REIS-VENÂNCIO *et al.*, 2022). A partir disso, a heterogeneidade ambiental, entendido como um dos direcionadores globais da biodiversidade (TEWS *et al.*, 2004; TONETTI *et al.*, 2023), exerce um papel fundamental na estruturação de comunidades subterrâneas, e recentemente vem sendo investigada por pesquisadores da área (PACHECO *et al.*, 2020; SOUZA-SILVA *et al.*, 2021; CARDOSO *et al.*, 2022; FURTADO-OLIVEIRA *et al.*, 2022; REIS-VENÂNCIO *et al.*, 2022).

Esses estudos concentram-se na influência espacial e deixam de considerar a influência temporal

na estruturação das comunidades, ou seja, como essas comunidades se comportam com o passar do tempo. Entender os traços temporais por trás dessas relações ecológicas possui fortes implicações na maneira em que entendemos a ecologia dos ecossistemas subterrâneos.

Nesse contexto, o presente trabalho objetivou-se em avaliar como a composição e diversidade de substratos influenciam na estruturação espaço-temporal de comunidades de invertebrados subterrâneos entre distintos eventos de amostragem. Para tanto, formulamos três hipóteses: i) a riqueza média de espécies irá se manter constante entre os eventos de amostragens; ii) elementos do substrato influenciarão de forma significativa na estruturação espacial das comunidades de invertebrados e, iii) as respostas das comunidades quanto à estruturação do habitat permanecerão similares entre os eventos de amostragem.

## 2. METODOLOGIA

### Área de estudo

O presente estudo foi realizado em sete cavernas distribuídas em de quatro maciços calcários na região cárstica de Iuiú e Malhada, Sudoeste do estado da Bahia (Figura 1). A formação faz parte do grupo geológico Bambuí, datado do Neoproterozóico (750-600 milhões de anos atrás).

