



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:

RABELO, L.M.; FERREIRA, R.L. Direcionadores epígeos e hipógeos da diversidade de comunidades subterrâneas neotropicais. In: ZAMPAULO, R. A. (org.) CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 35, 2019. Bonito. *Anais...* Campinas: SBE, 2019. p.810-821. Disponível em: <http://www.cavernas.org.br/anais35cbe/35cbe_810-821.pdf>. Acesso em: *data do acesso*.

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

DIRECIONADORES EPÍGEOS E HIPÓGEOS DA DIVERSIDADE DE COMUNIDADES SUBTERRÂNEAS NEOTROPICAIS

EPIGEAN AND HYPOGEAN DRIVERS OF NEOTROPICAL SUBTERRANEAN COMMUNITIES

Lucas Mendes RABELO (1,2); Rodrigo Lopes Ferreira (1,2)

- (1) Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada – UFLA.
- (2) Centro de Estudos em Biologia Subterrânea.

Contatos: lucasmrabelo@gmail.com; drops@dbi.ufla.br.

Resumo

Comunidades cavernícolas, embora sejam estruturadas em ambientes sabidamente mais estáveis que os externos, apresentam elevada heterogeneidade de espécies. No intuito de compreender as causas desta heterogeneidade, é necessário investigar os fatores que influenciam a estruturação da diversidade nesses ambientes. Desta forma, o objetivo do presente estudo foi verificar a influência de parâmetros epígeos (variáveis climáticas e de inserção na paisagem) e hipógeos (tamanho das cavernas, número e tamanho das entradas e presença de água) na diversidade alfa das comunidades cavernícolas. Para isto, utilizou-se dados de 48 cavernas carbonáticas inventariadas no eixo Centro-norte de Minas Gerais (Brasil) inseridas no bioma Cerrado, um hotspot mundial de biodiversidade. Foram encontradas 1173 espécies de invertebrados, das quais 72 possuem claros caracteres troglomórficos, sendo assim consideradas troglóbias. As variáveis investigadas que apresentaram maior poder de explicação para o padrão de riqueza total encontrado foram: ecorregião, presença de rios, precipitação no mês mais chuvoso, evapotranspiração potencial, tamanho da caverna e tamanho das entradas. Já para a riqueza de troglóbios apenas o tamanho das cavernas foi significativo.

Palavras-Chave: carste; invertebrados; ecologia; biodiversidade; caverna.

Abstract

Cave communities, although structured in environments that are known to be more stable than external environments, have high species heterogeneity. In order to understand the causes of this heterogeneity, it is necessary to investigate the factors that influence the structuring of diversity in these environments. In this way, the objective of the present study was to verify the influence of epigeal parameters (climatic and landscape variables) and hypogean parameters (cave size, number and size of entrances and presence of water) in the alpha diversity of cave communities. For this purpose, data were collected from 48 carbonate caves inventoried in the central-north axis of Minas Gerais (Brazil) included in the Cerrado biome, a global biodiversity hotspot. A total of 1173 invertebrate species were found, of which 72 had clear troglomorphic characters and were therefore considered as troglodytes. The variables investigated that presented the greatest explanatory power for the total richness pattern found were: ecoregion, presence of rivers, precipitation in the wettest month, potential evapotranspiration, cave size and entrances size. Already for the richness of troglobionts only the size of the caves was significant.

Keywords: karst; invertebrates; ecology; biodiversity; cave.

1. INTRODUÇÃO

Estudos recentes demonstraram que diversos fatores são importantes para a estruturação das comunidades cavernícolas em regiões tropicais. Como exemplo, podemos tomar as proximidades das entradas, onde diversas espécies transientes do sistema epígeo podem ser encontradas, se abrindo de intempéries, sol escaldante etc. Nessa região, devido à presença de luz, também encontramos organismos fotoautotróficos, que favorecem o estabelecimento de outras espécies. Este mosaico

permite caracterizar as entradas como regiões ecotonais. Tais áreas muitas vezes abrigam populações numerosas de predadores, que funcionam como filtros biológicos e dificultam a transposição dessa região por indivíduos que transitam entre o epígeo e hipógeo (PROUS et al., 2004; PROUS; FERREIRA; JACOBI, 2015).

Além das entradas, a presença de corpos d'água e o próprio desenvolvimento linear das cavernas também são importantes para a estruturação das comunidades cavernícolas

(SIMÕES; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2015). As águas de enxurrada, rios e percolação são um dos principais agentes importadores de recursos orgânicos para o interior das cavernas, além de alto poder de arraste, que transporta até mesmo grandes troncos do sistema epígeo para o hipógeo, levam diversos nutrientes dissolvidos (SOUZA-SILVA; MARTINS; FERREIRA, 2011a). A variedade, qualidade e quantidade dos recursos orgânicos também se relacionam positivamente com a riqueza das espécies nas cavernas (FERREIRA; MARTINS; YANEGA, 2000; SCHNEIDER; CHRISTMAN; FAGAN, 2011). Em relação ao desenvolvimento linear, sabe-se que cavernas maiores possuem maior potencial para ocorrência de micro-habitats heterogêneos, o que tende a aumentar a riqueza das comunidades (CULVER et al., 2003; SIMÕES; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2015).

O clima também influencia a estrutura de comunidades. Variações de temperatura, luminosidade e precipitação são fatores importantes para a produtividade dos ecossistemas, principalmente aquelas baseadas em organismos fotossintetizantes (CHRISTMAN et al., 2016). De maneira geral, quanto maior a produtividade primária, maior a capacidade suporte e a complexidade das redes tróficas (BOISVENUE; RUNNING, 2006; FISHER; WHITTAKER; MALHI, 2011; THULLER; LAVOREL; ARAÚJO, 2005). Outro fator relevante para a composição das comunidades é a altitude, fator que influencia a temperatura média e proporciona aumento na inversão térmica diária, tornando o habitat mais restritivo (NUNES et al., 2016; SANDERS, 2002; STEVENS, 1992).

As regiões tropicais são muito heterogêneas do ponto de vista de composição de espécies, até mesmo dentro de um mesmo bioma as diferenças são muito significativas. Nesta perspectiva, as ecorregiões representam subdivisões dos biomas que se baseiam na sobreposição da distribuição de algumas espécies de flora e fauna, sendo portanto, mapas de distribuição biogeográfica que remetem a uma determinada biodiversidade ou “identidade” biológica, sendo úteis principalmente para estratégias de conservação de espécies endêmicas (DINERSTEIN et al., 1995; OLSON et al., 2001).

Pouco se sabe sobre as variáveis relevantes para a diversidade alfa acessada em ambientes cavernícolas, principalmente no tocante à influência de variáveis climáticas e fitofisionômicas. Portanto, neste trabalho testamos como a riqueza total de invertebrados e a riqueza de espécies troglóbias se

relacionam com a heterogeneidade climática e ambiental da caverna e seu entorno.

2. METODOLOGIA

Área de estudo

O estudo foi realizado em 48 cavernas de litologia calcária amostradas entre os anos de 2014 e 2015. As cavernas se localizam no Brasil, estando distribuídas em uma área de 50575 km² delimitada pelas latitudes -14.935082° (S) / -18.824490° (S) e longitudes -44.814067° (W) / -43.845911° (W) (WGS84) (Tabela 1). Esta região pertence à bacia hidrográfica do rio São Francisco, no ramo sudeste da maior região cárstica da América do sul, denominada Bambuí (AULER, 2004) (Figura 1).

