



LAÍS FURTADO OLIVEIRA

**RESPOSTAS DAS COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS À
HETEROGENEIDADE DE HABITAT EM AMBIENTES
CAVERNÍCOLAS**

LAVRAS - MG

2019

LAÍS FURTADO OLIVEIRA

**RESPOSTAS DAS COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS À
HETEROGENEIDADE DE HABITAT EM AMBIENTES
CAVERNÍCOLAS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas para a obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Marconi Souza Silva

Orientador

LAVRAS - MG

2019

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Oliveira, Laís Furtado.

Respostas das comunidades de invertebrados à heterogeneidade
de habitat em ambientes cavernícolas / Laís Furtado Oliveira. -
2019.

85 p. : il.

Orientador(a): Marconi Souza Silva.

Coorientador(a): Rodrigo Lopes Ferreira.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Cavernas. 2. Invertebrados. 3. Biodiversidade. I. Silva,
Marconi Souza. II. Ferreira, Rodrigo Lopes. III. Título.

LAÍS FURTADO OLIVEIRA

**RESPOSTAS DAS COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS À
HETEROGENEIDADE DE HABITAT EM AMBIENTES CAVERNÍCOLAS**

**INVERTEBRATE COMMUNITY RESPONSES TO HABITAT HETEROGENEITY IN
CAVE ENVIRONMENTS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas para a obtenção do título de Mestre.

Aprovado em 05/11/2019

Banca Examinadora

Dr. Paulo dos Santos Pompeu (UFLA)

Dr. Nelson Henrique de Almeida Curi (Unilavras)

Prof. Dr. Marconi Souza Silva

Orientador

LAVRAS - MG

2019

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Agradeço aqui pessoas importantes que me fizeram chegar até aqui. Ao longo desses quase dois anos de mestrado, foram muitos medos angústias e uma crise de depressão, essas pessoas me deram forças para finalizar essa pesquisa e me fizeram voltar a ver a vida colorida e valorizar os momentos felizes por mais simples que sejam.

Agradeço principalmente aos meus pais, pelos ensinamentos, apoio e amor incondicional dado a mim durante toda a vida, sem o amor de vocês eu nada seria... Agradeço também ao meu irmão Helder Furtado Oliveira Felipe que desde quando chegou na minha vida fez meu coração bater mais forte transbordando amor por uma criatura, como pode?!

Ao presidente Lula que criou políticas públicas possibilitando a minha entrada em uma Universidade Federal.

Ao programa de Ecologia Aplicada da UFLA e seu corpo docente, em especial a secretária do programa Ellen, por toda disposição e ajuda.

Às minhas três mães, Guta, Tonha e Vó Lena, por todos cafunés, chás, colos... Essas coisas de mãe.

Aos meus tios Zezé e Inha, e seus filhos, pelo verdadeiro apoio de família.

Às professoras que me ensinaram a ler e escrever, principalmente D. Valquíria no qual me ensinou o alfabeto através de uma história que eu lembro até hoje.

A D. Maria, professora de Biologia que me influenciou com suas aulas e me deu forças para correr atrás do meu sonho de ser bióloga.

Aos professores da graduação que me emocionaram várias vezes durante as aulas com os ensinamentos construídos, despertando em mim cada dia mais contemplação pelos processos biológicos.

Ao meu muito mais que orientador Marconi, ao meu amigo Titó, que é um poço de paciência, que me ensina muito mais do que trabalhos acadêmicos. Ele que me ensina ver as coisas bonitas da vida, sempre com muito humor e simplicidade. Além do meu agradecimento, expresso aqui minha admiração por você e toda sua família.

Ao meu coorientador Rodrigo Lopes, vulgo Drops/Mestre, que foi quem me apresentou o admirável mundo subterrâneo e suas criaturas fantásticas, me contagiando com sua paixão por esse “universo”. Muito obrigada por me tornar uma pessoa mais forte, e sempre deixar as portas da sua sala e da sua casa abertas para mim.

Á equipe de campo dessa pesquisa (Bruxão, Ró, Mami Bear, Alícia, Félix, Titó, Mestre, e aos guias de campo) por toda dedicação durante as coletas e por me acalmarem em momentos de estresse (comuns nessas situações). E por me acompanharem na famosa e merecida “breja” depois do campo!

Aos especialistas que ajudaram nas identificações taxonômicas, Rafaela Bastos, Leopoldo Bernardi e Angélico Ansejo.

As minhas duas turmas de Biologia, no qual tenho certeza que levarei amizades para o resto da vida, como Samífera, Vini Lorotinha, Isa, Carol, Ester, Pedrão, Ingrid, Lu. E as duas amizades de infância que essa turma me deu Miju e Xande.

Miju, uma das mulheres mais incríveis que já conheci, com o maior coração do mundo, sempre disposta a ajudar os outros independentemente de qualquer coisa. Desde que você chegou na minha vida, descobri o verdadeiro significado de amizade, tornou meus dias muito mais tumultuados, porém, muito mais felizes. Xande, sempre *chic*, cheiroso e carinhoso, obrigada por todas as conversas, desde as mais intelectuais até as mais chulas, todas são muito enriquecedoras. Obrigada por sempre me aturar nos melhores e piores momentos, você sempre me dá seu ombro para choro e bolos para meu consolo, “*Gracias a la vida que me ha dado tanto...*” me deu você, te amo.

Aos outros amigos de luta do CEBS... Pelos momentos de aprendizados, pelas risadas nos cafés, pelos conselhos e apoio nas horas difíceis. Em especial a Mommy Bear, sempre muito sensata, responsável e divertida, me ajudou nos momentos mais difíceis da minha vida, realmente foi uma mãe para mim, sou eternamente grata a você, e ao Alex, pelas histórias, conversas, comidas, a vocês dois toda a minha gratidão. A Roberta, por tornar meus dias mais felizes, me fazer ver o mundo de outra forma, muito mais positiva, e por se tornar uma grande amiga. Ao Pi, por me fazer ainda acreditar nas pessoas, sua companhia alegre os meus dias. Ao Lucas Rabelo, por toda a ajuda em todos os setores da vida, obrigada por sempre me aconselhar, por abrir minha cabeça, pelos forrós e pelas viagens. Ao Denizar, que se tornou um amigo, sempre disposto a me ajudar com muita paciência. Ao Gaúcho, obrigada pelas risadas, conselhos, brejas, churras, ajuda nas análises. A Perna por ser sempre positiva, tentando despertar sempre o lado bom. Ao Bruxão que é minha irmã perdida e se tornou uma grande amiga. A Sassanha, Xucra, Pepa e Giovana que são minhas referências de mulheres na ciência. E por último dessa leva do laboratório, mas não menos importante, muito pelo contrário, quero agradecer ao meu mais novo amigo de infância, Dey. Essa luz cintilante em forma de gente entrou na minha vida, e fez morada no meu coração. Obrigada Dey, por

sempre estar comigo nos piores e melhores momentos, aliás, quase sempre estamos na fossa juntos, e mesmo assim, conseguimos nos divertir, isso que é amor.

Ao meu ménage (Terezinha e Paulo), só queria deixar claro que “diante da vastidão do tempo e da imensidão do universo, é um imenso prazer para mim dividir um planeta e uma época com vocês” (Carl Sagan). Terezinha caiu na minha vida de paraquedas e me fez apaixonar pela vida novamente, sem palavras para descrever essa sensação e o quando sou grata, te amo *loki*. Paulo sempre foi minha referência de biólogo, obrigada pelas conversas e por seu humor que eu amo.

A família A-kabadas, e suas formações no qual sou agradecida ao universo por ter juntado essas pessoas em um lar. ZéS, Mi, Princess e Chininho. Muito obrigada por tornar meus dias mais tranquilos (ou não, rrsrrs). O crescimento pessoal que tive com vocês não tem preço. Queria agradecer em especial, Zé (João), que já admirava antes mesmo de o conhecer, e essa admiração só aumentou. Muito, muito obrigada pela sua amizade sincera, por tornar meus dias possíveis, por ser meu psicólogo, pelas várias conversas que me formaram uma cidadã e feminista. Por me guiar e me proteger. E pelos momentos mais felizes em Lavras, foram muitos né?! E espero que esses se estendam pelo resto das nossas vidas, não esquece que eu estou na fila tá?!...E ao Zé (Isa), a filha de Yemanjá com o sorriso mais lindo do mundo, que alegra os meus dias, obrigada pelas deliciosas risadas, cantorias e pelos papos sérios.

Aos companheiros e amigos de luta que o PIBID me proporcionou, Tutu, Frê, Rafa, João, Lari, Antônio, Marina, fica aqui minha admiração por vocês.

Aos amigos de infância de Lumis no qual tenho certeza que passei os melhores momentos da minha vida, com muitas histórias, risos, choros, joelhos ralados, beliscões, bolinhos de chuva, roubos de “mii verde”, corridas atrás dos carros de boi....

A família Panelinha do Pole Dance, que é a família mais feminista e forte que eu conheço em especial à Teacher Ayla e Iara Pole, que deixaram de ser apenas colegas de pole e se tornaram minhas amigas.

E dedico a crônica abaixo aos amigos João, Miju, Helder, Tutu, Xande, Isa, Dey, Terezinha e Karla.

Amigos - Vinícius de Moraes

"Tenho amigos que não sabem o quanto são meus amigos.
Não percebem o amor que lhes devoto e a absoluta necessidade que tenho
deles. A amizade é um sentimento mais nobre do que o amor,
eis que permite que o objeto dela se divida em outros afetos,
enquanto o amor tem intrínseco o ciúme, que não admite a rivalidade.

E eu poderia suportar, embora não sem dor,
que tivessem desaparecidos todos os meus amores,
mas enlouqueceria se desaparecessem todos os meus amigos!
Até mesmo aqueles que não percebem o quanto são meus amigos
e o quanto minha vida depende de suas existências ...
A alguns deles não procuro, basta-me saber que eles existem.
Esta mera condição me encoraja a seguir em frente pela vida.

Mas, porque não os procuro com assiduidade,
não posso lhes dizer o quanto gosto deles.

Eles não iriam acreditar.

Muitos deles estão lendo esta crônica e não sabem
que estão incluídos na sagrada relação de meus amigos.

Mas é delicioso que eu saiba e sinta que os adoro,
embora não declare e não os procure.

E às vezes, quando os procuro,
noto que eles não têm noção de como me são necessários,
de como são indispensáveis ao meu equilíbrio vital,
porque eles fazem parte do mundo que eu, tremulamente construí,
e se tornaram alicerces do meu encanto pela vida.

Se um deles morrer, eu ficarei torto para um lado.

Se todos eles morrerem, eu desabo!

Por isso é que, sem que eles saibam, eu rezo pela vida deles.

E me envergonho, porque essa minha prece é, em síntese,
dirigida ao meu bem-estar.

Ela é, talvez, fruto do meu egoísmo.

Por vezes, mergulho em pensamentos sobre alguns deles.

Quando viajo e fico diante de lugares maravilhosos,
cai-me alguma lágrima por não estarem junto de mim,
compartilhando daquele prazer ...

Se alguma coisa me consome e me envelhece
é que a roda furiosa da vida não me permite ter sempre ao meu lado,
morando comigo, andando comigo, falando comigo, vivendo comigo,
todos os meus amigos, e, principalmente,
os que só desconfiam ou talvez nunca vão saber que são meus amigos!

A gente não faz amigos, reconhece-os."

“...A história da vida na Terra tem sido uma história de interação entre coisas vivas e seus ambientes...”

Rachel Carson.

RESUMO

Este trabalho foi desenvolvido com o intuito de pesquisar a influência do substrato, temperatura, umidade, distância da entrada e a influência do turismo na composição e riqueza de invertebrados cavernícolas em diferentes escalas amostrais, a fim de contribuir para o conhecimento, manejo e conservação da fauna dos invertebrados subterrâneos. O trabalho é composto de dois artigos redigidos conforme as regras dos periódicos científicos. O primeiro artigo foi elaborado de acordo com as normas do periódico “*International Journal of Speleology*” cujo objetivo foi avaliar quais as variáveis ambientais guiam a composição e a riqueza das comunidades de invertebrados cavernícolas em distintas escalas amostrais em duas cavernas. Concluiu-se que a composição e riqueza tiveram mais influência das variáveis ambientais ligadas à determinação de habitat e suas características específicas, variando de acordo com a escala de amostragem, indicando que a heterogeneidade de habitat desempenham um papel importante na estruturação de comunidades dos invertebrados cavernícolas em distintas escalas espaciais e em relação a distância da entrada, e métodos combinados de amostragem podem caracterizar melhor a biodiversidade. O segundo capítulo foi escrito conforme as normas do periódico “*Tourism Management*” tendo como objetivo a comparação da composição e riqueza da comunidade de invertebrados nas áreas turísticas e não turísticas e determinar quais variáveis ambientais influenciam a riqueza e composição nessas duas áreas, nas distintas escalas amostrais. Os resultados encontrados mostram que a área turística da caverna é mais homogênea nos componentes de habitat e composição da fauna em relação a área não turística. Não foram observadas diferenças significativas na riqueza da fauna, nos componentes de habitat e na diversidade de substrato entre as duas áreas. Entretanto, houve diferença na composição da fauna entre as duas áreas, o que pode ser um indicativo da atividade turística influenciando indiretamente a composição da fauna. Esse capítulo também mostrou que diferentes componentes do substrato exercem influência na composição e riqueza da fauna nas áreas turísticas e não turísticas. Na área turística os elementos físicos do habitat se mostraram mais importantes na determinação da composição e riqueza da fauna. Recomenda-se evitar pisoteio em locais onde as características do substrato sejam importantes para a determinação da composição e riqueza da fauna.

Palavras-chave: Cavernas. Invertebrados. Variáveis Ambientais. Turismo.