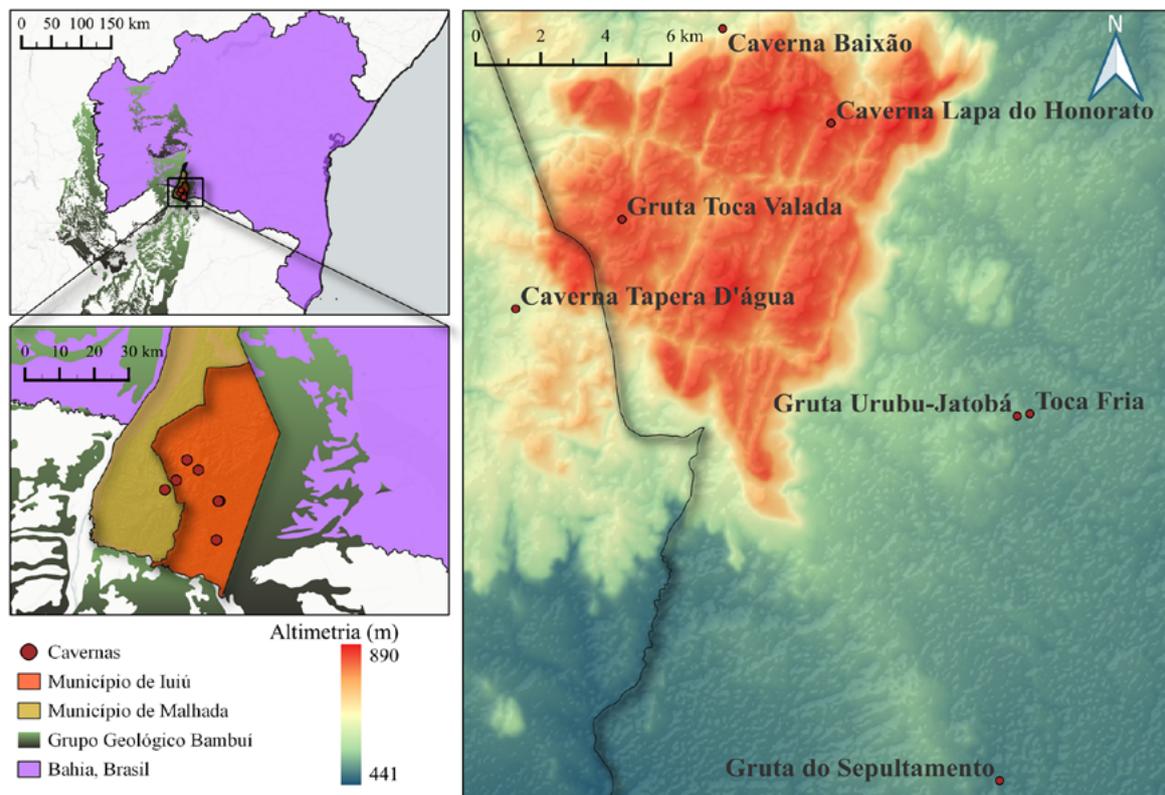


Figura 1: Localização da área de estudo, nos municípios de Iuiú e Malhada, Bahia e a distribuição espacial das cavernas amostradas.

A região encontra-se no domínio de Caatinga, com vegetação local predominantemente composta por florestas tropicais secas (APGAUA *et al.*, 2014), apresentando clima tropical semiárido quente, segundo a classificação de Köppen-Geiger (ALVARES *et al.*, 2013).

**Tabela 1:** Cavernas calcárias amostradas na região de Iuiú e Malhada, Bahia. Cada caverna fora amostrada uma vez no ano de 2016, e uma segunda amostragem realizada em 2021. (Quad.) Número de quadrantes amostrados durante as amostragens; (S<sup>1</sup>) riqueza total de invertebrados amostrados durante a primeira coleta, em 2016; (S<sup>2</sup>) riqueza total de invertebrados amostrados durante a segunda coleta; (D.L.) desenvolvimento linear da caverna estimado, em metros.

| Caverna          | Quad. | S <sup>1</sup> | S <sup>2</sup> | D.L.(m) |
|------------------|-------|----------------|----------------|---------|
| Urubu-Jatobá     | 30    | 18             | 34             | 4600    |
| Toca Fria        | 20    | 25             | 22             | 2500    |
| Sepultamento     | 10    | 18             | 24             | 400     |
| Toca Valada      | 5     | 8              | 8              | 700     |
| Tapera D'água    | 5     | 22             | 4              | 150     |
| Toca Baixão      | 5     | 6              | 8              | 150     |
| Lapa do Honorato | 5     | 10             | 23             | 30      |

### Coleta de dados abióticos e bióticos

Utilizamos quadrantes de 1 x 1 m para a mensuração da estruturação de habitat, assim como para a amostragem de invertebrados terrestres. Dois eventos de amostragem foram feitos nas mesmas cavernas, o primeiro no período seco de 2016, outro realizado no período seco de 2021 (Tabela 1).

Dados de riqueza e os componentes de substrato, foram tomadas na porção interna de cada quadrante. Em ambos os eventos amostrais, o mesmo número de quadrantes foi utilizado em cada caverna. Os dados de 2016 foram tomados a partir de dados secundários, obtidos da dissertação de Cardoso (2017).

Todos os quadrantes foram posicionados no nível do solo, uniformemente ao longo de toda a extensão acessível da caverna, partindo da região de entrada até as mais profundas, de maneira aleatória.

### Medição dos componentes de substrato

Todos os componentes inorgânicos e orgânicos em cada quadrante foram quantificados e qualificados mediante a análise de fotografias tiradas antes da amostragem dos invertebrados (PACHECO *et al.*, 2020; SOUZA-SILVA *et al.*, 2021; FURTADO-OLIVEIRA *et al.*, 2022; REIS-VENÂNCIO *et al.*, 2022).

Em laboratório, a partir das fotografias, identificamos os tipos de substratos e calculamos suas respectivas proporções com o auxílio do software ImageJ. Atribuímos à área total do quadrante o valor de 100%, e dessa maneira, determinamos a porcentagem de cada componente do substrato em seu interior. As classes de substratos obtidas

foram: sedimento (areia (0.06-2 mm) e hardpan (consolidado)), silte (silte e argila), cascalho (2-64 mm), greta de retração, matacão (65-1000 mm), matéria orgânica (fezes de *Kerodon rupestris*, serrapilheira, detritos vegetais e galhos), raízes, guano de morcego, rocha nua e corpos d'água (SOUZA-SILVA *et al.*, 2021).