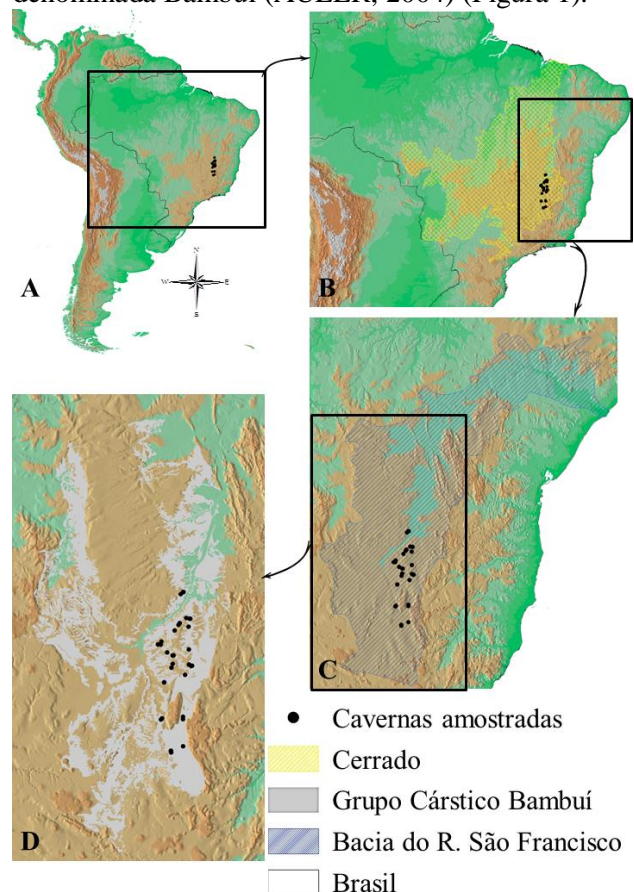


Figura 1: Localização das cavernas carbonáticas inventariadas no presente estudo.

As cavernas estudadas estão no bioma Cerrado, sendo que 12 ocorrem na ecorregião *Atlantic Dry Forests* e 36 na ecorregião *Cerrado Woodlands and Savannas* (BORSATO et al., 2015; OLSON et al., 2001) (Tabela 2). Se inserem em cinco fitofisionomias: Floresta estacional decidual montana (20 cavernas), Cerrado (strictu sensu) (12 cavernas), Campo (8 cavernas), Campo Cerrado (5 cavernas) e Floresta estacional semidecidual

montana (3 cavernas) (CARVALHO et al., 2006) (Tabela 1).

A altitude da entrada das cavernas varia de 508 a 829m em relação ao nível do mar. O clima da região amostrada, de acordo com a classificação estabelecida por Wladimir Köppen (KÖPPEN, 1936), pertence às categorias As, Aw e Cwa (ALVARES et al., 2013). Das 48 cavernas, 34 estão inseridas em região de clima As (clima tropical com inverno chuvoso), 12 em região de clima Aw (com estações bem marcadas e período mais seco nos meses de Julho a setembro) e 2 em região de clima Cwa (onde a estação chuvosa se estende de outubro a março e a pluviosidade dos outros meses gira em torno de 42mm³) (Tabela 2).

Métricas e variáveis ambientais

As variáveis físicas da caverna utilizadas para avaliar a influência do ambiente nas diversidades alfa foram: desenvolvimento linear amostrado, número de entradas, soma da maior dimensão das entradas, altitude, presença de curso

d'água e ecorregião onde insere-se a caverna (Tabela1). O desenvolvimento linear das cavernas foi obtido através da soma do comprimento linear de todos os condutos, sendo obtidos a partir de mapas topográficos ou durante os trabalhos de campo com auxílio de trena. Devido ao grande desenvolvimento linear, não foi possível inventariar a extensão total de cinco cavernas, nestes casos, utilizamos para as análises o desenvolvimento linear amostrado. A soma da maior dimensão das entradas foi calculada através da soma da maior distância linear encontrada entre duas extremidades de cada entrada, podendo esta representar altura, ou largura (medidas obtidas em campo com auxílio de trena laser). A altitude foi obtida através do software Google Earth Pro®. A presença de curso d'água foi avaliada durante os eventos de amostragem, enquanto as ecorregiões foram obtidas através da sobreposição da coordenada geográfica das entradas das cavernas ao Shapefile que delimita as ecorregiões na região amostrada (OLSON et al., 2001).

Tabela 1: Caracterização física e biótica das cavernas estudadas.

Caverna	Município	Latitude	Longitude	S	St	LD	NE	ΣEE	Alt	R	Ec	Ff
Mamoneiras	Brasília de Minas	-16.400322°	-44.493255°	57	2	450	2	5,5	696	0	C	Ms
Lapa do Coronel	Buenópolis	-17.883887°	-44.129680°	40	0	40	1	8	750	0	C	Ca
Lapa da Lagoa	Buenópolis	-17.938170°	-44.130059°	70	2	80	1	4,5	665	0	C	Ce
Lapa Cigana	Coração de Jesus	-16.471524°	-44.370402°	58	2	150	1	3	698	0	C	Ca
Sumitumba	Coração de Jesus	-16.663000°	-44.369000°	80	3	200	4	12	759	1	C	Ce
Espigão	Coração de Jesus	-16.466653°	-44.348604°	72	2	750	5	16	751	0	C	Ca ce
Maria Cobra	Coração de Jesus	-16.752209°	-44.395385°	79	0	500	3	23,5	747	1	C	Ms
Espigão II	Coração de Jesus	-16.467581°	-44.347542°	40	0	200	1	4	709	0	C	Ca ce
Antonina II	Curvelo	-18.705144°	-44.403056°	64	0	150	3	11	644	0	C	Ce
Antonina	Curvelo	-18.706453°	-44.402521°	80	3	250	2	21	644	0	C	Ce
Saco Curto	Curvelo	-18.666239°	-44.406622°	68	5	50	2	10	629	0	C	Ce
Saco Comprido	Curvelo	-18.667236°	-44.409988°	115	3	537	3	13,5	627	0	C	Ca
São José I	Ibiracatú	-15.725375°	-44.207798°	84	0	200	3	36	767	1	C	Md
São José II	Ibiracatú	-15.725786°	-44.206214°	23	0	150	2	18	767	0	C	Ca
São José III	Ibiracatú	-15.725886°	-44.205272°	75	2	150	2	24	767	1	C	Ca ce
Baianinho	Ibiracatú	-15.765600°	-44.234100°	51	3	600	1	11	681	0	C	Md
Marmelo	Itacarambi	-15.011380°	-44.129633°	27	2	80	2	6	522	0	A	Ca
Lapa d'água do Zezé	Itacarambi	-15.006745°	-44.117087°	74	6	300	3	12	678	1	A	Md
Água do João Ferreira	Itacarambi	-15.009719°	-44.132069°	27	5	150	1	5	522	1	A	Md
Cipó	Itacarambi	-15.056174°	-44.184377°	59	3	200	1	18	688	1	A	Md
Nestor	Itacarambi	-15.012456°	-44.121890°	67	10	500	3	32	508	0	A	Ce
Lapas da Lagoinha	Jequitá	-17.090244°	-44.564849°	44	0	420	8	12,7	678	0	C	Md
Lapa do Dim	Jequitá	-17.087961°	-44.562505°	38	2	450	4	33	678	0	C	Md
Lapa do Sol	Jequitá	-17.090967°	-44.564876°	36	1	25	2	3,3	678	0	C	Md
Buraco da Chuva	Jequitá	-17.088939°	-44.563405°	41	1	40	1	5	678	0	C	Md
Lapa d'água	Lassance	-17.919191°	-44.612090°	64	0	100	2	7	617	1	C	Ce
Engenho Velho	Lassance	-17.947182°	-44.639623°	117	2	300	3	10,8	692	0	C	Ce
Apartamento	Lontra	-15.894507°	-44.323164°	95	1	200	4	6,7	730	1	C	Md
Joaquim Rodrigues	Luislândia	-16.217050°	-44.643736°	60	5	125	8	23	680	0	C	Ms