ABSTRACT

This work was developed to investigate the influence of substrate, temperature, humidity, distance from the entrance and the influence of tourism on the composition and richness of cave invertebrates in different sample scales, in order to contribute to the knowledge, management and conservation of fauna of underground invertebrates. The work is composed of two articles written according to the rules of scientific journals. The first article was elaborated according to the norms of the International Journal of Speleology whose objective was to evaluate which environmental variables guide the composition and richness of cave invertebrate communities in different sample scales in two caves. It was concluded that composition and richness had more influence of environmental variables related to habitat determination and their specific characteristics, varying according to the sampling scale, indicating that habitat heterogeneity play an important role in the structuring of cave invertebrate communities. at different spatial scales and distance from entry, and combined sampling methods may better characterize biodiversity. The second chapter was written according to the norms of the journal "Tourism Management" aiming to compare the composition and richness of the invertebrate community in the tourist and non-tourist areas and to determine which environmental variables influence the richness and composition in these two areas, at different scales. sampling. The results show that the tourist area of the cave is more homogeneous in the components of habitat and composition of fauna compared to non-tourist area. No significant differences were observed in fauna richness, habitat components and substrate diversity between the two areas. However, there was a difference in fauna composition between the two areas, which may be indicative of tourism activity indirectly influencing fauna composition. This chapter also showed that different substrate components influence the composition and richness of fauna in the tourist and non-tourist areas. In the tourist area the physical elements of the habitat were more important in determining the composition and richness of the fauna. It is recommended to avoid trampling in places where substrate characteristics are important for determining fauna composition and richness.

Keywords: Caves. Invertebrates. Environmental Variables. Tourism.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	12
1 INTRODUÇÃO	12
SEGUNDA PARTE – ARTIGOS	14
Artigo 1 – Influência da heterogeneidade de habitat na composição e riqueza da fauna cavernícola	14
Artigo 2 – Variações na composição e riqueza de invertebrados entre áreas turísticas e não turísticas de uma caverna andina	60

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

Essa dissertação é composta por dois manuscritos, redigidos conforme as regras de periódicos científicos. Foi desenvolvida com o intuito de avaliar a influência dos componentes do substrato, temperatura, umidade (usados aqui como heterogeneidade de habitat) e distância da entrada, na composição e riqueza de invertebrados cavernícolas em diferentes escalas amostrais (quadrantes de 1x1m e setores de 3x10m). O estudo foi desenvolvido em duas cavernas, em distintas regiões geográficas, caverna da Morena, Cordisburgo, Minas Gérias/Brasil e Umajalanta, Torotoro/Bolívia. A caverna Umajalanta apresenta visitação turística moderada (4000 pessoas/ano). Os invertebrados foram amostrados de modo ativo, com auxílio de pinças e pincéis, em novembro de 2017 e outubro de 2018. Além disso, para a caverna Umajalanta avaliamos a influência da heterogeneidade do habitat da distância da entrada na determinação da composição e riqueza de invertebrados comparando áreas acessadas por turistas e áreas intangíveis ao turismo.

O primeiro artigo foi feito de acordo com as normas do periódico “International Journal of Speleology”. Esse, investiga a influência dos diferentes tipos de substrato, temperatura, umidade e distância da entrada sobre a composição e riqueza na fauna de invertebrados nas duas cavernas, usando os setores e quadrantes como unidades amostrais. Para isso, foram posicionados setores e quadrantes no piso das cavernas, desde a entrada até locais mais profundos. Nestas unidades amostrais houve a coleta da fauna e mensuração dos componentes do substrato. As medidas dos componentes do substrato foram usadas para gerar uma variável preditora aqui denominada de diversidade de substrato (DIV). Os resultados mostraram que a não somente a diversidade do substrato é um fator importante na determinação de variações na composição e riqueza dos invertebrados, mas também a presença de componentes específicos do habitat. Tais componentes específicos podem funcionar como “elementos chave” na determinação da composição e riqueza dos invertebrados no substrato.

O segundo manuscrito foi elaborado de acordo com as normas do periódico “Tourism Management”, e avaliou diferenças na estrutura de habitat e na composição e riqueza de invertebrados entre áreas turísticas e não turísticas na caverna Umajalanta. Para tal, usamos a mesma metodologia de coleta citada acima, entretanto, eliminado unidades amostrais mais próximas da entrada da caverna. Os resultados mostraram que a composição da fauna diferiu

nas diferentes áreas, entretanto, não foram observadas diferenças significativas na estrutura do habitat e na riqueza entre as duas áreas analisadas. Diferenças na composição da fauna podem indicar possível influência do turismo na estruturação das comunidades de invertebrados. Além disso, o estudo também apontou que diferentes componentes do substrato exercem influência na composição e riqueza da fauna. Neste caso, é extremamente importante que estes substratos sejam evitados pelos turistas, minimizando possíveis danos à fauna. Diante disto, sugerimos a implantação de programas de gestão do turismo associado a um monitoramento da fauna e tipos de substratos.

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

Artigo 1 – Influência da heterogeneidade de habitat na composição e riqueza da fauna cavernícola

Este capítulo foi escrito em formato de artigo (versão preliminar), redigido conforme as normas para publicação da revista “International Journal of Speleology” E-ISSN: 1827-806X, disponível em: https://scholarcommons.usf.edu/ijs/submission_guidelines.pdf

1 **INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE DE HABITAT NA COMPOSIÇÃO E** 2 **RIQUEZA DA FAUNA CAVERNÍCOLA**

3 Laís Furtado Oliveira¹, Rodrigo Lopes Ferreira¹, Marconi Souza Silva¹ *

4 ¹ Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (www.biologiasubterranea.com.br).

5 * Autor correspondente. E-mail: laiz_furtado@yahoo.com.br. Postal address: Universidade
6 Federal de Lavras. Campus Universitário, Caixa Postal 3037, CEP 37200-000, Lavras, Minas
7 Gerais, Brasil.

8 **RESUMO**

9 O conhecimento dos fatores responsáveis pela estruturação das comunidades nos ecossistemas
10 subterrâneos neotropicais ainda é incipiente, o que indica a necessidade de ser mais bem
11 compreendido. Diante disso, este estudo teve como objetivo avaliar quais são as variáveis
12 ambientais que guiam a composição e a riqueza das comunidades de invertebrados
13 cavernícolas em diferentes escalas amostrais. Foram realizadas coletas em duas cavernas,
14 Umajalanta, na Bolívia, e na caverna Morena, no Brasil, usando setores como unidades
15 amostrais. Os invertebrados foram amostrados em 24 setores (10x3m) e 72 quadrantes
16 (1x1m), distribuídos ao longo dessas duas cavernas. Os táxons mais ricos foram: Araneae (16
17 spp.), Diptera (14 spp.) e Coleoptera (11 spp.). As variações na composição e riqueza da
18 fauna de invertebrados cavernícolas tiveram influência de distintos fatores ambientais. Não
19 foram observadas diferenças significativas na riqueza e composição da fauna entre setores e
20 quadrantes nas cavernas analisadas. As variáveis que melhor explicaram as variações da
21 composição da fauna nos setores ao longo da caverna foram elementos ligados a determinação
22 de micro-habitats. Nos quadrantes, a composição da fauna respondeu a condições específicas
23 do habitat e não a recursos alimentares. Enquanto as variáveis que mais influenciaram as

24 variações na riqueza, foram elementos ligados a determinação de habitat nos setores, além de
25 guano na caverna da Morena. Nos quadrantes, a riqueza da fauna foi determinada pela
26 diversidade do substrato, exceto pela ocorrência de detritos vegetais na caverna da Morena.
27 Assim, a composição e riqueza tiveram mais influência das variáveis ambientais ligadas à
28 determinação de habitat e suas características específicas, variando de acordo com a escala de
29 amostragem, indicando que a heterogeneidade de habitat desempenham um papel importante
30 na estruturação de comunidades dos invertebrados cavernícolas em distintas escalas espaciais
31 e em relação a distância da entrada, e métodos combinados de amostragem podem
32 caracterizar melhor a biodiversidade.

33 **PALAVRAS-CHAVE**

34 Biodiversidade; Invertebrados; Caverna da Morena; Caverna Umajalanta.

35 **INTRODUÇÃO**

36 Pesquisadores ao longo do mundo têm estudado os ambientes subterrâneos e sua fauna no
37 intuito de elucidar padrões ecológicos e evolutivos inerentes a estes ecossistemas peculiares
38 (Mammola, 2018; Mamolla et al., 2019). Nesses locais, gradientes ambientais de redução de
39 luminosidade até permanente escuridão, escassez de recursos alimentares e isolamento, em
40 relação às condições ambientes de superfície, permitem a existência de uma biota peculiar.

41 O entendimento de mecanismos e processos que guiam e mantêm a biodiversidade nos
42 ambientes subterrâneos, e em quais escalas espaciais eles operam, tem sido uma preocupação
43 constante (Prous et al., 2004; Pipan et al., 2011; Mammola et al., 2016; Mammola, 2018;
44 Sánchez-Fernández, 2018). Não diferente de outros habitats de superfície, a influência da
45 heterogeneidade espacial em diferentes escalas sobre a fauna pode ser marcante (Kozel et al.,
46 2019), apesar do número de variáveis presentes ser menor em relação aos habitats de
47 superfície (Sánchez-Fernández et al., 2018).

48 Compreender os aspectos ecológicos relacionados à manutenção da fauna cavernícola é
49 essencial, uma vez que estudos que produzem somente listas de espécies podem não
50 contribuir em ações efetivas para a conservação da biodiversidade subterrânea (Trajano et al.,
51 2010). Assim, o conhecimento dos fatores naturais e antrópicos responsáveis pela estruturação
52 das comunidades e manutenção da biodiversidade, necessitam ser mais bem compreendidos

53 para auxiliar na conservação mais efetiva da fauna de cavernas (Ferreira & Horta, 2001;
54 Souza-Silva et al., 2015; Mamolla et al., 2019).

55 Nesse sentido, conhecer esses fatores se torna um imperativo nos estudos que se dedicam à
56 biologia subterrânea. Estudos que buscaram elucidar a influência das características dos
57 substratos sobre as comunidades de invertebrados em cavernas, têm mostrado que a distância
58 da entrada, heterogeneidade dos habitats físicos e disponibilidade de recursos alimentares
59 exercem forte influência (Prous, 2005; Oliveira, 2014; Pellegrini et al., 2016; Gomes, 2017;
60 Zepon & Bichuette, 2017). Tal influência deve-se provavelmente ao fato que devido às
61 especializações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, invertebrados cavernícolas
62 buscam por microhabitats preferenciais dentro do ambiente subterrâneo (Culver & Pipan,
63 2009; Mammola et al., 2016; Souza-Silva & Ferreira, 2009). Esses microhabitats englobam
64 componentes tróficas como guano, detritos vegetais, matéria orgânica, e físicos como frestas,
65 espaços sob rochas, interstícios, corpos d'água etc. (Ferreira et al., 2007; Culver & Pipan,
66 2009; Souza-Silva et al., 2011; Simões et al., 2015; Gomes; 2017).

67 Sendo assim, a heterogeneidade de habitat pode atuar na estruturação das comunidades dos
68 invertebrados cavernícolas, por meio da disponibilização de habitat para essa fauna
69 (Zagmajster et al., 2018), interferindo diretamente na distribuição das espécies e
70 conseqüentemente nos padrões da diversidade (Terlizzi et al., 2008). Tal partição de
71 diversidade, comumente tratada como “beta”, pode ser dada pela substituição de espécies
72 (turnover) ou pela perda ou ganho de espécies (seja por aninhamento – nestedness ou pela as
73 diferenças entre as riquezas) (Baselga, 2010; Carvalho et al., 2012; Carvalho et al., 2013;
74 Podani & Schmera, 2016).

75 Grande parte dos estudos existentes sobre diversidade beta em ambientes subterrâneos,
76 avaliam diferentes cavernas como unidades amostrais desconsiderando variações ao longo de
77 uma mesma caverna (Simões et al., 2015; Ferreira et al., 2015; Gomes, 2017; Cardoso, 2018).

78 Entretanto, estudos que contribuam para a compreensão dos padrões de distribuição e
79 estruturação das comunidades de invertebrados cavernícolas usando compartimentos dentro
80 de uma mesma caverna podem ajudar a melhor entender as dinâmicas espaciais locais das
81 comunidades.

82 Independentemente de como uma paisagem é estruturada (mosaico ou contínuo), diferentes
83 componentes do habitat variam em sua contribuição para a diversidade de espécies. Entender
84 como tais componentes contribuem na manutenção da diversidade de espécies facilita o
85 entendimento e proteção da diversidade biológica. O poder de previsão de como as

86 perturbações de componentes de habitat afetará a diversidade será mais eficiente se pudermos
87 conhecer como cada componente influencia a diversidade de espécies (Fleishman et al.,
88 2003). Entretanto, a escala espacial representa um fator crucial para o entendimento de como
89 as espécies acessam os diferentes componentes de habitat (Wiens, 1989). Os indivíduos de
90 uma espécie podem apresentar percepção e reação variadas às distintas escalas de habitat em
91 função de características relacionadas à história de vida (especializações morfológicas,
92 fisiológicas e comportamentais referentes a mobilidade, exigências alimentares de
93 microhabitats, fuga de predação, etc.) (Wiens, 1989; Merilaita et al., 2001).
94 Diante disso, este estudo tem como objetivo e hipótese: avaliar como a heterogeneidade de
95 habitat determina a composição e a riqueza das comunidades de invertebrados cavernícolas
96 em diferentes escalas amostrais. (A composição e riqueza da fauna deve variar em resposta à
97 diversidade das condições do substrato - heterogeneidade de habitat. A existência de um
98 gradiente nas condições ambientais que se estende desde a entrada até locais mais profundos
99 pode promover aumento na substituição de espécies e quanto maior a heterogeneidade maior
100 deve ser a riqueza de espécies).

101 **MATERIAIS E MÉTODOS**

102 **Área de estudo**

103 Para a realização do estudo foram escolhidas duas cavernas em distintas regiões, para ver a
104 influência desses ambientes na composição e riqueza da fauna. Foram delimitadas unidades
105 amostrais formadas por setores (3x10m) e quadrantes (1x1m) dispostos no substrato da
106 caverna Umajalanta (Andes Bolivianos) e da Caverna Morena (Cerrado Brasileiro) (Figura 1),
107 ambas com rios perenes. A caverna Umajalanta (-18.114385S/- 65.811498°W) e a caverna
108 Morena (-19.169358S/- 44.338999°W) localizam-se em uma mesma faixa latitudinal e
109 experimentam forte variação na quantidade de chuvas e estacionalidade da vegetação epígea
110 circundante.