Calculamos diversidade de substratos por meio da aplicação do índice de diversidade de Shannon, considerando todas as classes de substratos obtidas, para cada quadrante (CARDOSO *et al.*, 2022; PELLEGRINI *et al.*, 2016; SOUZA-SILVA *et al.*, 2021; FURTADO-OLIVEIRA *et al.*, 2022). Também calculamos as diversidades de abrigo (cascalho, greta de retração e matacão) e de recursos tróficos (matéria orgânica - fezes de *K. rupestris*, serrapilheira, detritos vegetais e galho - raízes e guano de morcegos) por meio da aplicação do índice de Shannon.

### Amostragem e identificação dos invertebrados

Os invertebrados foram coletados manualmente no interior de cada quadrante, utilizando a metodologia de Busca Direta Intuitiva (BDI) (WYNNE *et al.*, 2019), com o auxílio de pinças e pinceis umedecidos em álcool.

Em laboratório, os indivíduos foram identificados até o nível taxonômico possível e, então, agrupados em morfótipos (OLIVER; BEATTIE 1966a, b). Pesquisadores especialistas em determinados grupos foram consultados para um refinamento taxonômico.

Ao fim da identificação dos invertebrados, todos os indivíduos coletados foram depositados na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA), associado ao Centro de Estudos em Biologia Subterrânea.

### Análises estatísticas

Para verificar se existe variação significativa na riqueza média dos quadrantes e cavernas entre os eventos amostrais, primeiramente verificamos a normalidade dos dados por meio do teste de normalidade de Shapiro-Wilk. Como os dados não atingiram a normalidade, aplicamos o teste não-paramétrico de Mann-Whitney.

Para entender a similaridade dos taxa entre os eventos amostrais, conduzimos uma análise de distinção taxonômica média ( $\Delta^+$ ) no software Primer 7 - *Plymouth routine in Multivariate ecological research* – (<http://www.primer-e.com>) utilizando 128 morfótipos dentre os 171 amostrados, os quais foram identificados ao menos até o nível de família. Os níveis taxonômicos Filo (peso 100), Classe (Peso 83,3), Ordem (peso 66,67), Família (peso 50) e Morfótipo/espécie (peso 33,33) foram utilizados como variáveis inclusas em uma matriz de distribuição dos morfótipos (CLARKE; WARWICK, 1998; ANDERSON *et al.*, 2008; SOUZA-SILVA *et al.*, 2020). Posteriormente, avaliamos se as médias de distinção taxonômica entre os eventos amostrais diferem.

De forma a entender como as variáveis de substrato influenciam a riqueza de invertebrados, foi realizado, independentemente, um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM), para cada evento. Em ambos os casos, consi-

deramos os quadrantes como efeito aleatório. A família de distribuição de erros de Poisson apresentou o melhor ajuste em ambos os modelos construídos (ZUUR *et al.* 2009).

Para verificarmos todas as combinações possíveis de preditoras, utilizamos o comando ‘*dredge*’ do pacote *MuMIn* (BARTON, 2022) e as ordenamos com base nos valores de Critério de informação de Akaike de segunda ordem (AICc). Feito isso, utilizamos uma abordagem multimodal para identificar os modelos de maior poder de explicação e, então, calculamos os parâmetros médios dos modelos apresentando  $\Delta AICc < 4$ . (BURNHAM; ANDERSON, 2002; CARRARA *et al.*, 2015; SOLAR *et al.*, 2016; COELHO *et al.*, 2020).

Previamente a construção dos modelos, a multicolinearidade (PETER; CARL, 2020; SCHOBER *et al.*, 2018), e os fatores de inflação das variâncias foram avaliadas (ZUUR *et al.*, 2007, 2009). Todas as análises foram realizadas no software R (R CORE TEAM 2022).