Caverna	Município	Latitude	Longitude	S	St	LD	NE	ΣEE	Alt	R	Ec	Ff
Lapa Sem Fim	Luislândia	-16.148575°	-44.627803°	151	7	2200*	2	10	707	0	C	Ca ce
Lapa d'água	Montes Claros	-16.707038°	-43.920924°	99	10	1234	1	12	726	1	C	Md
Claudina	Montes Claros	-16.679251°	-43.994084°	80	4	550	4	18	829	0	C	Ce
Cristais	Montes Claros	-16.704291°	-43.940288°	41	4	200	1	4	721	1	C	Md
Boqueirão da Nascente	Montes Claros	-16.712649°	-43.941677°	65	8	620	1	15	765	1	C	Md
Lapa Grande	Montes Claros	-16.706672°	-43.942910°	57	6	2100*	2	23,5	782	1	C	Md
Lapa da Santa	Montes Claros	-16.681556°	-43.992281°	53	3	800*	2	7	829	0	C	Ce
Lapa do Cedro	Montes Claros	-16.931280°	-44.104423°	25	4	389	1	12	824	0	C	Ca
Lapa Encantada	Montes Claros	-16.331289°	-43.994569°	78	4	1600*	3	23	717	1	C	Ce
Lapa d'água	Presidente Juscelino	-18.563372°	-44.128192°	62	7	600	2	11	592	1	C	Ce
Mãe de Ná	São João da Ponte	-15.806895°	-44.001946°	27	1	150	1	3	666	0	A	Ca
Nilsinho	Ubaí	-16.214083°	-44.706553°	90	0	60	2	2	679	1	C	Md
Zezinho de Dionila	Ubaí	-16.215654°	-44.707148°	33	0	20	1	1	679	0	C	Ca ce
Porteira	Varzelândia	-15.623438°	-43.976243°	28	1	150	1	4	731	0	A	Md
Madeira	Varzelândia	-15.621660°	-43.965252°	12	0	400	1	20	675	0	A	Ca
Gameleira	Varzelândia	-15.623442°	-43.977195°	32	1	250	1	2	731	0	A	Md
Morrinho	Varzelândia	-15.622715°	-43.973832°	36	5	350	1	9,5	728	0	A	Md
Lapa do Índio	Varzelândia	-15.622800°	-43.965600°	27	1	600	1	2	675	0	A	Md
Zé Avelino I	Varzelândia	-15.607221°	-44.054907°	109	5	2100*	2	23	717	1	A	Md

Nome das cavernas amostradas; município onde a caverna se localiza (todos os municípios estão no estado de Minas Gerais); coordenada geográfica da entrada das cavernas (datum: WGS84); Riqueza total de invertebrados acessados durante o evento amostral (S); Riqueza de espécies consideradas troglóbias (St); Desenvolvimento linear amostrado (LD) (valores em metros) onde (*) indica as cavernas cuja amostragem não abrangeu toda a extensão da caverna, sendo que a extensão total apresentada no mapa utilizado foi de: Lapa sem Fim cave (11890m), Lapa Grande cave (2200m), Lapa da Santa cave (desenvolvimento linear total desconhecido), Lapa Encantada cave (3350m) e Zé Avelino cave (2563m); número de entradas observadas na região amostrada (NE); soma da maior extensão das entradas (ΣEE) (valores em metros); altitude da entrada em relação ao nível do mar (Alt) (valores em metros); ocorrência de rios (R) onde 1 significa presença e 0 significa ausência; Ecorregião na qual a caverna se insere (Ec) onde C representa *Cerrado Woodlands and Savannas* e A representa *Atlantic Dry Forests*; Fitofisionomias que caracterizam a vegetação de entorno da entrada das cavernas (Ff) onde Ms representa Floresta estacional semidecidual montana, Ca representa Campo, Ce representa Cerrado, Ca Ce representa Campo cerrado e Md representa Floresta estacional decidual montana.

Tabela 2: Caracterização climática.

Caverna	Köppen	MTC	MMT	WMP	PD	PWM	PET
Mamoneiras	As	107	314	5	248	1799	
Lapa do Coronel	Cwa	115	300	1	324	1630	
Lapa da Lagoa	Aw	117	304	1	306	1681	
Lapa Cigana	As	109	312	5	246	1780	
Sumitumba	As	107	308	5	272	1750	
Espigão	As	109	309	4	248	1760	
Maria Cobra	As	108	307	6	279	1746	
Espigão II	As	110	311	4	246	1773	
Antonina II	Aw	108	305	6	273	1706	
Antonina	Aw	108	305	6	273	1706	
Saco Curto	Aw	109	306	6	273	1719	
Saco Comprido	Aw	109	306	6	275	1714	
São José I	As	127	312	2	220	1734	
São José II	As	127	312	2	220	1734	
São José III	As	127	312	2	220	1734	
Baianinho	As	128	318	2	216	1770	
Marmelo	As	144	328	1	211	1783	
Lapa d'água do Zezé	As	138	318	1	214	1755	
Água do João Ferreira	As	144	328	1	211	1783	
Cipó	As	138	318	1	222	1747	
Nestor	As	144	329	1	210	1785	
Lapas da Lagoinha	Aw	110	311	6	228	1757	
Lapa do Dim	Aw	110	311	6	228	1757	
Lapa do Sol	Aw	110	311	6	228	1757	
Buraco da Chuva	Aw	110	311	6	228	1757	

Caverna	Köppen	MTC	MTW	PDM	PWM	PET
Lapa d'água	Aw	116	307	0	295	1729
Engenho Velho	Aw	114	303	1	296	1704
Apartamento	As	120	315	3	212	1771
Joaquim Rodrigues	As	107	318	5	238	1833
Lapa Sem Fim	As	107	317	5	230	1823
Lapa d'água	As	120	302	2	257	1708
Claudina	As	114	297	1	272	1690
Cristais	As	119	303	2	261	1705
Boqueirão da Nascente	As	117	300	2	264	1693
Lapa Grande	As	116	299	2	264	1696
Lapa da Santa	As	114	297	1	272	1690
Lapa do Cedro	Cwa	112	298	5	272	1692
Lapa Encantada	As	119	307	2	232	1739
Lapa d'água	Aw	113	306	5	248	1703
Mãe de Ná	As	131	316	2	214	1752
Nilsinho	As	106	319	5	241	1835
Zezinho de Dionila	As	106	319	5	241	1835
Porteira	As	134	311	1	212	1728
Madeira	As	136	315	1	210	1736
Gameleira	As	134	311	1	212	1728
Morrinho	As	134	312	1	212	1724
Lapa do Índio	As	136	315	1	210	1736
Zé Avelino I	As	134	314	1	219	1730

Nome das cavernas amostradas; Classificação Köppen do clima na região de ocorrência da caverna (Köppen); Min Temperature of Coldest Month ($^{\circ}\text{C}\cdot 10$) (MTCM); Max Temperature of Warmest Month ($^{\circ}\text{C}\cdot 10$) (MTWM); Precipitation of Driest Month (mm) (PDM); Precipitation of Wettest Month (mm) (PWM); Potential evapo-transpiration (mm) (PET).