111 Umajalanta é a maior caverna conhecida da Bolívia, com 4.600 metros de desenvolvimento
112 horizontal, a 2.850 metros de altitude, e inserida em uma área protegida de 16.570 hectares
113 dentro do Parque Nacional de Torotoro, no norte do departamento de Potosí, na província de
114 Charcas, O parque encontra-se na eco-região do bosque decidual de vales secos e na sub-
115 região biogeográfica da Pré-Puna. É uma região típica de montanha com profundos cânions,
116 vales e quedas d'água. A pluviosidade média anual é de 850 milímetros ao ano, apresentando

117 forte sazonalidade, sendo o clima muito seco durante maior parte do ano (novembro a março)
118 e a temperatura média anual é de 16,3 °C (Garreaud et al., 2009).

119 Até o momento essa caverna apresenta 2 espécies troglóbias descritas, são elas:
120 *Trichomycterus chaberti* Durand, 1968 e *Escolatrechus bolivianus* Mateu, 2002.

121 A gruta da Morena está localizada em Cordisburgo, no estado de Minas Gerais, Brasil em
122 uma área cárstica formadas por rochas do Supergrupo São Francisco, Grupo Bambuí,
123 Subgrupo Paraopeba (Pedrosa Soares, 1994).

124 A pluviosidade média anual varia de 1250 mm a 1500 mm e a temperatura média anual é de
125 22°C. Dados pluviométricos da região indicam que o clima pode ser incluído no regime
126 tropical com duas estações bem definidas. A estação seca vai de junho a setembro e a estação
127 chuvosa ocorre entre os meses de outubro a março (Travassos, 2010).

128 A gruta da Morena é a maior caverna calcária dos arredores de Cordisburgo, e possui de cerca
129 de 4620 metros e está a 794 metros de altitude. Ela ainda apresenta sete entradas que levam a
130 condutos formados por uma nascente interna e dois rios, que também se encontram no seu
131 interior, emergindo em conduto único em sua ressurgência (Cruz & Pereira Filho, 2003). A
132 caverna possui duas espécies troglóbias (espécies estritamente cavernícolas) descritas
133 *Eukoenenia sagarana* (Souza & Ferreira, 2012) e *Spaeleoleptes spaeleus* (Kury & Pérez-
134 González, 2008) e mais 13 espécies com caracteres troglomórficas.

135 **Coleta de dados bióticos e abióticos nas cavernas**

136 Para a caracterização do substrato e mensuração da composição e a riqueza da fauna de
137 invertebrados, foram delimitados doze setores em cada caverna (3x10m) e 36 quadrantes
138 (1x1m) dispostos no piso da caverna desde a entrada até os locais onde foi possível acessar
139 (Figura 1 e 2). As coletas foram realizadas em um único evento amostral em cada caverna
140 (novembro de 2017 em Umajalanta e outubro de 2018 na Morena).

141 No interior de cada setor foram posicionados três quadrantes, dois nas extremidades e um na
142 porção mediana (Figura 2). Cada quadrante possui subunidades de 10 cm x 10 cm.

143 **Coleta dos dados abióticos nos setores e quadrantes**

144 A caracterização de componentes do substrato nas cavernas foi feita a partir da inspeção
145 visual e quantificação proporcional da área ocupada por distintos componentes orgânicos e
146 inorgânicos no interior dos setores e quadrantes (Figura 2). Para isso, os substratos nos setores
147 foram caracterizados de acordo com protocolo adaptado de Peck e colaboradores (2006) e

148 Hughes e Peck (2008) para ambientes aquáticos. O protocolo consiste em dividir cada setor
149 em dez secções de um por três metros, e estimar visualmente a proporção de área ocupada por
150 cada substrato (Figuras 2 e 3). Posteriormente, em laboratório é feito o somatório dessas
151 proporções e extraída a média aritmética das ocupações de cada substrato presente no setor e
152 calculado o índice de diversidade de Shannon (H') com os valores obtidos (Figuras 2 e 3).

153 Para caracterizar os substratos nos quadrantes, foram feitas fotografias digitais em campo, as
154 quais foram analisadas posteriormente em laboratório por meio do software IMAGEJ
155 (Rasband, 2014), no qual os substratos presentes foram mensurados de acordo com sua área
156 de ocupação. Posteriormente foi obtida a média aritmética das proporções de cada substrato
157 (Figuras 4B e 4D).

158 Valores de temperatura e a umidade foram mensurados com auxílio de um termo higrômetro
159 digital disposto no solo dentro de cada setor por pelo menos quinze minutos. As distâncias em
160 relação a entrada da caverna e entre os setores e quadrantes foram medidas com uso de trena a
161 laser.

162 **Amostragem de invertebrados nos setores e quadrantes**

163 Os invertebrados foram coletados nos setores e quadrantes através da busca ativa visual e
164 coleta manual (Souza-Silva et al., 2011; Bento et al., 2016; Wynne et al., 2019), com o auxílio
165 de pinças e pincéis (Figura 2, 4A e 4C). A amostragem era finalizada quando todos os
166 espécimes eram coletados ou contabilizados. Todos os espécimes coletados foram
167 conservados em potes contendo álcool 70% e foram triados no Centro de Estudo em Biologia
168 Subterrânea (CEBS) na Universidade Federal de Lavras (UFLA), com o auxílio de um
169 estereomicroscópio e foram identificados ao menor nível taxonômico acessível com ajuda de
170 chaves de identificação e separados em morfótipos (Oliver & Beattie, 1996). Posteriormente,
171 os espécimes testemunho serão depositados na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de
172 Lavras (ISLA), vinculada ao CEBS/UFLA.

173 **Análise dos dados**

174 *Composição dos componentes do substrato no solo das cavernas*

175 Para avaliar diferenças nos componentes do substrato entre quadrantes e setores a foi usada a
176 Distância Euclidiana e contrastada em um escalonamento multidimensional não métrico
177 (MDS) e bootstrap. Antes da aplicação do índice de distância Euclidiana foi feito um pré-

178 tratamento dos valores de porcentagem através da normalização dos valores (Clarke et al.,
179 2014). Diferenças na proporção média dos componentes do substrato (porcentagem de área
180 ocupada) entre quadrantes e setores foi avaliada através do teste *Kruskal-wallis* (Sprent &
181 Smeeton, 2000).

182 A variável “*diversidade de substrato*” aqui denominada heterogeneidade de habitat para cada
183 unidade amostral foi calculada usando o índice de Shannon-Weaver (H') (Magurran, 2011).
184 Foi feita uma regressão linear simples para testar a possível relação da diversidade de
185 substrato (variável preditora) com a riqueza de espécies (variável resposta). A normalidade
186 dos dados foi testada através do Shapiro-Wilk.

187 *Composição e riqueza da fauna de invertebrados*

188 Valores de abundância e riqueza dos invertebrados foram obtidos por meio da contagem de
189 indivíduos e de morfótipos em cada unidade amostral (24 setores e 72 quadrantes no total).
190 Destaca-se que as cavernas não foram consideradas unidades amostrais, mas sim os setores e
191 quadrantes.

192 A similaridade quantitativa da fauna foi conseguida através do índice de Bray-Curtis (dados
193 de abundância) e contrastada em um escalonamento multidimensional não métrico (MDS) e
194 bootstrap, e avaliada a formação de grupos entre as diferentes escalas amostrais dentro de uma
195 mesma caverna (quadrante e setor) através de ANOSIM. Antes da aplicação do índice de Bray
196 Curtis, foi feito um pré-tratamento dos valores de abundância através da extração da raiz
197 quadrada (Clarke et al., 2014).

198 Diferenças na riqueza média entre quadrantes e setores dentro de uma mesma caverna foram
199 avaliadas através do teste *Kruskal-wallis* (Sprent & Smeeton, 2000).

200 *Medidas de beta diversidade nos quadrantes e setores*

201 Como uma medida indireta de beta diversidade composicional, foi usada a similaridade de
202 Jaccard baseada em matriz de presença e ausência da fauna nos quadrantes e setores de cada
203 caverna. Para avaliar a dispersão na similaridade de Jaccard dentro e entre quadrantes e
204 setores, foi utilizado o PERMDISP (Permutação e Dispersão) (Anderson et al., 2008; Clarke
205 et al., 2014). Para tal, foram obtidas as distâncias médias dos pontos amostrais em relação ao
206 centroide de seu respectivo grupo (setor e quadrante).

207 Complementarmente, a diversidade beta multiplicativa total foi calculada através do pacote
208 BAT, função “beta.multi” (Cardoso et al., 2018), do software R (Carvalho et al., 2012; R

209 Development Core Team, 2015). Esta análise permite acessar a contribuição da substituição
210 (β_{repl}), aninhamento (β_{rich}) na beta diversidade total (β_{total}), dentro de cada escala amostral
211 (quadrante e setor). Neste caso, a abundância da fauna de invertebrados dos três quadrantes
212 presentes nos setores foi somada e transformada em uma única amostra.

213 *Influência das variáveis ambientais na composição, riqueza e diversidade beta da fauna*

214 A análise DistLM (Modelo Linear Baseado na Distância) foi utilizada para verificar a
215 influência dos elementos do substrato e a diversidade de habitat sobre a composição (Jaccard
216 presença/ausência) e riqueza (distância Euclidiana) nos setores e quadrantes amostrados para
217 a fauna geral e para os grupos mais ricos em cada escala. O método selecionado para testar os
218 modelos foi o *Forward step-wise*, (seleciona primeiro a variável com maior poder explicativo
219 e, em seguida, as outras variáveis que mais contribuem para explicar o modelo são
220 adicionadas gradativamente). A significância do modelo é testada a cada adição de variável
221 (Anderson et al., 2008). O critério de seleção de modelo foi Critério de Informação de Akaike
222 corrigido (AICc) (Hurvich & Tsai, 1989). O uso do AICc é indicado para identificar a
223 combinação de parâmetros ambientais que melhor explicam a variação de parâmetros
224 biológicos em amostragens de pequeno tamanho.

225 Posteriormente, foi feita uma análise de redundância baseada em distância (dbRDA) para
226 avaliar o percentual de ajuste dos dados ao modelo juntamente com a porcentagem de
227 explicação da variação dos dados bióticos (Clarke e Gorley, 2006).

228 Para avaliar as possíveis relações entre a riqueza e substituição das espécies (β_{repl}) com a
229 distância da entrada das cavernas, foi feita uma regressão linear simples (Sokal & Rohlf,
230 1995). A normalidade dos dados foi testada através do Shapiro-Wilk.

231 **RESULTADOS**

232 **Caracterização dos componentes do substrato no solo das cavernas**

233 Os componentes dos substratos mensurados para os setores e quadrantes foram: guano
234 (GUA), serapilheira (SER), galhos (GAL), fungos (FUN), troncos (TRO), roseta de
235 Bromeliaceae (RTM), detrito vegetal (DTV), detrito vegetal com fungo (DVF) considerados
236 componentes orgânicos. Corpo d'água (CUD), sedimento fino (argila) (SEF), blocos <CB
237 (<CB), blocos >SB (>SB), rocha matriz (RCM), areia (ARE), distância da entrada (DTE),
238 bolota de minhoca (BOM), cascalho fino (CAF), cascalho grosso (CAG), espeleotemas

239 (ESP), gotejamento (GOT), argila hardpan (ARH), classificados como componentes físicos
240 (Tabela 1). Além disto, a tabela 1 mostra os valores da distância da entrada (DTE),
241 temperatura (TEM), umidade (UMI) nos setores.

242 A figura 5 mostra a dispersão entorno da média da composição dos componentes do substrato
243 nas duas cavernas. Na gruta da Morena a diversidade média (H') nos quadrantes foi de 0,173
244 ($dp = 0,098$) e nos setores de 0,244 ($dp = 0,152$). O setor com maior diversidade de
245 componentes foi o dez ($H' = 0,522$), e os quadrantes foram aqueles presentes no setor dez (H'
246 $= 0,368$).

247 Em Umajalanta, os quadrantes foram mais diversos em relação aos setores ($KW-H(1;24) =$
248 $14,0833$; $p = 0,0002$). A diversidade média nos quadrantes foi de 0,173 ($dp = 0,098$) e nos
249 setores de 0,264 ($dp = 0,109$). O setor seis foi o mais diverso ($H' = 0,421$) e os quadrantes que
250 apresentaram maior diversidade foram os do setor nove ($H' = 0,715$).

251 **Composição e riqueza de invertebrados nas unidades amostrais**

252 Na gruta da Morena foram registradas 62 espécies, 663 indivíduos, distribuídos em 19 ordens
253 e pertencentes, há pelo menos, à 41 famílias (Apêndice 2). Nos setores foram registrados 427
254 indivíduos (65% do total), agrupados em 48 morfótipos. Nos quadrantes foram registrados
255 236 indivíduos (35% do total) pertencentes a 62 morfótipos. A riqueza total nos setores variou
256 de uma até 12 espécies sendo que os setores, um (10 spp.), dois (09 spp.), dez (09 spp.) e onze
257 (12 spp.) apresentam maiores riquezas. A riqueza média nos setores foi de 6,5 espécies e de
258 4,5 espécies/m². Os quadrantes com maior riqueza média foram os presentes no setor dois (20
259 spp.), doze (12 spp.) e onze (7 spp.) e a riqueza entre eles variou de uma a vinte espécies
260 (Figura 7). A riqueza média nos quadrantes foi de 1,75 espécies.

261 Os táxons mais ricos nos setores foram: Araneae (09 spp.), Diptera (07 spp.) e Coleoptera (06
262 spp.). Nos quadrantes os mais ricos foram: Araneae (08 spp.), Coleoptera (07 spp.) e
263 Collembola (3spp.) (Figura 6).

264 Na caverna Umajalanta foram registradas 36 espécies e 576 indivíduos (100% do total),
265 distribuídos em pelo menos 25 famílias. Nos quadrantes, foram registrados 187 indivíduos
266 (32% do total) pertencentes a 21 morfótipos. Nos setores foram registrados 389 (68% do
267 total) indivíduos pertencentes à 36 morfótipos.

268 Os setores seis (12 spp.), doze (dez spp.) e cinco (dez spp.) foram os mais ricos e os
269 quadrantes com maior riqueza média foram os presentes nos setores um, três e seis (todos

270 com sete espécies) (Figura 9). A riqueza média nos setores foi de 7,5 espécies e a riqueza de
271 espécies/m² foi de 4 espécies.