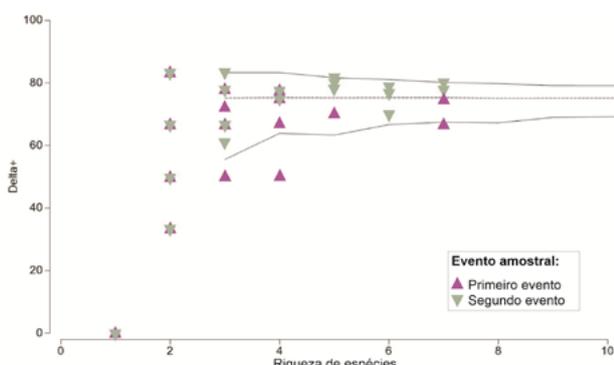
### 3. RESULTADOS

#### Riqueza de invertebrados

A amostragem realizada nas sete cavernas ao longo do período de 2016 revelou 77 morfótipos, distribuídos em 18 ordens. Por outro lado, a amostragem ocorrida no período de 2021 foi capaz de nos revelar 94 morfótipos, pertencentes à 25 ordens de invertebrados, totalizando 171 morfótipos coletados nos dois eventos amostrais.

Não houve diferença significativa entre as riquezas de invertebrados coletados entre os dois eventos amostrais, nem quando comparada a riqueza entre cavernas ( $W = 21,5$ ;  $p = 0,748$ ), nem para a riqueza por quadrante ( $W = 2954,5$ ;  $p = 0,394$ ).

Os valores médios de distinção taxonômica ( $\Delta+$ ) não variaram entre os eventos amostrais ( $W = 1997$ ;  $p = 0,641$ ). A Figura 2 mostra que a maioria dos pontos (quadrantes amostrados) estão inclusos no intervalo de confiança de 0,95.



**Figura 2:** Valores obtidos de distinção taxonômica ( $\Delta+$ ) para os quadrantes, representados em função da riqueza de espécies. As distintas cores representam os eventos amostrais.

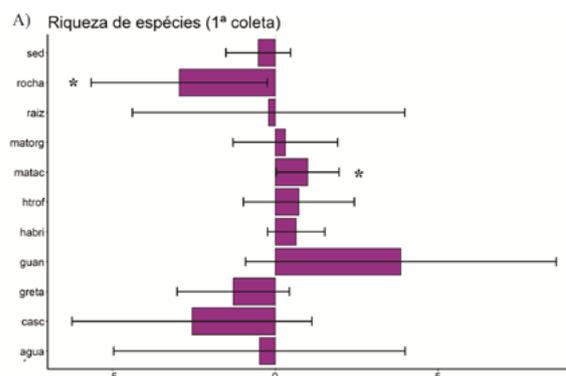
#### Relação entre estruturação de habitat e riqueza de invertebrados

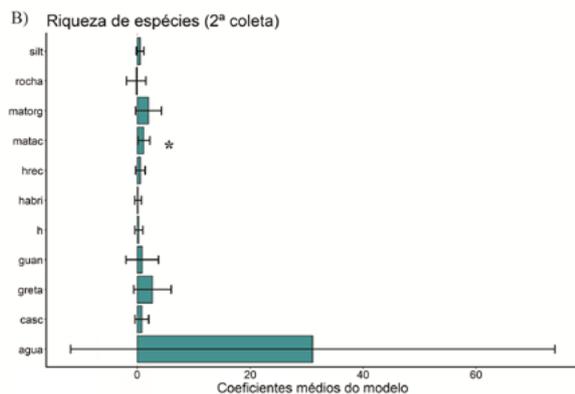
Para o primeiro evento amostral, o melhor modelo explicou cerca de 49% da variação dos dados ( $cR^2 = 0,494$ ;  $AIC = 304,5$ ), indicando uma relação positiva entre a riqueza invertebrados e a porcentagem de matacão, ao passo que, essa riqueza diminuiu em função da quantidade de rocha exposta. Já o segundo modelo selecionado, o qual analisou os dados obtidos no segundo evento amostral, explicou 42% ( $cR^2 = 0,42$ ;  $AIC = 315,6$ ) da variação, incluindo as variáveis matéria orgânica e matacão, porém, somente matacão exerceu influência significativa e positiva na riqueza de espécies.