As variáveis selecionadas para verificar a influência do clima na riqueza de invertebrados foram: mínima temperatura do mês mais frio, máxima temperatura do mês mais quente, precipitação do mês mais seco, precipitação do mês mais chuvoso e evapotranspiração potencial (Tabela 2). Os extremos de temperatura e pluviosidade foram selecionados a fim de incorporar ao modelo variáveis restritivas ao estabelecimento das espécies. A evapotranspiração foi incorporada por refletir a produtividade primária potencial dos ambientes epígeos adjacentes às cavernas. Os valores utilizados foram extraídos através da sobreposição do posicionamento geográfico da entrada das cavernas aos valores georeferenciados do banco de dados disponível em arquivos “raster”. As variáveis climáticas utilizadas foram obtidas do banco de dados Bioclim (HIJMANS et al., 2005), enquanto os dados de Global Potential Evapo-Transpiration foram extraídos de Zomer et al. (2007).

Amostragem e identificação da fauna

Os invertebrados foram coletados através de busca visual e coleta manual ativa em toda a extensão acessível das cavernas. A equipe de coleta foi composta por quatro biólogos experientes em amostragem de fauna subterrânea. Os indivíduos

coletados foram armazenados em potes plásticos contendo álcool 70% e levados para o laboratório, onde foram identificados.

Os indivíduos oriundos da coleta foram identificados ao menor nível taxonômico acessível pelo uso de chaves de identificação e pareados entre si por meio de comparação morfológica. Posteriormente, os táxons: Acari, Amblypygi, Amphipoda, Araneae, Collembola, Diplopoda, Hymenoptera, Isopoda, Opiliones, Psocoptera e Palpigradi foram encaminhados a especialistas para conferência e refinamento taxonômico.

Para determinação de características troglomórficas, foram utilizados critérios mencionados em literatura específica para cada grupo (e.g.: Pinto-da-Rocha 1996; Baptista and Giupponi 2003; Pellegrini and Ferreira 2011; Ratton et al. 2012; Iniesta and Ferreira 2013; Bastos-Pereira and Ferreira 2015), uma vez que sabe-se que além das características morfológicas mais tradicionais, consideradas troglomorfismos, existem troglomorfismos específicos. Como exemplo podemos citar o alongamento de flagelômeros e aumento no número de lâminas em órgãos laterais, em Palpigradi (CHRISTIANSEN, 1962; DOBZHANSKY; HECHT; STEERE, 1968; NOVAK et al., 2012; SOUZA; FERREIRA, 2010).

Todas as espécies que apresentaram troglomorfismos específicos foram consideradas troglóbias.

Análises estatísticas

Para avaliar a influência das ecorregiões e da presença de rios na diversidade alfa total, que considera todos os invertebrados e na diversidade alfa das espécies troglóbias, utilizou-se o teste de Wilcoxon–Mann–Whitney (MANN, H.B., WHITNEY, 1947) através da função “wilcox.test” do pacote ‘stats’ do software R (R CORE TEAM, 2016). Para entender a influência das demais variáveis físicas e climáticas como direcionadoras da diversidade alfa de invertebrados e de troglóbias, utilizou-se análises de GLM com auxílio dos pacotes MASS (VENABLES; RIPLEY, 2002), MuMIn (BARTON, 2016), effects (FOX, 2003) e ggplot2 (WICKHAM, 2009). Para este modelo utilizamos as cinco variáveis climáticas levantadas (Tabela 2), além das variáveis físicas das cavernas (Tabela 1). Gerou-se uma matriz de correlação (Spearman) com todas as variáveis preditoras a fim de eliminar variáveis altamente correlacionadas (acima de 60%) por meio da função “chart.Correlation” pacote “PerformanceAnalytics” (PETERSON; CARL, 2014). As variáveis “mínima temperatura no mês mais frio” e “máxima temperatura do mês mais quente” foram eliminadas por apresentarem correlação acima de 60% com outras variáveis. Para a seleção do modelo com melhor poder de explicação para o padrão de riqueza observado nas cavernas do presente estudo, utilizamos um protocolo de seleção por Stepwise (BELLO; VIEIRA, 2011). Neste método, as variáveis preditoras são selecionadas com base na grandeza do valor de “p”. A cada passo a preditora com maior valor de “p” foi eliminada, até que todas fossem significativas para o modelo final.

3. RESULTADOS

O desenvolvimento linear amostrado das cavernas variou de 20 (Zezinho de Dionila cave) a 2200 metros (Lapa Sem Fim cave), sendo que, no total, foram amostrados 22,42 quilômetros de condutos. O maior número de entradas observado foi 8 (Lapas da Lagoinha e Joaquim Rodrigues), enquanto a maior soma de extensão das entradas foi 36 metros (São José I) (Tabela 1).

Ao todo foram registradas 1173 espécies pertencentes a pelo menos 49 ordens e 263 famílias. A caverna que obteve maior diversidade alfa foi a Lapa Sem Fim, com 151 espécies, das quais sete

foram consideradas troglóbias. A gruta da Madeira, por sua vez, foi a de menor diversidade alfa, com apenas 12 espécies, nenhuma destas apresentando troglomorfismos. A média de diversidade alfa obtida para as cavernas foi de 60.64 spp./cave (SD=28.92). A maior riqueza de espécies troglóbias foi obtida na Gruta do Nestor (Itacarambi) e na Lapa d’água (Montes Claros) com 10 espécies troglóbias cada. No entanto, 22,9% das cavernas não apresentaram registros de espécies troglomórficas. A riqueza de troglóbios média obtida no presente estudo foi de 2,83spp./cave (SD=2,65) (Tabela 1).

As cavernas ocorrentes na ecorregião *Atlantic Dry Forests* apresentaram uma diversidade alfa média de 43.75 espécies (SD=27.8), enquanto as cavernas ocorrentes na ecorregião *Cerrado Woodlands and Savannas* apresentaram diversidade alfa média de 66.27 espécies (SD=27.33). De acordo com o teste de Wilcoxon–Mann–Whitney, a média obtida para a riqueza total de invertebrados encontrados nas cavernas da ecorregião *Cerrado Woodlands and Savannas* é significativamente distinta da encontrada nas cavernas da ecorregião *Atlantic Dry Forests* ($p = 0.009$) (Figura 2).