272 Os táxons mais ricos nos setores foram: Diptera (7 spp.), Araneae (7 spp.) e Coleoptera (5
273 spp.). Em relação aos quadrantes os mais ricos foram: Coleoptera (5 spp.), Diptera (4 spp.) e
274 Araneae (3 spp.) (Figura 8).

275 Não foram observadas diferenças significativas na riqueza média entre os quadrantes e setores
276 das duas cavernas.

277 **Similaridade da fauna de invertebrados nos quadrantes e setores**

278 Na caverna da Morena, os maiores valores de similaridade observados através do índice de
279 Bray-Curtis para a fauna foi baixa entre os setores (<50%), entre os quadrantes (<60%) e
280 entre setores e quadrantes (<50%). Porém, na caverna Umajalanta, a similaridade foi alta
281 entre os setores (>70%), entre quadrantes (>90%), e entre os setores e quadrantes (>70%). A
282 figura 10 mostra dispersão entorno da média da composição da fauna nas cavernas
283 Umajalanta e da Morena.

284 Não foram observadas diferenças significativas na composição da fauna entre setores e
285 quadrantes, por meio do ANOSIM para as duas cavernas.

286 **Beta diversidade nos quadrantes e setores**

287 Na caverna da Morena, os valores de similaridade observados através do índice de Jaccard
288 para a fauna foi baixo (<50%) entre os setores, entre os quadrantes (<40%) e entre setores e
289 quadrantes (<50%). Na caverna Umajalanta, a similaridade foi alta entre os setores (>60%),
290 baixa entre quadrantes (<50%), e alta entre os setores e quadrantes (<70%). A figura 10
291 mostra a dispersão entorno da média da composição da fauna nas cavernas Umajalanta e da
292 Morena.

293 Apesar disso, não foram observadas diferenças significativas na composição da fauna entre
294 setores e quadrantes, por meio do ANOSIM para as duas cavernas.

295 Os valores de dispersão obtidos no PERMDISP foram bastante similares entre quadrantes
296 (média = 64 ± 0,903) e setores (média = 62 ± 1,218) para Morena. Para Umajalanta,
297 quadrantes (média = 57 ± 2,975) e setores (média = 55 ± 2,549), porém não mostraram
298 diferenças significativas para nenhuma das cavernas entre essas escalas amostrais.

299 A diversidade beta foi alta entre os setores para as duas cavernas (Morena $\beta_{total} = 0,984$ e
300 Umajalanta $\beta_{total} = 0,879$). Além disso, foi observada uma maior contribuição de substituição

301 de espécies entre os setores (Morena $\beta_{repl} = 0,984$ e $\beta_{rich}: 0$ - Umajalanta $\beta_{repl} = 0,675$ –
302 $\beta_{rich} = 0,196$). A beta diversidade total nos quadrantes foi alta para as duas cavernas (Morena
303 $\beta_{total}: 0,996$ e Umajalanta $\beta_{total} = 0,975$), apresentando altas taxas de substituição (Morena
304 $\beta_{repl} = 0,996$ e $\beta_{rich} = 0$ - Umajalanta $\beta_{repl} = 0,975$ – $\beta_{rich} = 0$).

305 **Relações entre a distância da entrada e a partição da Beta diversidade**

306 Não foram observadas relações significativas entre a distância da entrada da caverna e a Beta
307 diversidade (β_{repl}) dos quadrantes e setores da gruta da Morena. Em Umajalanta, somente a
308 beta diversidade (β_{repl}) nos quadrantes mostrou relação positiva e significativa com o
309 aumento da distância da entrada ($p=0,05$; $r^2=0,32$) (Figura 12).

310 **Influência das variáveis ambientais sobre a composição da fauna**

311 Na gruta da Morena, de acordo com o DistLM, o modelo selecionado no teste sequencial que
312 melhor explicou variações na similaridade de Jaccard entre os setores inclui somente a
313 porcentagem de argila Hardpan (ARH) – ($AICc = 102,68$; $prop = 0,14$; $p = 0,01$). Entretanto,
314 o valor do poder explicativo foi baixo. O teste marginal indicou a porcentagem de rocha
315 matriz (RCM) ($prop = 0,11$; $p = 0,05$) e diversidade dos substratos (DIV) ($prop = 0,14$; $p =$
316 $0,03$) como elementos que também determinam a composição da fauna. Os dois eixos do
317 modelo gráfico do (dbRDA) relacionadas às variáveis do setor explicam 36,2% da variação
318 total na composição da fauna. O primeiro eixo do modelo dbRDA mostra forte relação com a
319 porcentagem de argila Hardpan (ARH) (Figura 13).

320 Em relação aos quadrantes, o modelo selecionado no teste sequencial não selecionou variáveis
321 significativas. O teste marginal indicou detritos vegetal (DTV) ($prop. = 0,15$, $p = 0,01$) e
322 distância da entrada (DTE) ($prop = 0,14$; $p = 0,03$) como elementos que determinam a
323 composição da fauna. Os dois eixos do modelo gráfico de dbRDA, explicam 34,5% da
324 variação total na composição da fauna (Figura 13). O primeiro eixo do modelo dbRDA mostra
325 forte relação com distância da entrada.

326 Em relação aos setores da caverna da Morena, a composição dos grupos mais ricos, Araneae
327 foi mais influenciada por GUA ($prop = 0,257$; $p = 0,032$), Diptera por UMI ($prop = 0,281$; p
328 $= 0,037$) e DTV ($prop = 0,264$; $p = 0,043$) e Coleoptera por >SB ($prop = 0,334$; $p = 0,008$).
329 Nos quadrantes, Araneae por DTE ($prop = 0,245$; $p = 0,034$).

330 Na caverna Umajalanta, o modelo selecionado no teste sequencial que melhor explicou
331 variações na similaridade de Jaccard entre os setores inclui somente a porcentagem de rocha

332 matriz (RCM) ($AICc = 99,75$; $prop = 0,17$; $p = 0,003$). O teste marginal indicou a
333 porcentagem de sedimento fino (argila SEF-) ($prop = 0,15$; $p = 0,01$), distância da entrada
334 (DTE) ($prop = 0,17$; $p = 0,004$) e temperatura (TEM) ($prop = 0,14$; $p = 0,05$) como elementos
335 que também determinam a composição da fauna. Os dois eixos do modelo gráfico de
336 (dbRDA) relacionadas as variáveis no setor explicam 41% da variação total na composição da
337 fauna. O primeiro eixo do modelo dbRDA mostra forte relação com a porcentagem de matriz
338 (RCM) (Figura 13).

339 Em relação aos quadrantes, o modelo selecionado no teste sequencial que melhor explicou
340 variação da beta também foi a porcentagem de rocha matriz (RCM) ($AICc = 100,42$; $prop =$
341 $0,22$; $p = 0,001$). O teste marginal indicou a distância da entrada (DTE) ($prop = 0,17$; $p =$
342 $0,02$) e a temperatura (TEM) ($prop = 0,20$; $p = 0,004$) como elementos que também
343 determinam a composição da fauna. Os dois eixos do modelo gráfico de análise de
344 redundância baseada em distância (dbRDA) relacionadas explicam 45% da variação total na
345 composição da fauna. O primeiro eixo do modelo dbRDA mostra forte relação com a
346 porcentagem de matriz (RCM) (Figura 13).

347 Nos setores de Umajalanta, a composição dos grupos mais ricos, foi mais influência por <CB
348 ($prop = 0,334$; $p = 0,014$) em Araneae; DIV ($prop = 0,316$; $p = 0,042$) em Diptera e TEM
349 ($prop = 0,281$; $p = 0,029$) em Coleoptera. Nos quadrantes, Araneae por RCM ($prop = 0,409$; p
350 $= 0,028$), TEM ($prop = 0,369$; $p = 0,033$) e DIV ($prop = 0,122$; $p = 0,043$).

351 **Influência das variáveis ambientais sobre a riqueza da fauna**

352 Na caverna da Morena, de acordo com o DistLM, o modelo selecionado no teste sequencial
353 que melhor explicou variações na riqueza entre os setores inclui somente a porcentagem de
354 guano (GUA) ($AICc = 23,85$; $prop = 0,14$; $p = 0,03$). O teste marginal indicou que a
355 porcentagem de blocos com tamanhos variando de 64 até 250 mm (<CB) ($prop = 0,14$; $p =$
356 $0,02$), matacões com tamanhos variando de 250 até 1000 mm (>SB) ($prop = 0,14$; $p = 0,04$) e
357 a diversidade de substrato (DIV) ($prop. = 0,15$; $p = 0,006$) como elementos do substrato que
358 também determinam variações na riqueza da fauna.

359 Nos quadrantes da caverna da Morena, o modelo selecionado no teste sequencial que melhor
360 explicou variações na riqueza inclui somente a porcentagem de areia fina (ARE) ($AICc =$
361 $18,21$, $prop = 0,14$; $p = 0,03$). O teste marginal indicou que a porcentagem de detritos vegetais
362 (DTV) ($prop = 0,23$; $p = 0,003$) e distância da entrada (DTE) ($prop = 0,18$; $p = 0,05$) como
363 elementos que também determinam variações na riqueza da fauna.

364 A riqueza nos setores de Morena, nos grupos mais ricos foram guiados por TEM (prop =
365 0,227; p = 0,004) e UMI (prop = 0,148; p = 0,09) em Diptera. Nos quadrantes, Araneae por
366 DTV (prop = 0,227; p = 0,003).

367 Em Umajalanta o modelo selecionado no teste sequencial que melhor explicou variações na
368 riqueza entre os setores inclui somente a distância da entrada (DTE) (AICc = 22,028; prop =
369 0,16; p = 0,005). O teste marginal indicou que a porcentagem de sedimento fino (SEF) (prop
370 = 0,15; p = 0,02), blocos com tamanhos variando de 64 até 250 mm (<CB) (prop = 0,13; p =
371 0,04) e a porcentagem de umidade (UMI) (prop. = 0,14; p = 0,03) como elementos do
372 substrato que também determinam variações na riqueza da fauna.

373 Nos quadrantes da caverna Umajalanta, o modelo selecionado no teste sequencial que melhor
374 explicou variações na riqueza inclui somente a distância da entrada (DTE) (AICc = 15,405;
375 prop = 0,18; p = 0,01). O teste marginal indicou que a porcentagem de rocha matriz (RCM)
376 (prop = 0,16; p = 0,02), a temperatura (TEM) (prop = 0,18; p = 0,006) e a diversidade de
377 substrato (DIV) (prop = 0,17; p = 0,01) como elementos que também determinam variações
378 na riqueza.

379 A riqueza nos setores de Umajalanta, nos grupos mais ricos foram influência dos por SEF
380 (prop = 0,307; p = 0,007), UMI (prop = 2,79; p = 0,019) em Araneae, em Diptera pela DIV
381 (prop = 0,301; p = 0,038) e Coleoptera por DTE (prop = 0,255; p = 0,023). Nos quadrantes,
382 as riquezas foram influenciadas por RCM (prop = 0,224; p = 0,001), TEM (prop = 0,209; p =
383 0,004) e DIV (prop = 0,168; p = 0,022) somente em Araneae.

384 A relação entre diversidade de substrato e riqueza foi observada somente nos setores da
385 caverna da Morena (p = 0,04; r² = 0.35).

386 **DISCUSSÃO**

387 No presente estudo, a diversidade de substratos e a presença de componentes específicos do
388 habitat ao longo das duas cavernas exerceu influência na similaridade e riqueza de espécies de
389 invertebrados, funcionando como “elementos chaves” na determinação da distribuição
390 espacial da composição e riqueza dos invertebrados no substrato.

391 Estudos ecológicos que buscam elucidar padrões de distribuição da fauna de invertebrados em
392 cavernas no Brasil, tem frequentemente usado as cavernas como unidades amostrais (Simões
393 et al., 2015; Ferreira et al., 2017; Gomes, 2017). Neste caso, desconsiderando variações nas
394 características bióticas e abióticas ao longo de um gradiente linear, que se estende desde a

395 entrada até regiões mais profundas e isoladas nas cavernas (Prous et al., 2015; Pellegrini &
396 Ferreira, 2016).

397 Tews et al. (2004), também mostrou que a estruturação das comunidades animais e vegetais
398 em ambientes de superfície pode ser dependente não somente da heterogeneidade do habitat,
399 mas, também da presença de “elementos chave” na paisagem (estruturas espaciais da
400 paisagem que fornecem recursos, abrigo ou condições especiais para as espécies). A presença
401 de um elemento chave é geralmente indicada por aumentos abruptos na acumulação de
402 espécies, ou altas taxas de substituição ao longo de um gradiente ambiental (Tews et al.,
403 2004).

404 Variações na diversidade ao longo de gradientes são geralmente associadas a fatores
405 relacionados à limitação de dispersão, heterogeneidade ambiental e produtividade (Astorga et
406 al., 2014; Busse et al., 2018). Embora esses fatores possam estar interconectados, é plausível
407 assumir uma forte influência da heterogeneidade do habitat local nos componentes da
408 diversidade beta, sugerindo distintas condições ambientais em meso e macroescalas ao longo
409 das cavernas.

410 Assim, a baixa similaridade e elevada substituição entre as unidades amostrais adjacentes
411 podem ser devidas ao fato que variações nas características ambientais no substrato promova
412 elevado grau de heterogeneidade ao longo da caverna e reduzida a similaridade da fauna.
413 Sendo assim, somente a distância da entrada pode não ser a causa de mudanças na
414 composição e riqueza de espécies, mas outros fatores correlacionados como as variações na
415 temperatura e umidade e a disponibilidade de recursos alimentares e de habitats (Humphreys,
416 1991; Ferreira & Martins 1999, Lencioni et al., 2010; Novak et al., 2012; Tobin et al., 2013;
417 Ferreira et al., 2017; Pellegrini & Ferreira, 2016; Mammola, 2018).

418 A existência de um gradiente linear de substituição de espécies em relação a distância da
419 entrada foi questionada em um estudo realizado em cavernas na Eslovênia, onde foi
420 observada uma nítida separação entre espécies que usam locais mais próximos da superfície
421 (profundidade de 0 a 10 m) compostas por não troglóbios e outra, composta por troglóbios,
422 presentes nas porções mais profundas das cavernas (Novak et al., 2012). Essa separação
423 espacial revelou um alto valor de diversidade beta, mas com distribuição bimodal e não linear.
424 Para região tropical, Prous et al. (2004) mostra que a diversidade tende a ser maior na região
425 de entrada e menor nas regiões epígea adjacentes e hipógeas profunda. Estes autores
426 interpretaram a região da entrada como um ecótono das áreas epígeas/hipógeas.