**Tabela 2:** Resultado dos modelos lineares generalizados mistos selecionados a partir do menor valor de AIC. (A) modelo selecionado para os dados obtidos durante a primeira amostragem (2016); (B) modelo selecionado para os dados obtidos durante a segunda amostragem (2021), com os respectivos valores de AIC e  $R^2$  condicional mostrados na frente. Nível de significância de  $\alpha = 0.05$ . (Est.) estimate, (Er.Pad.) erro padrão, (Mat. Org.) matéria orgânica.

| Preditora   | Est.    | Er. Pad. | Z      | P     |
|---|---------|----------|--------|-------|
| a) Primeiro evento amostral (AIC=304,5; cR <sup>2</sup> :0,494) |         |          |        |       |
| Guano   | 3,8795  | 2,267    | 1,711  | 0,09  |
| Matacão   | 1,1374  | 0,4066   | 2,798  | 0,005 |
| Rocha   | -2,9132 | 1,3782   | -2,114 | 0,03  |
| b) Segundo evento amostral (AIC=315,6; cR <sup>2</sup> = 0,42)  |         |          |        |       |
| Matacão   | 1,0279  | 0,4842   | 2,123  | 0,03  |
| Mat. Org.   | 1,891   | 1,1448   | 1,581  | 0,11  |

A média dos melhores modelos ( $\Delta AICc < 4$ ) mostrou que a variável “rocha” influenciou negativamente a riqueza de espécies amostradas no primeiro evento, ao passo que “matacão” influenciou positivamente (Fig. 3-a) e apenas matacão influenciou de maneira positiva a riqueza de invertebrados no segundo evento (Figura 3-b).





**Figura 3:** Gráficos representando a média de todos os modelos selecionados com o recorte de  $\Delta AICc < 4$ . (A) Média do modelo para a riqueza de espécies no primeiro evento amostral; (B) média do modelo para a riqueza de espécies no segundo evento amostral. Variáveis inclusas nos modelos: (sed) sedimento, (silt) silte, rocha, raiz, (matorg) matéria orgânica, (matac) matacão, (htrof) diversidade de recursos, (habri) diversidade de abrigos, (h) diversidade de substratos, (guan) guano, (greta) greta de retração, (casc) cascalho e água. \* Sinaliza as variáveis estatisticamente significativas,  $p < 0,05$

#### 4. DISCUSSÃO

Com base nos resultados obtidos, foi visto que a riqueza de invertebrados coletados não variou significativamente entre os eventos amostrais, nem ao avaliarmos a riqueza total por caverna, nem a riqueza por quadrante. Essa constância no número de espécies é consistente com estudos indicando que habitats subterrâneos suportam um número limitado de espécies, apresentando, assim, uma capacidade de carga ecológica (SIMÕES *et al.*, 2022).

A disponibilidade de recursos e de micro-habitats, juntamente às interações ecológicas, são os principais fatores regulatórios da capacidade de suporte de um dado ambiente (CHESSON, 2000; SIMÕES *et al.*, 2022). Esses mecanismos regulatórios são fundamentais para a coexistência das espécies em um dado habitat, especialmente de espécies que apresentam nichos semelhantes. O número de espécies presente em habitats subterrâneos se mostra intimamente ligado à capacidade de carga do sistema (MAMMOLA; ISAIA, 2018).

Em ecossistemas subterrâneos, uma maior riqueza de espécies é esperada durante o período chuvoso, em virtude de fatores limitantes, como condições climáticas favoráveis aos invertebrados e maior disponibilidade de recursos ao fim do período chuvoso (SOUZA-SILVA *et al.*, 2011, 2013; BENTO *et al.*, 2016; SIMÕES *et al.*, 2022; SOUZA-SILVA; FER-

REIRA, 2022). O presente estudo foi inteiramente realizado durante o período seco, quando a disponibilidade de recursos para a fauna tende à escassez, e as condições climáticas desfavoráveis prevalecem. Dessa forma, observamos uma baixa riqueza de espécies, contrário ao esperado para períodos chuvosos. Períodos secos configuram-se como rigorosos para parte das espécies, levando à diminuição na riqueza de espécies e menor variação na diversidade de invertebrados.