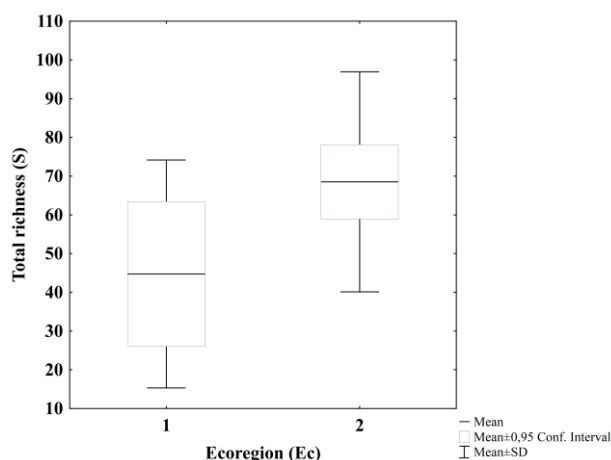


Figura 2: Gráfico de BoxPlot representando a média da riqueza, o desvio padrão e os máximos e mínimos obtidos para as ecorregiões, onde 1 representa a ecorregião *Atlantic Dry Forest* (Floresta Atlântica Seca) e 2 representa *Cerrado Woodlands and Savannas* (Cerrado).

Em relação à riqueza de espécies troglóbias, as cavernas da ecorregião *Atlantic Dry Forests* obtiveram média de 3.33 espécies (SD = 2.93) enquanto a ecorregião *Cerrado Woodlands and Savannas* obteve média de 2.66 espécies (SD = 2.57). As médias obtidas para riqueza de troglóbios nas duas ecorregiões não foram significativamente distintas ($p = 0.45$).

Cavernas com rio apresentaram riqueza total média de 72.88 espécies (SD = 20.74), enquanto cavernas sem rio apresentaram em média 53.93 espécies (SD = 30.81). As cavernas com rio apresentaram riqueza de espécies significativamente maior que as cavernas sem rio ($p = 0.005$) (Figura 3).

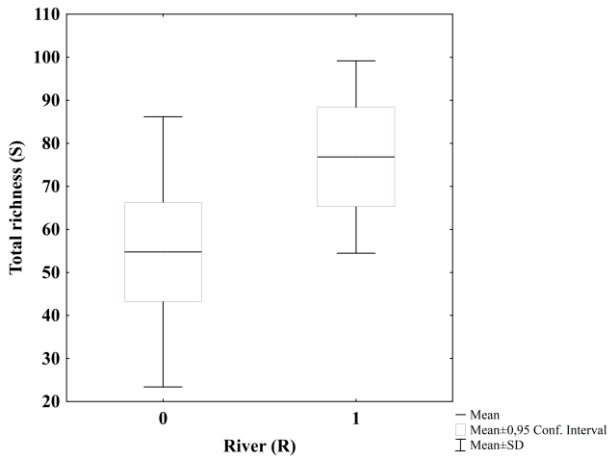
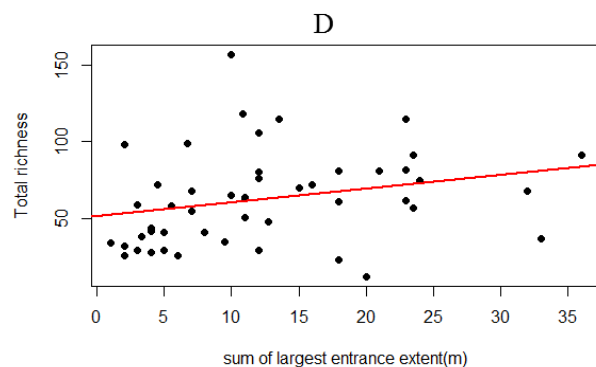
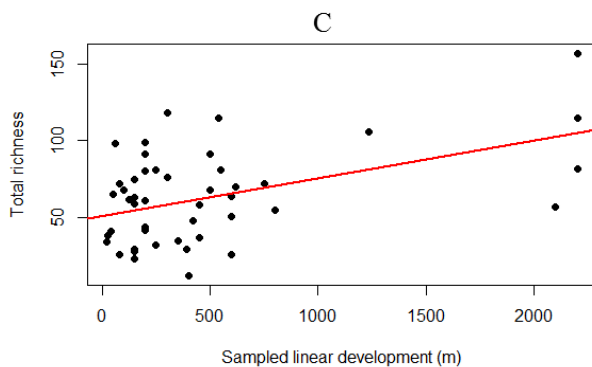
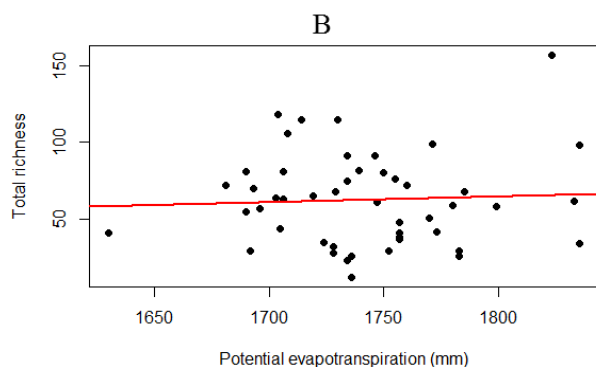
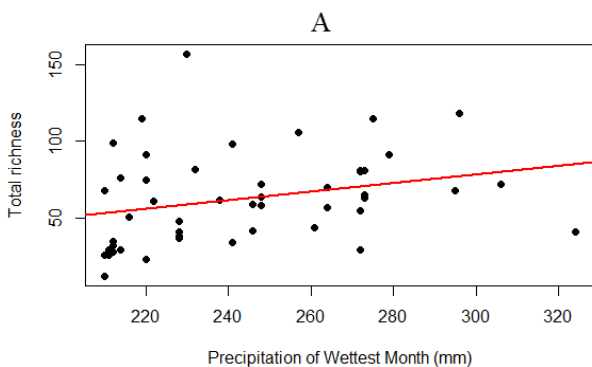


Figura 3: Gráfico de BoxPlot representando a média da riqueza, o desvio padrão e os máximos e mínimos obtidos para as cavernas sem rio (0) e com rio (1).

Em relação à riqueza de espécies troglóbias, as cavernas com rio apresentaram em média 3.76 espécies (SD = 3.05), enquanto as cavernas sem rio apresentaram média de 2.32 espécies (SD = 2.3). O teste de Wilcoxon–Mann–Whitney não detectou diferenças significativas entre as médias da riqueza de troglóbias de cavernas com e sem rios ($p = 0.1$).

O modelo de variáveis significativas que melhor explicou a variação da riqueza total obtida nas cavernas utilizou: precipitação no mês mais chuvoso ($p = 0.00002$) (Figura 4 A), evapotranspiração ($p = 0.00584$) (Figura 4 B), desenvolvimento linear amostrado ($p = 0.00147$) (Figura 4 C) e soma da maior extensão das entradas ($p = 0.02106$) (Figura 4 D) e explicou 41,1% diversidade alfa obtida. Já para a riqueza de troglóbias, o modelo significativo que melhor explicou a riqueza contou apenas com a variável desenvolvimento linear amostrado ($p = 0,000739$) (Figura 4 E), obtendo um poder de explicação de 17,62% do padrão encontrado. Todas as variáveis do modelo apresentaram relação positiva significativa com as riquezas.