427 **Influência dos componentes no substrato sobre as espécies de invertebrados**

428 Para as cavernas Morena e Umajalanta, em mesoescalas (setores), aqueles elementos ligados a
429 determinação de micro-habitats foram mais influentes (Morena: ARH, RCM, DIV;
430 Umajalanta: RCM, SEF, DTE) do que recursos alimentares para a determinação da
431 composição das espécies. Por outro lado, na microescala (quadrantes), a composição da fauna
432 respondeu a condições específicas do habitat (Morena: DTV, DTE; Umajalanta RCM, TEM,
433 DTE) e não a diversidade do substrato.

434 Em relação a riqueza na mesoescala (setores), aqueles elementos ligados a determinação de
435 microhabitats também foram predominantes (Morena: GUA, <CB, >SB, DIV; Umajalanta:
436 DTE, SEF, CB, UMI) em relação aos recursos alimentares, exceto pela ocorrência de guano
437 (GUA) na caverna da Morena. Na microescala, a riqueza da fauna foi determinada pela
438 diversidade do substrato, exceto pela ocorrência de detritos vegetais (DTV) na caverna da
439 Morena (Morena: DTV, DTE; Umajalanta DTE, RCM, DIV).

440 A heterogeneidade de habitat tem sido considerada como um importante fator na
441 determinação da estrutura de comunidades (em relação à composição e riqueza), baseando-se
442 na hipótese que ambientes estruturalmente mais complexos podem fornecer mais nichos e
443 formas de recursos, aumentando assim a diversidade composicional e influenciando na
444 distribuição de espécies (Stein et al., 2014). Entretanto, a magnitude e importância dos efeitos
445 da heterogeneidade de habitat pode variar de acordo com a abordagem da unidade espacial de
446 amostragem e grupo taxonômico avaliado (Brose et al., 2003; Garcia-Lamas et al., 2018),
447 como revelado neste estudo para Araneae, Diptera e Coleoptera. A composição e riqueza
448 destes táxons responderam de maneira distinta a diversidade e elementos de substrato, nas
449 duas escalas amostrais.

450 As percepções ambientais dos animais podem ser distintas de acordo com a escala espacial
451 considerada. Diferentes escalas espaciais de investigação podem promover mudanças na
452 percepção de padrões, na magnitude e direção de correlações entre variáveis ambientais
453 importantes (Fuhlendorf & Smeins, 1996).

454 Muitas espécies troglófilas e troglóbias não se distribuem aleatoriamente entre e dentro
455 cavernas, sendo preferencialmente encontradas em áreas úmidas, profundas e escuras (Lunghi
456 et al., 2014). Além disso, alguns estudos em cavernas calcárias brasileiras, sugeriram que
457 fatores como a extensão da caverna, número, tamanho e posição das entradas, além de suas
458 condições tróficas e impactos humanos, podem influenciar a riqueza e substituição de

459 espécies de invertebrados (Ferreira & Horta 2001; Souza-Silva et al., 2011; Simões et al.,
460 2015; Rabelo et al., 2018).

461 Por outro lado, os tipos de recursos alimentares que mostraram influência sobre a composição
462 e riqueza das comunidades nas cavernas estudadas foram os detritos vegetais (DTV) e guano
463 (GUA).

464 Recursos alimentares autóctones e alóctones são importantes elementos estruturadores de
465 comunidades em diversos ambientes (Marczak et al., 2007; Schneider et al., 2011).
466 Comunidades dependentes de recursos alóctones, como invertebrados de cavernas, por
467 exemplo, produzem respostas numéricas positivas na riqueza e abundância em função de um
468 aumento no aporte de recursos (Ferreira et al., 2009; Schneider et al., 2011; Souza-Silva et al.,
469 2011; Souza-Silva et al., 2013; Manenti et al., 2015).

470 A presença de detritos vegetais no interior de cavernas tende a promover maior riqueza e
471 similaridade da fauna de invertebrados que utilizam estes locais como abrigo ou recurso
472 (Schneider et al., 2011; Souza-Silva et al., 2011; Simões et al., 2015). A presença de detritos
473 vegetais em ambientes subterrâneos, parece ser mais comum em cavernas acessadas por rios
474 alóctones e enxurradas (Souza-Silva et al., 2011; Simões et al., 2017). A movimentação da
475 água de superfície para esses ambientes, carrega matéria orgânica alóctone para dentro das
476 cavernas, possibilitando assim um aumento na riqueza de invertebrados (Souza-Silva et al.,
477 2011).

478 Similarmente aos detritos vegetais, o guano de morcegos também atua como um importante
479 recurso alimentar para fauna de cavernas, principalmente aquelas permanentemente secas
480 (Ferreira et al., 2007). Os depósitos de guano exercem forte influência na distribuição
481 espécies que habitam cavernas, às vezes hospedando grandes comunidades em diferentes
482 estágios sucessionais (Ferreira & Martins 1996 Moulds, 2004; Pellegrini & Ferreira, 2013).
483 Estas comunidades, incluem organismos diversos como bactérias, fungos, protozoários,
484 nematoides, ácaros, coleópteros, dípteros, lepidópteros, colêmbolos e aranhas.

485 Assim, em um ambiente oligotrófico, a presença de recursos alimentares como detritos
486 vegetal e guano, pode atrair grande número de invertebrados, aumentando a riqueza de
487 espécies (Schneider et al., 2011).

488 **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

489 O ambiente de cavernas tem sido caracterizado como estáveis e homogêneos e por suportar
490 poucas espécies em função da redução da luminosidade e reduzida disponibilidade de

491 recursos alimentares, principalmente em locais distantes da superfície. Entretanto, o alto grau
492 de complexidade no substrato, mostrado neste estudo, sugere que ecossistemas de cavernas
493 podem ser, muito mais heterogêneos do que o postulado. Além disto, variações nas
494 características do habitat desempenham um papel importante na estruturação de comunidades
495 de invertebrados terrestres em distintas escalas espaciais e em relação a distância da entrada.

496 REFERÊNCIAS

497 Anderson M. J., Gorley R. N. & Clarke K. R., 2008 - *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to*
498 *Software and Statistical Methods*. Massey University, Albany Campus, Auckland: New
499 Zealand.

500 Astorga A., Death R., Death F., Paavola R., Chakraborty M. & Muotka T., 2014 - *Habitat*
501 *heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: the case of New Zealand*
502 *stream invertebrates*. *Ecology and Evolution*, **4(13)**:2693-2702.

503 Baselga A., 2010 - *Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity*.
504 *Global Ecology and Biogeography*, **19**: 134–143.

505 Bento D. M., Ferreira R. L., Prous X., Souza-Silva M., Bellini B. C. & Vasconcellos A., 2016
506 - *Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil*.
507 *Journal of Cave and Karst Studies*. **68**: 61-71. DOI:10.4311/2015LSC0111.

508 Brose U., 2003 - *Regional diversity of temporary wetland. Carabid beetle communities: a*
509 *matter of landscape features or cultivation intensity?* *Agriculture Ecosystems and*
510 *Environment*, **98**: 163–167.

511 Busse A., Antiquera P. A.P., Neutzling A. S., Wolf A. M., Romero G. Q. & Petermann J. S.,
512 2018 - *Different in the dark: The effect of habitat characteristics on community composition*
513 *and beta diversity in bromeliad microfauna*. *PLoS ONE*, **13(2)**: e0191426.
514 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191426>.

515 Cardoso P., Rigal F. & Carvalho J. C., 2018 - *BAT: Biodiversity Assessment Tools. R package*
516 *version 1.6.0*. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=BAT>.

517 Carvalho J. C., Cardoso P. & Gomes P., 2012 - *Determining the relative roles of species*
518 *replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns*. *Global*
519 *Ecology and Biogeography*, **21(7)**: 760-771.

- 520 Carvalho J.C., Cardoso P., Borges P.A.V., Schmera D. & Podani J., 2013 - *Measuring*
521 *fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical*
522 *comparison of novel approaches*, 825–834.
- 523 Clarke K. R., Gorley R. N., 2006 - *PRIMER v6: User manual/tutorial*: Plymouth. Plymouth,
524 UK: Primer-E, Ltd.
- 525 Clarke K. R., Gorley R. N., Somerfield P. J. & Warwick R. M., 2014 - *Change in marine*
526 *communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Primer-E Ltd.
- 527 Cruz L. V. & Pereira Filho M., 2003 - *Qualidade das águas da Gruta Morena, Cordisburgo,*
528 *MG. Anais do XXVII Congresso Brasileiro de Espeleologia, Januária, MG.*
- 529 Culver D. C. & Pipan T., 2009 - *The biology of caves and other subterranean habitats*.
530 Oxford: Ed. OUP. 273p.
- 531 Durand J. P., 1968 - *Etude des poissons recoltés dans la grotte de Umayalanta (Bolivie),*
532 *Trichomycterus chaberti sp. n.* Ann. Speleol, **23**: 343–353.
- 533 Ferreira R. L. & Horta L. C. S., 2001 - *Natural and human impacts on invertebrate*
534 *communities in Brazilian caves*. Revista Brasileira de Biologia, **61(1)**: 7-17.
- 535 Ferreira R. L. & Martins R. P., 1998 - *Diversity and distribution of spiders associated with*
536 *bat guano piles in Morrinho cave (Bahia State, Brazil)*. Diversity and distributions, 235-241.
537 <http://www.jstor.org/stable/2999829>.
- 538 Ferreira R. L. & Martins R. P., 1999 - *Guano de morcegos: fonte de vida em cavernas*.
539 Ciência Hoje, **25 (146)**: 34-40.
- 540 Ferreira R. L., Martins V. M., Paixão E. A. & Silva M.S. 2015 - *Spatial and temporal*
541 *fluctuations of the abundance of neotropical cave-dwelling moth Hypena sp. (Noctuidae,*
542 *Lepidoptera) influenced by temperature and humidity*. Subterranean Biology, **16(1)**: 47-60.
543 doi:10.3897/subtbiol.16.5137.
- 544 Ferreira R. L., Prous X. & Martins R. P., 2007 - *Structure of bat guano communities in a dry*
545 *Brazilian cave*. Tropical Zoology, **20(1)**: 55-74.
- 546 Ferreira W. R., Hepp L. U., Ligeiro R., Macedo D. R., Hughes R. M., Kaufmann P. R., &
547 Callisto M., 2017 - *Partitioning taxonomic diversity of aquatic insect assemblages and*

- 548 *functional feeding groups in neotropical savanna headwater streams*. Ecological indicators,
549 **72**: 365-373.
- 550 Fleishman, E., Betrus, C. J. & Blair, R. B., 2003. *Effects of spatial scale and taxonomic group*
551 *on partitioning of butterfly and bird diversity in the Great Basin, USA*. Landscape
552 Ecology, **18(7)**: 675-685.
- 553 Fuhlendorf S. D. & Smeins F. E., 1996 - *Spatial scale influence on longterm temporal*
554 *patterns of a semi-arid grassland*. Landscape Ecology, **11(2)**: 107-113.
- 555 García-Llamas P., Calvo L., De la Cruz M. & Suárez-Seoane, S., 2018 - *Landscape*
556 *heterogeneity as a surrogate of biodiversity in mountain systems: What is the most*
557 *appropriate spatial analytical unit?* Ecological indicators, **85**: 285-294.
- 558 Garreaud R. D., 2009 - *The Andes climate and weather*. Advances in Geosciences, **22**: 3-11.
- 559 Gomes A. M., 2017 - *Uma luz na escuridão: desvendando os processos estruturadores da*
560 *fauna cavernícola via partição de variância*. 50f. Dissertação (Mestrado em
561 Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre) - Universidade Federal de Minas
562 Gerais, Belo Horizonte.
- 563 Hughes R. M. & Peck D. V., 2008 - *Acquiring data for large aquatic resource surveys: the*
564 *art of compromise among science, logistics, and reality*. Journal of the North American
565 Benthological Society, **27(4)**: 837-859. <https://doi.org/10.1899/08-028.1>.
- 566 Hurvich C. M. & Tsai, C. L., 1989 - *Regression and time series model selection in small*
567 *samples*. Biometrika, **76(2)**: 297-307.
- 568 Kozel P., Pipan T., Mammola S., Culver D. C. & Novak T., 2019 - *Distributional dynamics of*
569 *a specialized subterranean community oppose the classical understanding of the preferred*
570 *subterranean habitats*. Invertebrate Biology, **138(3)**: e12254.
- 571 Lencioni V., Bernabò P. & Latella L., 2010 - *Cold resistance in two species of cave-dwelling*
572 *beetles (Coleoptera: Cholevidae)*. Journal of Thermal Biology, **35(7)**: 354-359.
- 573 Lunghi E., Manenti R. & Ficetola G. F., 2014 - *Do cave features affect underground habitat*
574 *exploitation by non-troglobite species?* Acta Oecologica, **55**: 29-35.
- 575 Magurran A. E. (2011). *Medindo a diversidade biológica*. Curitiba, Editora UFPR.