Estudos que buscam compreender variações composicionais em ambientes subterrâneos costumam comparar comunidades em diferentes períodos do ano, como o período chuvoso e o período seco (LUNGHI *et al.*, 2015; BENTO *et al.*, 2016; MAMMOLA *et al.*, 2020), ou são realizados em curto período (TOBIN *et al.*, 2013), evidenciando variações consistentes em relação à composição faunística em virtude da sazonalidade. Nesse sentido, nossos resultados corroboram com estudos que investigaram essa variação nas comunidades entre sucessivos períodos de seca (DI RUSSO *et al.*, 1997; SALVIDIO *et al.*, 2020; SIMÕES *et al.*, 2022).

Com relação à estruturação de habitat, foi observado efeitos significativos das classes “matacão” e “rocha nua”. Como esperado, a presença de rochas nuas tem um efeito negativo na riqueza de espécies, resultando em uma menor diversidade de invertebrados em áreas onde esse tipo de substrato predomina. Essa relação ocorre porque superfícies lisas, sem muitas reentrâncias e espaços estão ligadas a redução no número de micro-habitats potenciais, nichos e abrigos disponíveis. Isso ocasiona em elevadas taxas de competição inter/ intraespecíficas e predação, levando à diminuição da riqueza local (TEWS *et al.*, 2004; PACHECO *et al.*, 2020; BROTHERS; BLAKESLEE, 2021; SOUZA-SILVA *et al.*, 2021; FURTADO-OLIVEIRA *et al.*, 2022; REIS-VENÂNCIO *et al.*, 2022).

Em contrapartida, a presença de “matacão” atua como um fator que favorece o aumento da heterogeneidade ambiental, elevando a complexidade estrutural do ambiente (LOKE *et al.*, 2015; TOSSETTI *et al.*, 2023). Os espaços criados pela presença e a sobreposição desses clastos de distintos tamanhos, formatos e porosidades levam a uma maior disponibilidade de micro-habitats, que poderão ser utilizados pela fauna como abrigo, local de reprodução, além de espaços com condições microclimáticas mais favoráveis às espécies de invertebrados (FERREIRA; SOUZA-SILVA, 2001; FERREIRA *et al.*, 2009; CARDOSO *et al.*, 2022; REIS-VENÂNCIO *et al.*, 2022).

Essa série de benefícios gerada pela presença desses clastos promove um aumento no estabelecimento das espécies, resultando em ambientes mais ricos (SOUZA-SILVA *et al.*, 2021). De maneira complementar, um maior número de habitats potenciais permite com que um maior número de nichos disponíveis, além de levar à redução na sobreposição de nichos (TEWS *et al.*, 2004; SOUZA-SILVA *et al.*, 2021; REIS-VE-NÂNCIO *et al.*, 2022).

A relação entre disponibilidade de matacões e riqueza de espécies perdurou ao longo do tempo, sendo essa relação visualizada para ambos os eventos amostrais, e de maneira complementar, a magnitude do efeito da variável sobre a riqueza apresentou valores bem similares (Tab. 2). Frente a isso, é plausível considerarmos esses elementos do ecossistema subterrâneo como um “elemento-chave”, afetando a estruturação espaço-temporal de comunidades subterrâneas. Estrutura-chave pode ser definida, nesse caso, como certa característica física do ambiente que fornece abrigo e condições especiais para as espécies terrestres (TEWS *et al.*, 2004). O estudo e a identificação desses elementos-chave é crucial quando o objetivo final é a manutenção da biodiversidade subterrânea e a conservação efetiva dos ecossistemas.

Áreas em torno de entradas de cavernas que apresentam elevadas taxas de desmatamento, podem sofrer com a exposição do solo e subsequentes pro-

cessos erosivos, resultando no transporte de sedimento fino para seu interior (CARDOSO *et al.*, 2022). Esse sedimento carregado pode depositar no chão em camadas, inviabilizando possíveis habitats e tornando-os inacessíveis a fauna terrestre, refletindo na diminuição da riqueza de espécies (CARDOSO *et al.*, 2022).