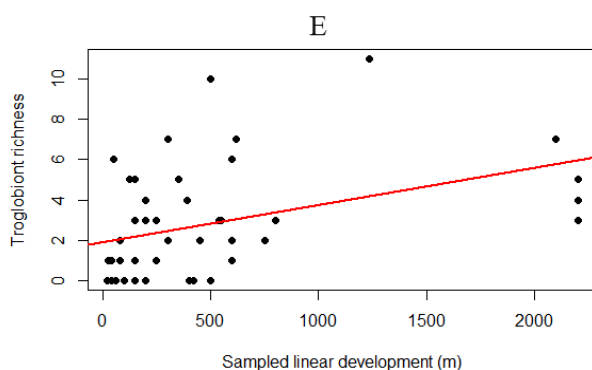


Figura 4: Relação da riqueza total (diversidade alfa) com as variáveis que se mostraram significativas para o modelo. A relação da riqueza total com Precipitação no mês mais chuvoso; B relação da riqueza com a Evapotranspiração potencial; C relação da riqueza com o desenvolvimento linear amostrado; D relação da riqueza total com a soma da maior extensão das entradas; E relação da riqueza de troglóbios com o desenvolvimento linear amostrado.

4. DISCUSSÃO

Nos últimos anos, alguns trabalhos testaram a relação de alguns fatores abióticos com a estruturação das comunidades cavernícolas neotropicais (SIMÕES; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2015; SOUZA-SILVA; MARTINS; FERREIRA, 2011b). Apesar da sabida diferença existente dos sistemas tropicais para os temperados, alguns padrões se repetem, como por exemplo a relação positiva do tamanho das cavernas com a diversidade alfa (CULVER et al., 2003; SIMÕES; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2015). Em regiões neotropicais a presença de rios também contribui para o aumento da diversidade alfa (SIMÕES; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2015). Entretanto, diversos outros parâmetros ainda precisam ser testados. Nossos resultados corroboram com os padrões anteriormente observados e apresentam novas relações da riqueza com fatores climáticos e com fatores bióticos que compõem o mosaico de entorno das cavernas.

As regiões neotropicais são consideradas regiões mega-diversas (ALHO, 2008). Sabe-se hoje que esta megadiversidade reflete também da diversidade das espécies associadas às cavernas. Até meados do século vinte, acreditava-se que as regiões tropicais apresentavam poucas espécies troglóbias. A hipótese principal girava entorno da elevada produtividade primária nos sistemas epígeos, acarretando um input energético elevado aos sistemas hipógeos, o que reduziria a pressão seletiva para a especiação de cavernícolas obrigatórios (MITCHELL, 1969). Com o fortalecimento da biologia subterrânea em regiões tropicais no final do século 20 (América Central, do Sul, sul da Ásia e Oceania) a discrepância de espécies troglóbias de regiões temperadas para as tropicais começou a

reduzir. Desde então, mais se fortalece a hipótese que essa discrepância é principalmente resultado de falha taxonômica e amostral.

Apesar de todas as cavernas do presente estudo ocorrerem no mesmo bioma, que possui sua delimitação baseada em atributos climáticos e de fitofisionomia (COUTINHO, 2006), é vago considerar que sofrem uma influência homogênea dos mosaicos ambientais de entorno. Outros atributos relacionados à composição de espécies animais e vegetais como um todo também podem ter influência sobre as comunidades cavernícolas e devem ser considerados. Por isso testamos a aplicabilidade dos limites das ecorregiões, que têm por base em sua construção a distribuição de espécies vegetais e animais (OLSON et al., 2001). Entendemos que esta delimitação represente dois pools de espécies significativamente distintos (OLSON et al., 2001), que no caso incluem também os potenciais colonizadores dos sistemas hipógeos. Observamos que com a utilização desta delimitação que acreditamos ainda não ser a mais adequada, mas que se mostra mais refinada que a atual separação dos biomas, obtivemos resultados significativos. A diversidade alfa média de espécies das cavernas de *Cerrado Woodland and Savannas* é significativamente maior que a alfa média das cavernas de *Atlantic dry forests*. Algo esperado, uma vez que a pluviosidade na ecorregião *Cerrado Woodlands and Savannas* é maior. A elevada pluviosidade, além de favorecer a produtividade primária na superfície, propicia um maior carreamento de recursos orgânicos para o interior das cavernas o que torna o ambiente menos severo e proporciona uma riqueza maior de espécies (BOISVENUE; RUNNING, 2006; SOUZA-SILVA et al., 2012). Apesar de não significativo, podemos

observar que a média da riqueza de troglóbios nas cavernas ocorrentes em *Atlantic dry forests* foi maior, contrariando a tendência da riqueza total. Tal fato corrobora com a ideia de que ambientes mais restritivos proporcionam aumento na pressão de seleção e consequentemente favorecem a ocorrência de maior número de espécies especializadas e, no caso, restritas ao ambiente subterrâneo (MITCHELL, 1969).

Outro fator que mais uma vez se mostrou importante para as comunidades cavernícolas, são as águas subterrâneas. Por frequentemente estarem associadas aos sistemas hidrológicos locais, é comum a ocorrência de cavernas com cursos d'água ativos (MILANOVIC, 2005). Estudos recentes, corroborados por este, demonstram que em regiões tropicais, cavernas com rios tendem a possuir uma fauna mais rica que as cavernas secas (SIMÕES; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2015). A elevada umidade proporcionada pelos cursos d'água aliada ao transporte de matéria orgânica para o interior das cavernas, favorecem a riqueza total de espécies. Diferente de outros veículos de aporte energético para a caverna, como por exemplo: vento, gravidade e animas, que de maneira geral possuem influência mais pontual, os cursos-d'água aportam recursos por toda sua extensão de passagem e sua área de inundação. O principal recurso orgânico incorporado ao ambiente cavernícola por ação da água é material vegetal particulado (SOUZA-SILVA et al., 2012). Os recursos orgânicos vegetais são de suma importância para a alimentação direta de diversas espécies e também permite o desenvolvimento de fungos e bactérias que fazem parte da dieta de diversas outras espécies, como colêmbolos, milípedes e ácaros (SMRŽ et al., 2015). Destaca-se que habitats com maior disponibilidade e diversidade de recursos orgânicos suportam um maior número de espécies (POULSON; LAVOIE, 2000; SCHNEIDER; CHRISTMAN; FAGAN, 2011).

O clima se mostrou importante também para a diversidade alfa das cavernas. Sua grande influência na produtividade dos ecossistemas é conhecida (BOISVENUE; RUNNING, 2006). Sabe-se que a disponibilidade de energia influencia a capacidade suporte dos sistemas biológicos onde, de maneira geral, quanto maior a disponibilidade energética, maior o número de espécies suportadas pelo ambiente (GASTON, 2000). Nos sistemas hipógeos, não é diferente (CULVER et al., 2006; SCHNEIDER; CHRISTMAN; FAGAN, 2011).