- 576 Mammola S. & Isaia M., 2018 - *Cave Communities and Species Interactions*. In *Cave*
577 *Ecology*, pp. 255-267. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_11.
- 578 Mammola S., Giachino P. M., Piano E., Jones A., Barberis M., Badino G. & Isaia M., 2016 -
579 *Ecology and sampling techniques of an understudied subterranean habitat: the Milieu*
580 *Souterrain Superficiel (MSS)*. *The Science of Nature*, **103**: 88. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1413-9>.
- 582 Mammola S., Pedro C., Culver D. C., Louis D., Ferreira R. L., Cene F., ... & Isaia M., 2019 -
583 *Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems*. *BioScience*, **69(8)**: 641-
584 650. DOI:10.1093/biosci/biz064.
- 585 Manenti R., Lunghi E. & Ficetola G. F., 2015 - *The distribution of cave twilight-zone spiders*
586 *depends on microclimatic features and trophic supply*. *Invertebrate Biology*, **134(3)**: 242-251.
- 587 Marczak L. B., Thompson R. M. & Richardson J. S., 2007 - *Meta-analysis: trophic level,*
588 *habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies*. *Ecology*, **88**:140-
589 148.
- 590 Mateu J., 2002 - *(Coleoptera: Adephaga: Promecognathidae), cavernicole du Sud-Est*
591 *Ibérique*. *Annales de la Société Entomologique de France*, **39(4)**: 291-303.
- 592 Merilaita S., Lyytinen A. & Mappes J., 2001 - *Selection for cryptic coloration in a visually*
593 *heterogeneous habitat*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological*
594 *Sciences*, **268(1479)**: 1925-1929. URL: <http://www.jstor.org/stable/3067801>.
- 595 Moulds T., 2004 - *Review of Australian cave guano ecosystems with a checklist of guano*
596 *invertebrates*. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, **125**: 1e42.
- 597 Novak T., Perc M., Lipovšek S. & Janžekovič F., 2012 - *Duality of terrestrial subterranean*
598 *fauna*. *International Journal of Speleology*, **41**: 181-188. [https://doi.org/10.5038/1827-](https://doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.5)
599 [806X.41.2.5](https://doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.5).
- 600 Oliveira M. P. A., 2014 - *Os métodos de coleta utilizados em cavernas são eficientes para a*
601 *amostragem da fauna subterrânea?* Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de
602 Lavras, Lavras.
- 603 Oliver I. & Beattie A. J., 1996 - *Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a*
604 *case study*. *Conservation Biology*, **1(10)**: 99-109.

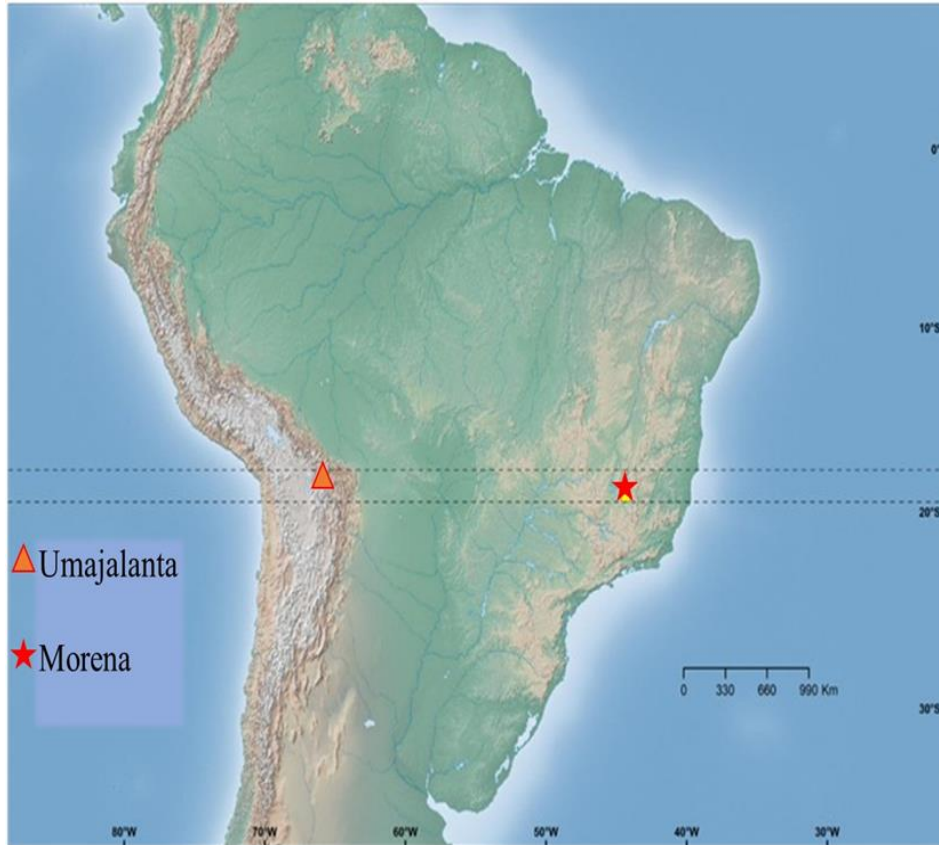
- 605 Peck D. V., Herlihy A. T., Hill B. H., 2006 - *Environmental Monitoring and Assessment*
606 *Program-Surface Waters Western Pilot Study: Field Operations Manual for Wadeable*
607 *Streams*. EPA/620/R-06/003. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Research and
608 Development, Washington, D.C.
- 609 Pedrosa Soares A. C., 1994 - *Mapa geológico metalogenético e de ocorrências minerais do*
610 *estado de Minas Gerais*. Belo Horizonte: Secretaria de Recursos Minerais e Energéticos –
611 SEME/COMIG.
- 612 Pellegrini T. G. & Ferreira R. L., 2013 - *Structure and interactions in a cave guano–soil*
613 *continuum community*. *European journal of soil biology*, **57**: 19-26.
- 614 Pellegrini T. G. & Ferreira, R. L., 2016 - *Are inner cave communities more stable than*
615 *entrance communities in Lapa Nova show cave?* *Subterranean Biology*, **20**: 15.
616 <https://doi.org/10.3897/subtbiol.20.9334>.
- 617 Pellegrini T. G., Sales L. P., Aguiar P. & Ferreira R. L., 2016 - *Linking spatial scale*
618 *dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition*.
619 *Subterranean Biology*, **5**: 1-9. doi: 10.3897/subtbiol.18.8335.
- 620 Pellegrini T., Sales L.P., Aguiar P. & Ferreira R. L., 2016 - *Linking spatial scale dependence*
621 *of land-use descriptors and invertebrate cave community composition*.
- 622 Pipan T., López H., Oromí P., Polak S. & Culver D. C., 2011 - *Temperature variation and the*
623 *presence of troglobionts in terrestrial shallow subterranean habitats*. *Journal of Natural*
624 *History*, **45**: 253–273. <https://doi.org/10.1080/00222933.2010.523797>.
- 625 Podani J. & Schmera D., 2016 - *Once again on the components of pairwise beta diversity*.
626 *Ecological informatics*, **32**: 63-68.
- 627 Prous X., 2005 - *Entradas de cavernas: interfaces de biodiversidade entre ambientes externos*
628 *e subterrâneos. Distribuição dos artrópodes da Lapa do Mosquito, Minas Gerais*. Dissertação
629 de mestrado apresentada no programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo
630 da Vida Silvestre. Universidade Federal de Minas Gerais.
- 631 Prous X., Ferreira R. L. & Jacobi C. M., 2015 - *The entrance as a complex ecotone in a*
632 *Neotropical cave*. *International Journal of Speleology*, **44(2)**: 5. 353.
633 <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.44.2.7>.

- 634 Prous X., Ferreira R. L. & Martins R. P., 2004 - *Ecotone delimitation: Epigeal-hypogean*
635 *transition in cave ecosystems*. *Austral Ecology*, **29**: 374–382. [https://doi.org/10.1111 /j.1442-](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01373)
636 9993.2004.01373.
- 637 R CORE TEAM, 2015 - *R: A language and environment for statistical computing*. R
638 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 639 Rabelo, L. M., Souza-Silva, M., & Ferreira, R. L. (2018). Priority caves for biodiversity
640 conservation in a key karst area of Brazil: comparing the applicability of cave conservation
641 indices. *Biodiversity and conservation*, 27(9), 2097-2129.
- 642 Rasband W. S., Image, J. & US National Institutes of Health 1997 - “. *ImageJ64*,” *US*
643 *National Institutes of Health, Bethesda, MD*.
- 644 Sánchez-Fernández D., Rizzo V., Bourdeau C., Cieslak A., Comas J., Faille A., Fresneda J.,
645 Lleopart E., Millán A., Montes A., Pallarés S. & Ribera I., 2018 - *The deep subterranean*
646 *environment as a potential model system in ecological, biogeographical and evolutionary*
647 *research*. *Subterranean Biology*, **25**: 1–7. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.25.23530>.
- 648 Schneider K., Christman M. C. & Fagan W. F., 2011 - *The influence of resource subsidies on*
649 *cave invertebrates: results from an ecosystem-level manipulation experiment*. *Ecology*, **92(3)**:
650 765-776.
- 651 Simões M. H., Souza-Silva M. & Ferreira R. L., 2015 - *Cave physical attributes influencing*
652 *the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics*. *Subterranean Biology*, **16**:
653 103-121.
- 654 Simões M. H., Souza-Silva M. & Ferreira R.L., 2015 -*Cave physical attributes influencing the*
655 *structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics*. *Subterranean Biology*, **16**:
656 103-121.
- 657 Sokal R. R. & Rohlf F. J. 1995- *Biometry: the principles of statistics in biological research*.
658 New York: WH Freeman, **887**, 9-13.
- 659 Souza-Silva M. & Ferreira R. L., 2009 - *Estrutura das comunidades de invertebrados em*
660 *cinco cavernas insulares e intertidais na costa brasileira*. *Espeleo-Tema*. **20(2)**: 25- 36.

- 661 Souza-Silva, M. S., Martins, R. P., & Ferreira, R. L. (2011). Cave lithology determining the
662 structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Biodiversity
663 and Conservation*, 20(8), 1713-1729
- 664 Souza-Silva M., Júnior A. S., & Ferreira R. L., 2013 - *Food resource availability in a
665 quartzite cave in the Brazilian montane Atlantic Forest*. *Journal of Cave and Karst Studies*,
666 **75(3)**, 177–188. DOI: 10.4311/2010JCKS0158.
- 667 Souza-Silva M., Martins R. P. & Ferreira R. L., 2015 - *Cave conservation priority index to
668 adopt a rapid protection strategy: a case study in Brazilian Atlantic rain
669 forest*. *Environmental management*, **55(2)**: 279-295.
- 670 Sprent P. & Smeeton N. C. 2000 - *Applied nonparametric statistical methods*. Chapman and
671 Hall/CRC, 480p.
- 672 Stein A., Gerstner K. & Kreft H., 2014 - *Environmental heterogeneity as a universal driver of
673 species richness across taxa, biomes and spatial scales*. *Ecology letters*, **17(7)**: 866-880.
- 674 *Subterranean Biology*, **18**:17-38. doi:10.3897/subtbiol.18.8335.
- 675 Terlizzi A., Anderson M. J., Bevilacqua S., Frascetti S., Włodarska-Kowalczyk M. &
676 Ellingsen K. E., 2009 - *Beta diversity and taxonomic sufficiency: do higher-level taxa reflect
677 heterogeneity in species composition?*. *Diversity and Distributions*, **15(3)**: 450-458.
- 678 Tews J., Brose U., Grimm V., Tielbörger K., Wichmann M. C., Schwager M. & Jeltsch F.,
679 2004 - *Diversidade de espécies de animais conduzidos por habitat heterogeneidade /
680 diversidade: a importância das estruturas chave*. *Journal of biogeography*, **31(1)**: 79-92.
- 681 Tobin B. W., Hutchins B. T. & Schwartz B. F., 2013 - *Spatial and temporal changes in
682 invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of atemperate marble
683 cave*. *International Journal of Speleology*, **42(3)**: 203-214.
- 684 Trajano E. & Bichuette M. E., 2010 - *Relevância de cavernas: porque estudos ambientais
685 espeleobiológicos não funcionam*. *Espeleo-Tema*, **21(1)**: 105-112. Travassos L. E. P., 2010 -
686 *Considerações sobre o carste da região de Cordisburgo, Minas Gerais, Brasil*. Belo
687 Horizonte: Tradição Planalto, 102 p. Disponível em: <www.tradicaoplanalto.com.br>. ISBN
688 978-85-99361-17-7.
- 689 Wiens J. A., 1989 - *Spatial scaling in ecology*. *Functional ecology*, **3(4)**: 385-397.

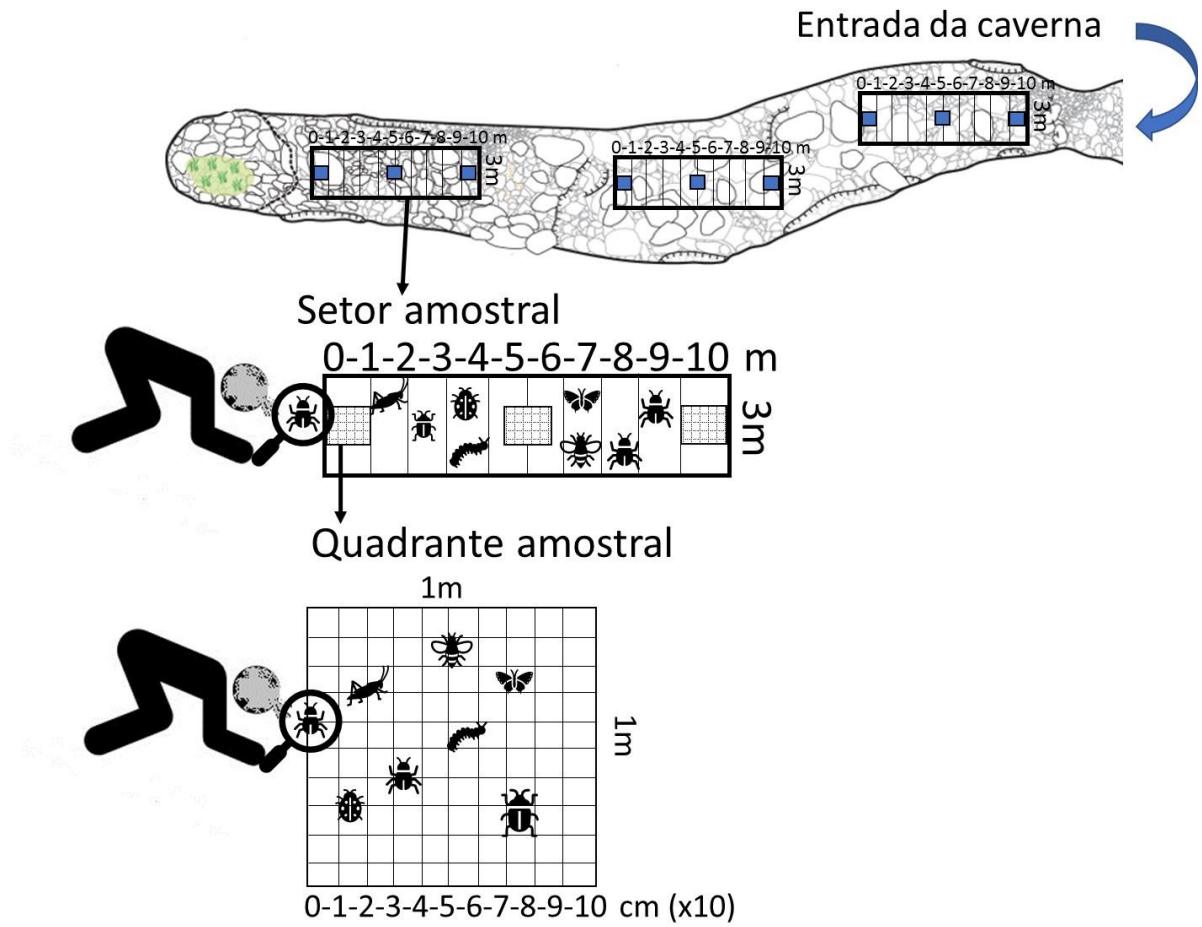
- 690 Wynne J.J., Howarth F.G., Sommer S. & Dickson B.G., 2019 - *Fifty years of cave arthropod*
691 *sampling: techniques and best practices*. International Journal of Speleology, **48 (1)**: 33-48.
692 Tampa, FL (USA) ISSN 0392-6672. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.1.2231>.
- 693 Zigmajster M., Malard F., Eme D. & Culver D. C., 2018 - *Subterranean Biodiversity 397*
694 *Patterns from Global to Regional Scales*. In Cave Ecology (pp. 195-227). Springer, Cham.
695 https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_9.
- 696 Zepon T. & Bichuette M. E., 2017 - *Influence of substrate on the richness and composition of*
697 *neotropical cave fauna*. Anais Academia Brasileira Ciência, **89(3)**: 1615-1628.
698 [doi:10.1590/0001-3765201720160452](https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160452).