## 5. CONCLUSÕES

Foi demonstrado a importância de um ambiente mais heterogêneo na promoção de uma maior riqueza de espécies, já que esse fator reflete em uma maior diversidade de potenciais habitats para fauna, além de promover diminuição na sobreposição de nicho.

Por fim, ressalta-se a importância da preservação de elementos-chave para a garantia do equilíbrio do ecossistema, e na estruturação tanto espaço, como temporal das comunidades subterrâneas.

## 6. AGRADECIMENTOS

Agradecemos a todos os membros do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (CEBS - UFLA), à CAPES por fornecer a bolsa de estudos, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada, ao CCAV/ICMBio, ao IABS e ao CNPq. R.L.F. agradece ao CNPq pela bolsa de pesquisa (nº 308334/2018-3).

## REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. *et al.* Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- ANDERSON, M. J.; GORLEY, R. N.; CLARKE, K. R. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. Auckland: University of Auckland, 2008.
- APGAUA, D. M. G. *et al.* Beta-diversity in seasonally dry tropical forests (SDTF) in the Caatinga Biogeographic Domain, Brazil, and its implications for conservation. **Biodiversity and Conservation**, v. 23, n. 1, p. 217–232, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0599-9>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- BARTÓN, K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.47.1. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- BENTO, D. D. M. *et al.* Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 78, n. 2, p. 61–71, 2016. DOI: 10.4311/2015LSC0111.
- BROTHERS, C. A.; BLAKESLEE, A. M. Alien vs predator play hide and seek: How habitat complexity alters parasite mediated host survival. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 535, p. 151488, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151488>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. **Journal of Wildlife Management**, v. 67, p. 677, 2002.

- CARDOSO, R. C. Ecologia e conservação de cavernas na região cárstica de Iuiú – BA. 2017. Dissertação, Universidade Federal de São João del-Rei, São João del-Rei, 117 p.
- CARDOSO, R. C.; FERREIRA, R. L.; SOUZA-SILVA, M. Priorities for cave fauna conservation in the Iuiú karst landscape, northeastern Brazil: a threatened spot of troglobitic species diversity. **Biodiversity and Conservation**, v. 30, n. 5, p. 1433-1455, 2021.
- CARDOSO, R. C.; FERREIRA, R. L.; SOUZA-SILVA, M. Multi-spatial analysis on cave ecosystems to predict the diversity of subterranean invertebrates. **Basic and Applied Ecology**, v. 65, p. 111-122, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.11.007>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- CARRARA, E. *et al.* Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. **Biological Conservation**, v. 184, p. 117-126, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.014>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.
- CLARKE, K. R.; WARWICK, R. M. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. **Journal of Applied Ecology**, v. 35, n. 4, p. 523-531, 1998. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- COELHO, A. J. P. *et al.* Effects of anthropogenic disturbances on biodiversity and biomass stock of Cerrado, the Brazilian savanna. **Biodiversity and Conservation**, v. 29, p. 3151-3168, 2020.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The biology of caves and other subterranean habitats**. 2. ed. Oxford University Press, 2019.
- DI RUSSO, C. *et al.* Long term stability of a terrestrial cave community. *International Journal of Speleology*, v. 26, n. 1, p. 75-88, 1997. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.26.1.7>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- FERREIRA, R. L. *et al.* 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.
- FURTADO-OLIVEIRA, L. *et al.* Recreational caving impacts of visitors in a high-altitude cave in Bolivian Andes: main effects on microhabitat structure and faunal distribution. **International Journal of Speleology**, v. 51, n. 2, p. 93–103, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.5038/1827-806X.51.2.2418>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- LOKE, L. H. *et al.* Creating complex habitats for restoration and reconciliation. **Ecological Engineering**, v. 77, p. 307-313, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.01.037>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- LUNGI, E.; MANENTI, R.; FICETOLA, G. F. Seasonal variation in microhabitat of salamanders: environmental variation or shift of habitat selection?. **PeerJ**, v. 3, p. e1122, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.7717/peerj.1122>.
- MAMMOLA, S. Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. **Ecography**, v. 42, n. 7, p. 1331-1351, 2019. DOI: 10.1111/ecog.03905.
- MAMMOLA, S. *et al.* Exploring the homogeneity of terrestrial subterranean communities at a local spatial scale. **Ecological Entomology**, v. 45, n. 5, p. 1053–1062, 2020. DOI: 10.1111/een.12883.
- MAMMOLA, S.; ISAIA, M. Cave communities and species interactions. In: MOLDOVAN, O. T.; KOVÁČ, L.; HALSE, S. (Eds.). **Cave Ecology**; Ecological Studies 235. Cham: Springer Nature, 2018. p. 255–267.