No presente estudo, a diversidade alfa se mostrou maior em regiões com maior precipitação no período chuvoso e maior evapotranspiração. Os dados de Evapotranspiração potencial utilizados no presente trabalho são baseados em modelos de temperatura (TRABUCCO; ZOMER, 2009) e se relacionam à produtividade primária dos sistemas superficiais (PEREIRA; PAPADAKIS, 2014). As comunidades cavernícolas, salvo raras exceções (POR et al., 2013), possuem como base energética recursos orgânicos de origem alóctone. Portanto, a relação positiva da riqueza de espécies com a evapotranspiração e com as chuvas, demonstra que a disponibilidade de recursos em superfície e a efetividade de transporte dos mesmos para os habitats subterrâneos é importante. Além disso, a alta de produtividade primária da superfície, propicia um maior pool de espécies (GASTON, 2000), o que significa maior número de potenciais colonizadores dos habitats subterrâneos, o que também influencia a diversidade alfa das cavernas (PROUS et al., 2004; PROUS; FERREIRA; JACOBI, 2015).

Outros atributos sabidamente significativos para a riqueza de espécies foram corroborados também neste estudo. Sabe-se que tanto em regiões tropicais, quanto temperadas, cavernas maiores, quando comparadas às menores de mesma litologia, geralmente possuem uma fauna mais rica (CULVER et al., 2003; SIMÕES; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2015). Provavelmente resultado da diversidade de micro-habitats e outros recursos disponíveis (SOUZA-SILVA; MARTINS; FERREIRA, 2011a). Cavernas maiores, além da maior área disponível para colonização, atraem colônias de morcegos (BRUNET; MEDELLÍN, 2001) que aumentam a heterogeneidade do habitat, atuando diretamente na importação de recursos disponíveis à fauna, como sementes, folhas e outros restos alimentares, além do guano e de suas próprias carcaças (FERREIRA; MARTINS; YANEGA, 2000; GUIMARÃES, 2014). Quanto maior a variedade de recursos, maior a diversidade dos colonizadores associados à esses recursos (SMRŽ et al., 2015). O maior desenvolvimento linear das cavernas também foi importante para a riqueza de espécies troglóbias. Corroborando o favorecimento da heterogeneidade de habitats, em cavernas maiores, também é maior a probabilidade de ocorrência de habitats isolados, regiões distantes das entradas, onde as influências do sistema epígeo são mínimas. Nessas regiões mais profundas, além de elevada estabilidade ambiental, encontramos

características mais restritivas, principalmente no tocante aos recursos orgânicos. A combinação dos filtros ambientais das cavernas, como ausência de luz e umidade elevada com a oligotrofia acentuada, aumenta a pressão seletiva. O aumento das restrições do habitat favorecem a ocorrência de especialistas que vivem confortavelmente na ausência de luz e com pouca disponibilidade de recursos alimentares como é o caso dos troglóbios (MITCHELL, 1969; ROMERO, 2009).

O tamanho das entradas também influenciou significativamente na riqueza das cavernas. As entradas das cavernas são pontos de conectividade entre dois sistemas distintos, o epígeo e o hipógeo, podendo, portanto, ser chamadas de região ecotonal (PROUS et al., 2004; PROUS; FERREIRA; JACOBI, 2015). Quando uma região ecotonal divide ambientes muito ricos de ambientes mais pobres, como é o caso dos sistemas epígeos, em relação às cavernas, a riqueza do ecótono geralmente supera a apresentada pelos ambientes mais pobres e não ultrapassa a apresentada pelos ambientes mais ricos (PROUS; FERREIRA; JACOBI, 2015). As comunidades que compõem essas regiões ecotonais, em cavernas neotropicais, são compostas por espécies das comunidades epígeas, das comunidades hipógeas e, em parte, por espécies restritas ao próprio ecótono (PROUS; FERREIRA; JACOBI, 2015). A entrada também é atrativa em algumas situações, que podem favorecer a riqueza de espécies, como proteção contra intempéries, insolação direta e dessecação (PROUS et al., 2004; PROUS; FERREIRA; JACOBI, 2015). Consequentemente, quanto maior as entradas, maior a conectividade dos sistemas epígeos e hipógeos e maior a contribuição das espécies epígeas na diversidade dos sistemas subterrâneos.

REFERÊNCIAS

- ALHO, C. The value of biodiversity. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, Suppl., p. 1115–1118, 2008.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- AULER, A. America, South. In: GUNN, J. (Ed.). **Encyclopedia of Caves and Karst Science**. New York/London: Taylor & Francis e-Library, 2004. p. 110–118.
- BAPTISTA, R. L. C.; GIUPPONI, A. P. D. L. A new troglomorphic Charinus from Brazil (Arachnida, Amblypygi, Charinidae). **Revista Ibérica de Aracnologia**, v. 6, n. 1989, p. 105–110, 2003.
- BARTON, K. **MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1R** package version 1.15.6, , 2016. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=MuMIn>>

5. CONCLUSÕES

Temos muito a acrescentar ao conhecimento dos sistemas subterrâneos, principalmente em regiões neotropicais. Muitos padrões observados em regiões temperadas não se aplicam às regiões neotropicais (CULVER; PIPAN, 2010). Portanto, é necessário testar até mesmo as hipóteses mais simples, para que tenhamos mais confiança ao falar dos fatores que realmente influenciam a biodiversidade e os padrões observados nos sistemas subterrâneos neotropicais.

6. AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos taxonomistas pelo apoio no refinamento das identificações (L. Bernardi, A. C. Vasconcelos, R. Pereira, A. Brescovit, D. Zeppelini, R. Brito, E. Araujo, L. F. Iniesta, L. Ázara, M. Villela, A. Neri, A. Silva-Neto, A. Riverón, A. Asenjo, R. Souza, J. Vaz, L. Guimarães, P. Grossi, F. Vaz-de-Melo, L. Hellman, S. Amaral); aos colaboradores do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea pelo apoio nas coletas; 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 Espeleogrupo 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).

- BASTOS-PEREIRA, R.; FERREIRA, R. L. A new species of Spelaeogammarus (Amphipoda: Bogidielloidea: Artesiidae) with an identification key for the genus. **Zootaxa**, v. 4021, n. 3, p. 418, 2015.
- BELLO, L. H. A. D.; VIEIRA, A. F. DE C. Tutorial for mixture-process experiments with an industrial application. **Pesquisa Operacional**, v. 31, n. 3, p. 543–564, 2011.
- BOISVENUE, C.; RUNNING, S. W. Impacts of climate change on natural forest productivity - Evidence since the middle of the 20th century. **Global Change Biology**, v. 12, n. 5, p. 1–21, 2006.
- BORSATO, R. et al. (EDS.). **Ecorregiões do Brasil: Prioridades Terrestres e Marinhas**. [s.l.] Instituto LIFE, 2015. v. III
- BRUNET, A. K.; MEDELLÍN, R. A. the Species–Area Relationship in Bat Assemblages of Tropical Caves. **Journal of Mammalogy**, v. 82, n. 4, p. 1114–1122, 2001.
- CARVALHO, L. M. T. et al. Projeto monitoramento 2005. In: JOSE ROBERTO SOARES SCOLFORO; LUIS MARCELO TAVARES DE CARVALHO (Eds.). . **Mapeamento e inventario da flora nativa e reflorestamentos de Minas Gerais**. 1. ed. Lavras - MG: Editora UFLA, 2006. p. 58–63.
- CHRISTIANSEN, K. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Spelunca**, v. 2, p. 75–78, 1962.
- CHRISTMAN, M. C. et al. Predicting the Occurrence of Cave-Inhabiting Fauna Based on Features of the Earth Surface Environment. **PLoS ONE**, v. 11, n. 8, 2016.
- COUTINHO, L. O conceito de bioma. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 1, p. 13–23, 2006.
- CULVER, D. C. et al. The North American obligate cave fauna : regional patterns. **Biodiversity and Conservation**, v. 12, p. 441–468, 2003.
- CULVER, D. C. et al. The mid-latitude biodiversity ridge in terrestrial cave fauna. **Ecography**, v. 29, n. 1, p. 120–128, 2006.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. Climate , abiotic factors , and the evolution of subterranean life. **Acta Carsologica**, v. 393, p. 577–586, 2010.
- DINERSTEIN, E. et al. **A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean**. 1. ed. Washington D.C.: The international bank for reconstruction and development / The World Bank, 1995.
- DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K.; STEERE, W. C. (EDS.). **Evolutionary Biology**. New York/London: Plenum press, 1968. v. 2
- FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P.; YANEGA, D. Ecology of bat guano arthropod communities in a Brazilian dry cave. **Ecotropica**, v. 6, n. 2, p. 105–116, 2000.
- FISHER, J. B.; WHITTAKER, R. J.; MALHI, Y. ET come home: Potential evapotranspiration in geographical ecology. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 1, p. 1–18, 2011.
- FOX, J. Effect Displays in R for Generalised Linear Models. **Journal of Statistical Software**, v. 8, n. 15, p. 1–27, 2003.
- GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 220–7, 2000.