699

700 **FIGURAS**

701

702 **Figura 1:** Localização das cavernas Umajalanta e Morena em uma mesma faixa latitudinal.



703

704

705

706

Figura 2. Esquema ilustrativo da metodologia de amostragem de invertebrados em setores (meso-escala) e quadrantes (micro-escala). Os números de 1 a 10 representam subdivisões das unidades amostrais (seções) usadas como referência para a caracterização de componentes orgânicos e inorgânicos no solo.

Caverna: Fictícia	Local: Setor 32 data: / /										%	%	%	%	%	%	%	%	%	%		
obs:	0-1m	1-2m	2-3m	3-4m	4-5m	5-6m	6-7m	7-8m	8-9m	9-10m	Média	H'										
Guano (GA). Tipo?	10	5	4	9	6					30	10,67											
Raízes (RZ)	3	5	6	1	4						3,80											
Serrapilheira (SER)											0,00											
Detritos vegetais (DTV): tipo?	10										10,00											
Galhos (GAL)											0,00											
troncos (TRO)											0,00											
Termitários (TM)						5					5,00											
Curso d'Água (ST) (descrever)	7										7,00											
Poças d'Água (WP) (descrever)						15					15,00											
Gotejamento de água (DP). Descrever											0,00											
Criptógamos (CR) (Briófitas, samambaias)											0,00											
Fanerógamas (FG) (Mono ou dicotiledôneas)								30			30,00											
Algas (AL)									30	30	30,00											
Biolfime (BF): Descrever					30			30			30,00											
Actinomicetos (ACT): Descrever							30		30		30,00											
Outro tipo de substrato orgânico (OTO): saco pstico				30				20			25,00											
Rocha Lisa, mais larga que um carro – (RL)	30	30				30	10		20	20	23,33											
Rocha rugosa, mais larga que um carro – (RR)			30	5	20						18,33											
Piso tipo Concreto ou Asfalto – (RC)	10						20	5			11,67											
Matação Largo (1000 até 4000 mm) (Caixa d'água até um carro) –(XB)				20				5	5	5	8,75											
Matação (250 até 1000) - (Bola de basquete até caixa d'água) – (SB)	20	20		15	5	20		5	5	5	11,88											
Bloco (64 até 250 mm) - (Bola de tênis até bola de basquete) – (CB)			20		5		5	5	5	5	7,50											
Cascalho Grosso (16 até 64 mm) - (Jabuticaba até bola de tênis) – (CAG)		20	10	5	5		5		5	5	7,86											
Cascalho Fino (2 até 16 mm) - (Joaninha até jabuticaba) – (CAF)	5	5	10	5	5	5	5				5,71											
Areia (0,06 até 2 mm) (Arenosa - até o tamanho de joaninha) – (ARE)	5	5	5	5	14	5	5				6,29											
Silte/Argila/Lama - (Não arenosa) seca () ou úmida (x)? (SEF)	5	5	5	5	6	5	20				7,29											
Hardpan - (Firme, Consolidado, Substrato Fino, Compactado) (HP)	5	5	5			5					5,00											
Espeleotemas (ESP). Tipo?			5			10					7,50											
Outro tipo de substrato inorgânico (OTI)	10	5	4	9	6					30	10,67											
Som707	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0,232										

708 **Figura 3.** Protocolo de caracterização de elementos do substrato no solo de cavernas em setores de 10x3m. Os
709 valores em porcentagem nas células são hipotéticos. Os números de 1 a 10 representam subdivisões de 1x3m no
710 setor. Diversidade de Shannon (H').

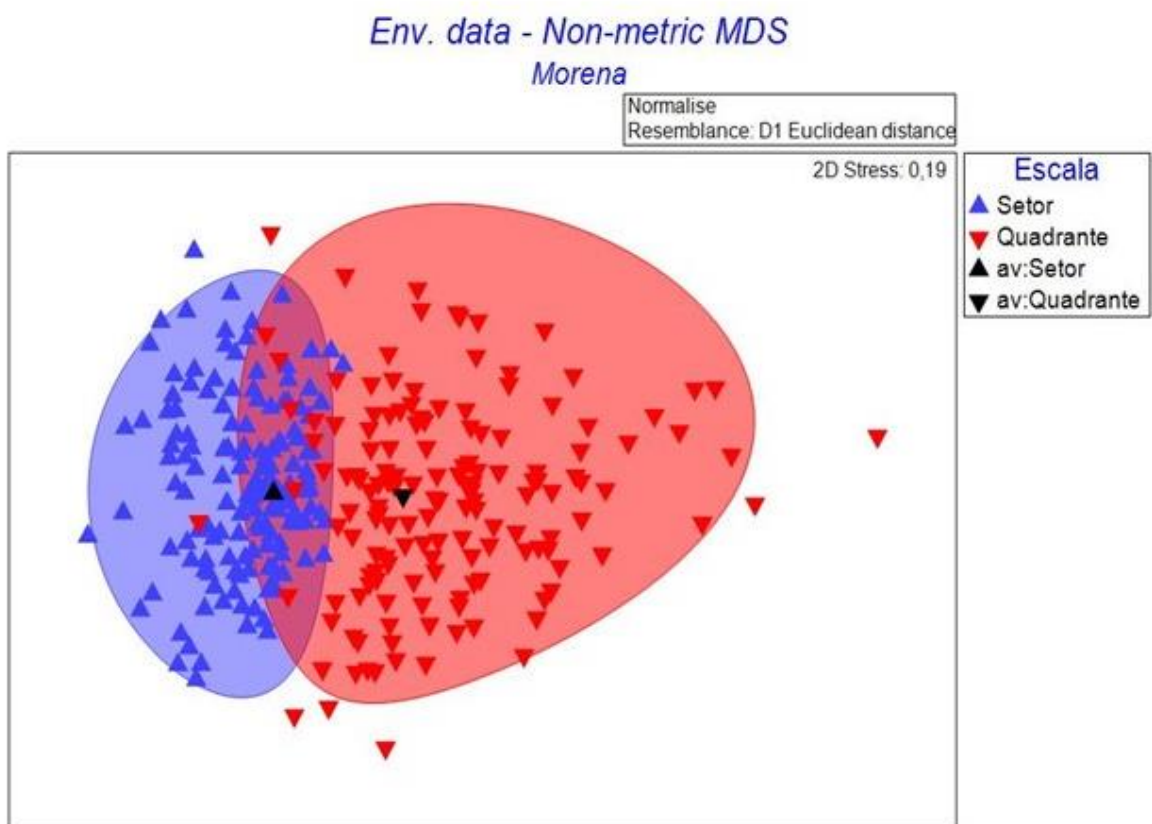
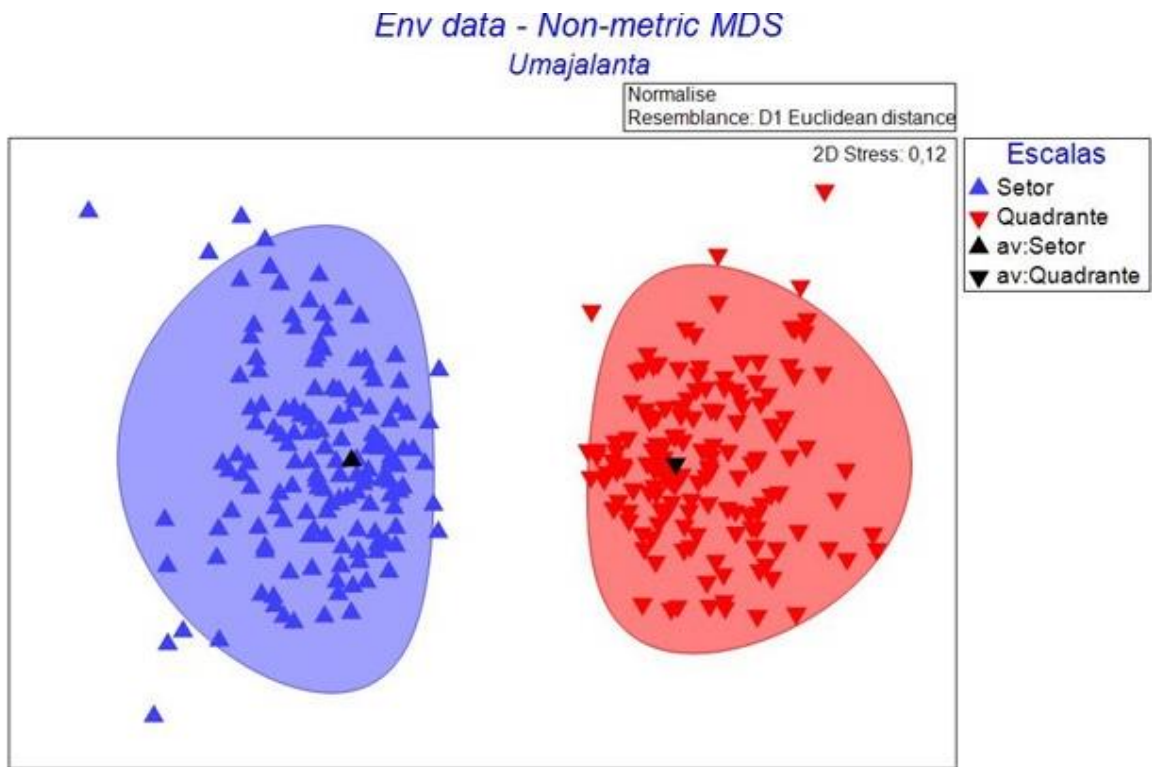


711

712

713

Figura 4. Atividades e coleta de invertebrados nos quadrantes e setores (A e C) e fotos usadas na caracterização dos componentes do substrato no interior dos quadrantes (B e D).