- PACHECO, G. S. M. *et al.* The role of microhabitats in structuring cave invertebrate communities in Guatemala. **International Journal of Speleology**, v. 49, n. 2, p. 161-169, 2020. DOI: 10.5038/1827-806X.49.2.2333.
- PETERSON, B. G.; CARL, P. PerformanceAnalytics: Econometric Tools for Performance and Risk Analysis. R package version 2.0.4. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=PerformanceAnalytics>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- POULSON, T. L.; WHITE, W. B. The Cave Environment: Limestone caves provide unique natural laboratories for studying biological and geological processes. **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. 177-189, 2015. DOI: 10.5038/1827-806X.44.2.7.
- PROUS, X.; FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Ecotone delimitation: Epigeal–hypogean transition in cave ecosystems. **Austral Ecology**, v. 29, n. 4, p. 374-382, 2004. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2004.01373.x.
- R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 16 abr. 2023.
- 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**, v. 27, p. 2097-2129, 2018. DOI: 10.1007/s10531-018-1554-6.
- REIS-VENÂNCIO, P. C. *et al.* From light to darkness: the duality of influence of habitat heterogeneity on Neotropical terrestrial cave invertebrate communities. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 2022. DOI: 10.1080/01650521.2022.2095832.
- SALVIDIO, S. *et al.* Variability of a subterranean prey-predator community in space and time. **Diversity**, v. 12, n. 1, p. 17, 2019.
- 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. 103-121, 2015. DOI: 10.3897/subtbiol.16.5470.
- SIMÕES, M. H.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Species-area relationship and richness persistence as a proxy of environmental carrying capacity: A case study in a neotropical show cave. **Acta Oecologica**, v. 116, p. 103848, 2022. DOI: 10.1016/j
- SOLAR, R. R. de C. *et al.* Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. **Biological Conservation**, v. 197, p. 98-107, 2016.
- SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Dinâmica trófica em Ambientes de Cavernas. In: ZAMPAULO, R. A.; PROUS, X. (Eds.). **Fauna cavernícola do Brasil**. Belo Horizonte: Editora Rupestre, 2022. p. 58-81.
- SOUZA-SILVA, M. *et al.* 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. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02302-8>
- SOUZA-SILVA, M.; INIESTA, L. F. M.; FERREIRA, R. L. Invertebrates diversity in mountain Neotropical quartzite caves: which factors can influence the composition, richness, and distribution of the cave communities?. **Subterranean Biology**, v. 33, p. 23-43, 2020.
- TEWS, J. *et al.* Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, v. 31, n. 1, p. 79-92, 2004. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- 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.

- TONETTI, V. *et al.* **Landscape heterogeneity**: concepts, quantification, challenges and future perspectives. *Environmental Conservation*, p. 1-10, 2023. <https://doi.org/10.1017/S0376892923000097>
- VAN BEYNEN, P.; TOWNSEND, K. A disturbance index for karst environments. **Environmental Management**, v. 36, p. 101-116, 2005. <https://doi.org/10.1007/s00267-004-0265-9>.
- WYNNE, J. J. *et al.* Fifty years of cave arthropod sampling: Techniques and best practices. **International Journal of Speleology**, v. 48, n. 1, p. 33-48, 2019. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.1.2231>
- ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; SMITH, G. M. **Analyzing ecological data**. Springer Science & Business Media, 2007.
- ZUUR, A. F. *et al.* **Mixed effects models and extensions in Ecology with R**. New York: Springer, 2009. 574 p.