- GUIMARÃES, M. DE M. **Morcegos Cavernícolas Do Brasil: Composição, Distribuição E Serviços Ambientais**. [s.l.] Universidade Federal de Lavras, 2014.
- HIJMANS, R. J. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965–1978, dez. 2005.
- INIESTA, L. F. M.; FERREIRA, R. L. The first troglobitic Pseudonannolene from Brazilian iron ore caves (Spirostreptida: Pseudonannolenidae). **Zootaxa**, v. 3669, n. 1, p. 85–95, 2013.
- KÖPPEN, W. Das geographische System der Klimate. **Handbuch der Klimatologie**, n. c, p. 7–30, 1936.
- MANN, H.B., WHITNEY, D. R. On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. **The Annals of Mathematical Statistics**, v. 18, n. 1, p. 50–60, 1947.
- MILANOVIC, P. T. **Water resources engineering in karst**. Bo: CRC Press Taylor & Francis Group, 2005.
- MITCHELL, R. W. A comparison of temperate and tropical cave communities. **The Southwestern Naturalist**, v. 14, n. 1, p. 73–88, 1969.
- NOVAK, T. et al. Duality of terrestrial subterranean fauna. **International Journal of Speleology Official Journal of Union Internationale de Spéléologie**, v. 41, n. 2, p. 181–188, 2012.
- NUNES, C. A. et al. Dung Beetles along a Tropical Altitudinal Gradient: Environmental Filtering on Taxonomic and Functional Diversity. **Plos One**, v. 11, n. 6, p. e0157442, 2016.
- OLSON, D. M. et al. **Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth** *Bioscience* (51)11, , 2001.
- PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Ultrastructural analysis of *Coarazuphium formoso* (Coleoptera: Carabidae, Zuphiini), a new Brazilian troglobitic beetle. **Zootaxa**, v. 49, n. 2866, p. 39–49, 2011.
- PEREIRA, H. C.; PAPADAKIS, J. Potential Evapotranspiration. In: KIRKHAM, M. B. (Ed.). . **Principles of Soil and Plant Water Relations (Second Edition)**. Second ed. Oxford, UK: Academic Press, 2014. v. 2p. 455–468.
- PETERSON, B. G.; CARL, P. **PerformanceAnalytics: Econometric tools for performance and risk analysis** R package version 1.4.3541, 2014. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=PerformanceAnalytics>>
- PINTO-DA-ROCHA, R. *Iandumoema uai*, a new genus and species of troglobitic harvestman from Brazil (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 13, n. 4, p. 843–848, 1996.
- POR, F. D. et al. Animal life in the chemoautotrophic ecosystem of the hypogenic groundwater cave of Ayyalon (Israel): A summing up. **Natural Science**, v. 05, n. 4, p. 7–13, 2013.
- POULSON, L. T.; LAVOIE, K. The trophic basis of subsurface ecosystems. In: HORST, W.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). . **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. [s.l.] Elsevier, 2000. p. 231–250.
- PROUS, X. et al. Ecotone delimitation: Epigeal – hypogean transition in cave ecosystems. **Austral Ecology**, v. 29, p. 374–382, 2004.
- 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.
- R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing** Vienna, Austria R

Foundation for Statistical Computing, , 2016. Disponível em: <<https://www.r-project.org/>>

- RATTON, P.; MAHNERT, V.; FERREIRA, R. L. A new cave-dwelling species of Spelaebochica (Pseudoscorpiones: Bochicidae) from Brazil. **Journal of Arachnology**, v. 40, p. 274–280, 2012.
- ROMERO, A. The ecology of cave organisms. In: **Cave Biology Life in Darkness**. 1. ed. New York: Cambridge University Press, 2009. p. 159–181.
- SANDERS, N. J. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. **Ecography**, v. 25, n. 1, p. 25–32, 2002.
- 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.
- 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.
- SMRŽ, J. et al. Food sources of selected terrestrial cave arthropods. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 37–46, 2015.
- SOUZA-SILVA, M. et al. Transport and Consumption of Organic Detritus in a Neotropical Limestone Cave. **Acta Carstologica**, v. 41, n. 1, p. 139–150, 2012.
- SOUZA-SILVA, M.; MARTINS, R. P.; FERREIRA, R. L. Trophic Dynamics in a Neotropical Limestone Cave. **Subterranean Biology**, v. 9, p. 127–138, 2011a.
- SOUZA-SILVA, M.; MARTINS, R. P.; FERREIRA, R. L. Cave lithology determining the structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 8, p. 1713–1729, 2011b.
- SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. Eukoenergia (Palpigradi: Eukoeneriidae) in Brazilian caves with the first troglobiotic palpigrade from South America. **The Journal of Arachnology**, v. 38, n. 3, p. 415–424, 2010.
- STEVENS, G. C. The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude. **Chicago Journals**, v. 140, n. 6, p. 893–911, 1992.
- THUILLER, W.; LAVOREL, S.; ARAÚJO, M. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. **Global Ecology and ...**, v. 14, p. 347–357, 2005.
- TRABUCCO, A.; ZOMER, R. J. **Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapotranspiration (Global-PET) Geospatial Database** CGIAR Consortium for Spatial Information, , 2009. Disponível em: <<http://www.csi.cgiar.org/>>
- VENABLES, W. N.; RIPLEY, B. D. **Modern Applied Statistics with S**. Fourth ed. New York: Springer, 2002.
- WICKHAM, H. **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis** Springer-verlag New York, , 2009. Disponível em: <<http://ggplot2.org>>
- ZOMER, R. et al. **Trees and Water: Smallholder Agroforestry on Irrigated Lands in Northern India. Colombo, Sri Lanka: International Water Management Institute IWMI Research Report**. Colombo, Sri Lanka: International Water Management Institute, 2007. Disponível em: <<http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-41349109725&partnerID=40&md5=90107d2a12a57dfd7bac6ff92f5cfe97>>.