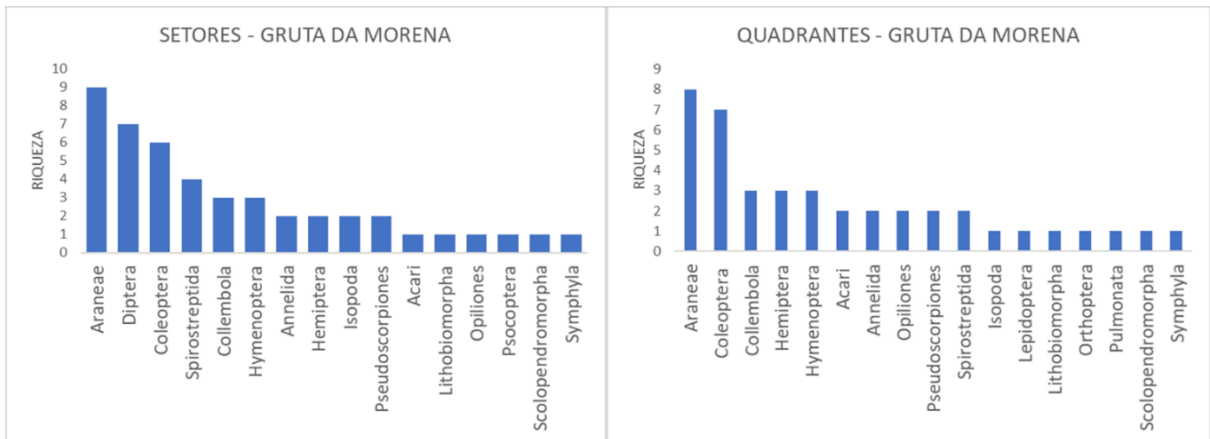


714

715

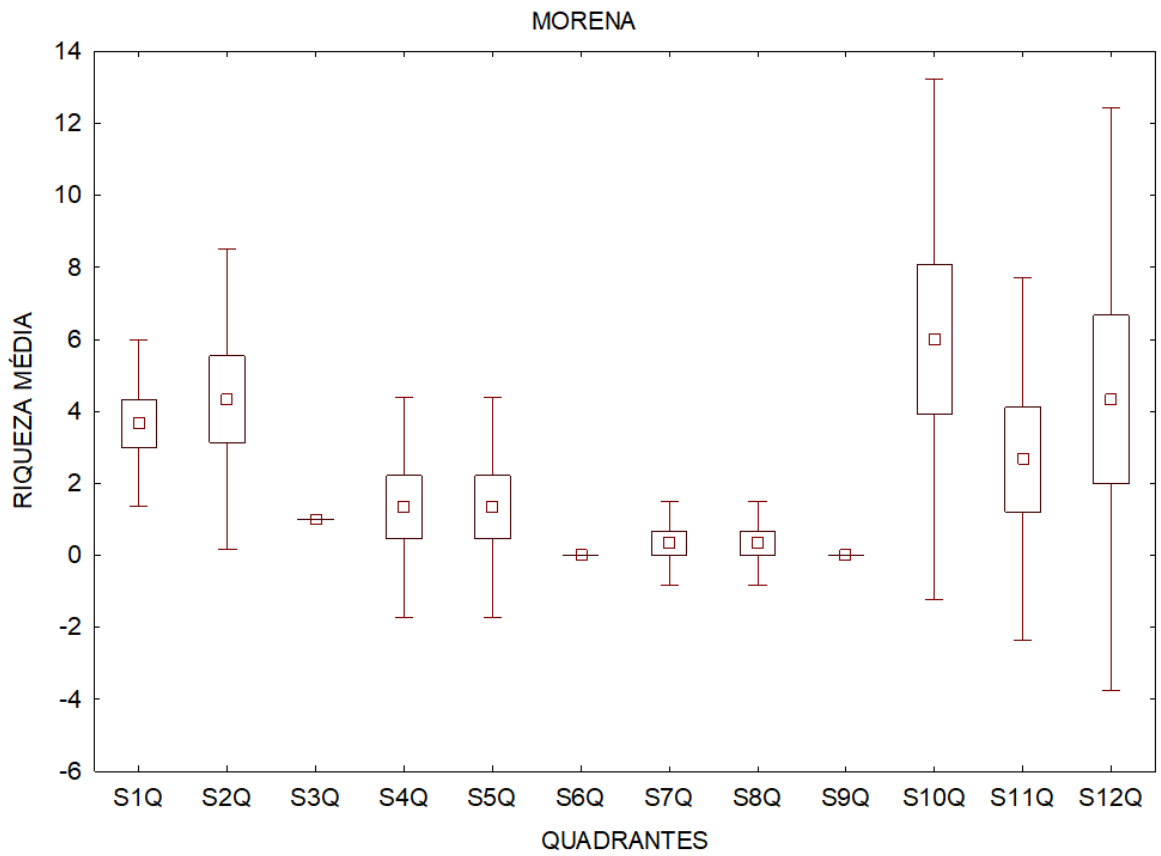
716

Figura 5. Escalonamento multidimensional métrico entre setores e quadrantes usando bootstrap e dispersão entorno da média (av) das variáveis ambientais em Umajalanta e Morena. Setores (S), quadrantes (Q).



717

718 **Figura 6.** Riqueza dos morfótipos de invertebrados coletados em setores e quadrantes de Morena.

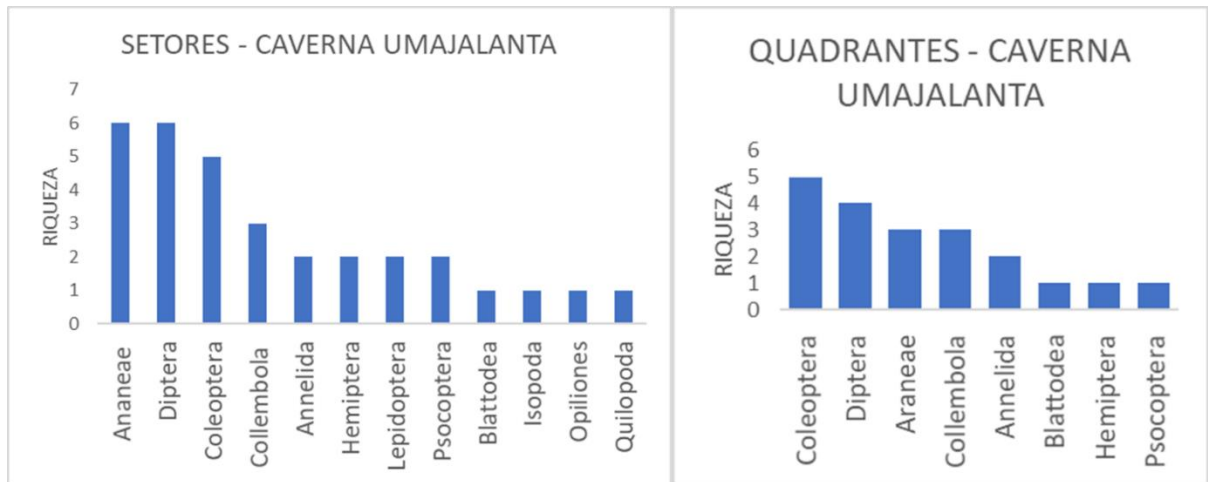


719

720

Figura 7. Riqueza média dos morfótipos de invertebrados coletados nos quadrantes da gruta da Morena.

Fig

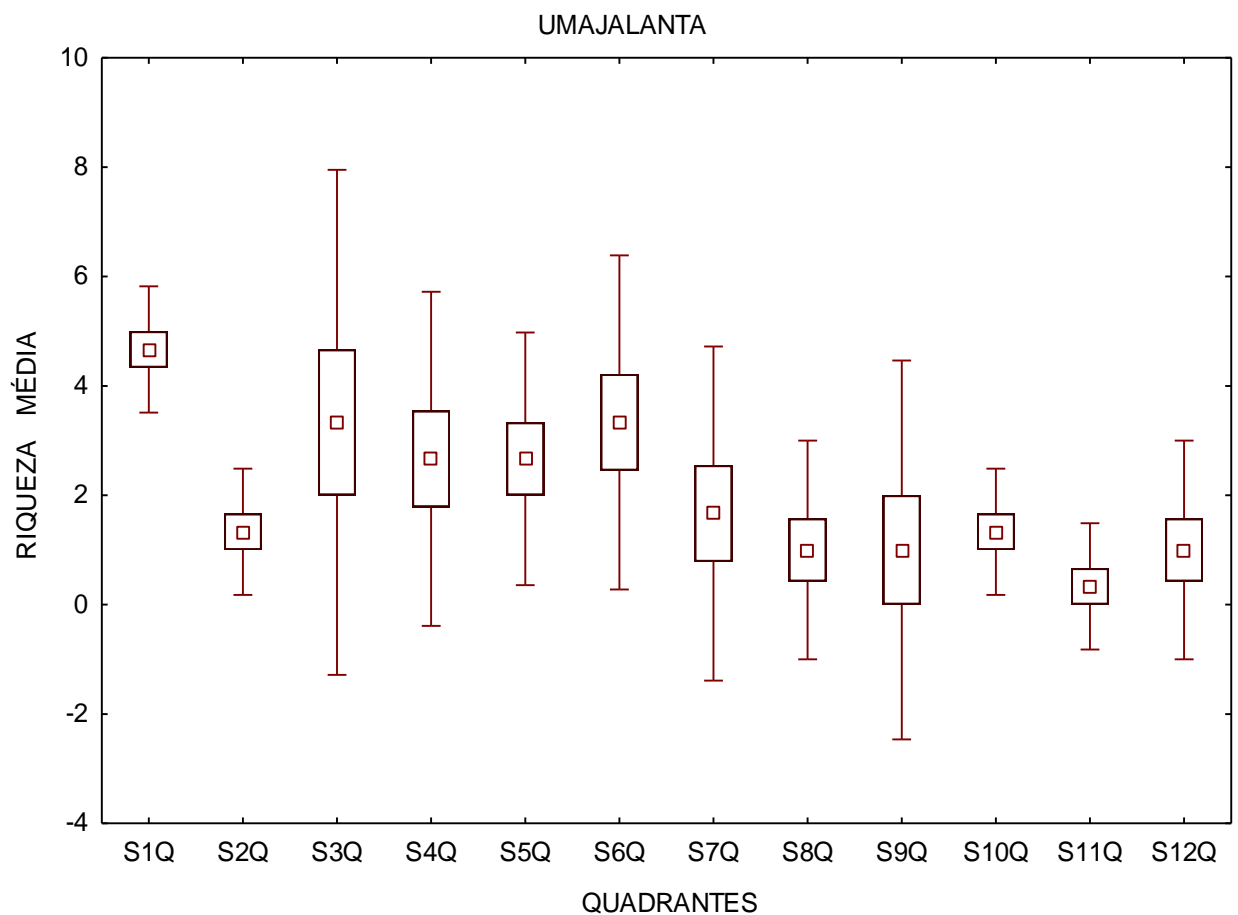


721

722

Figura 8. Riqueza dos morfótipos de invertebrados coletados em setores e quadrantes de Umajalanta.

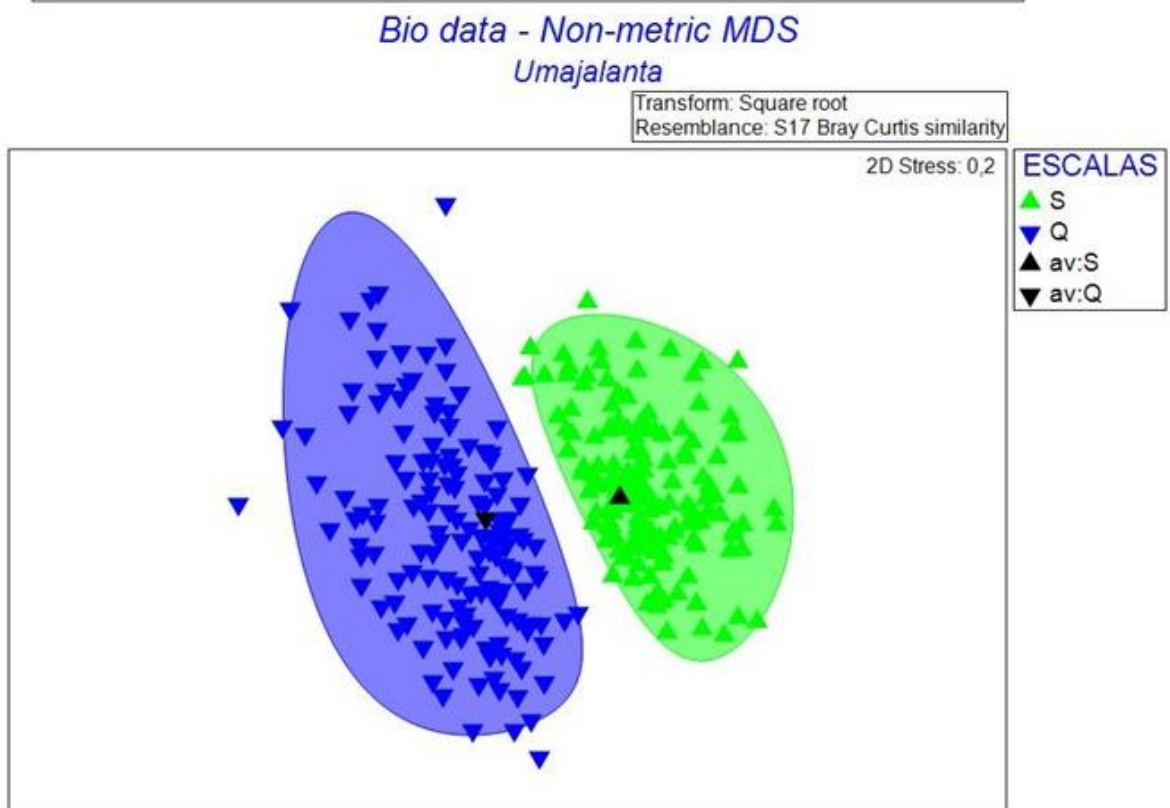
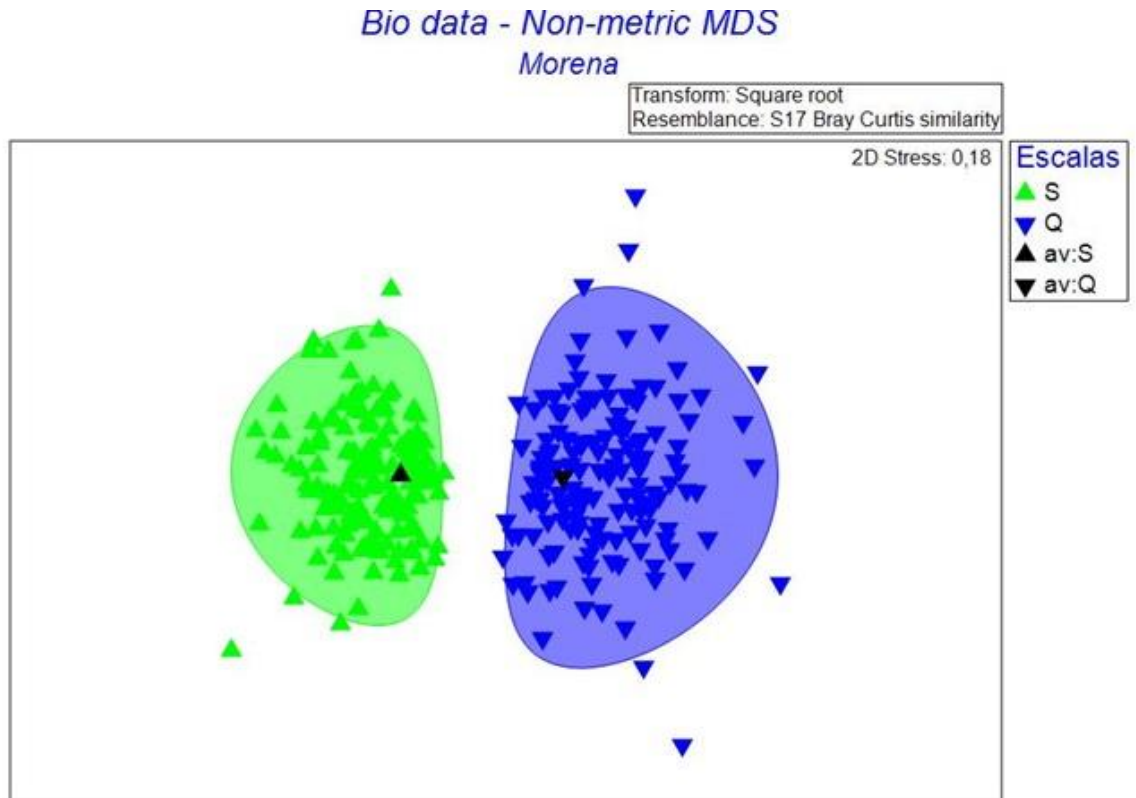
723



724

725

Figura 9. Riqueza média dos morfótipos de invertebrados coletados nos quadrantes de Umajalanta.

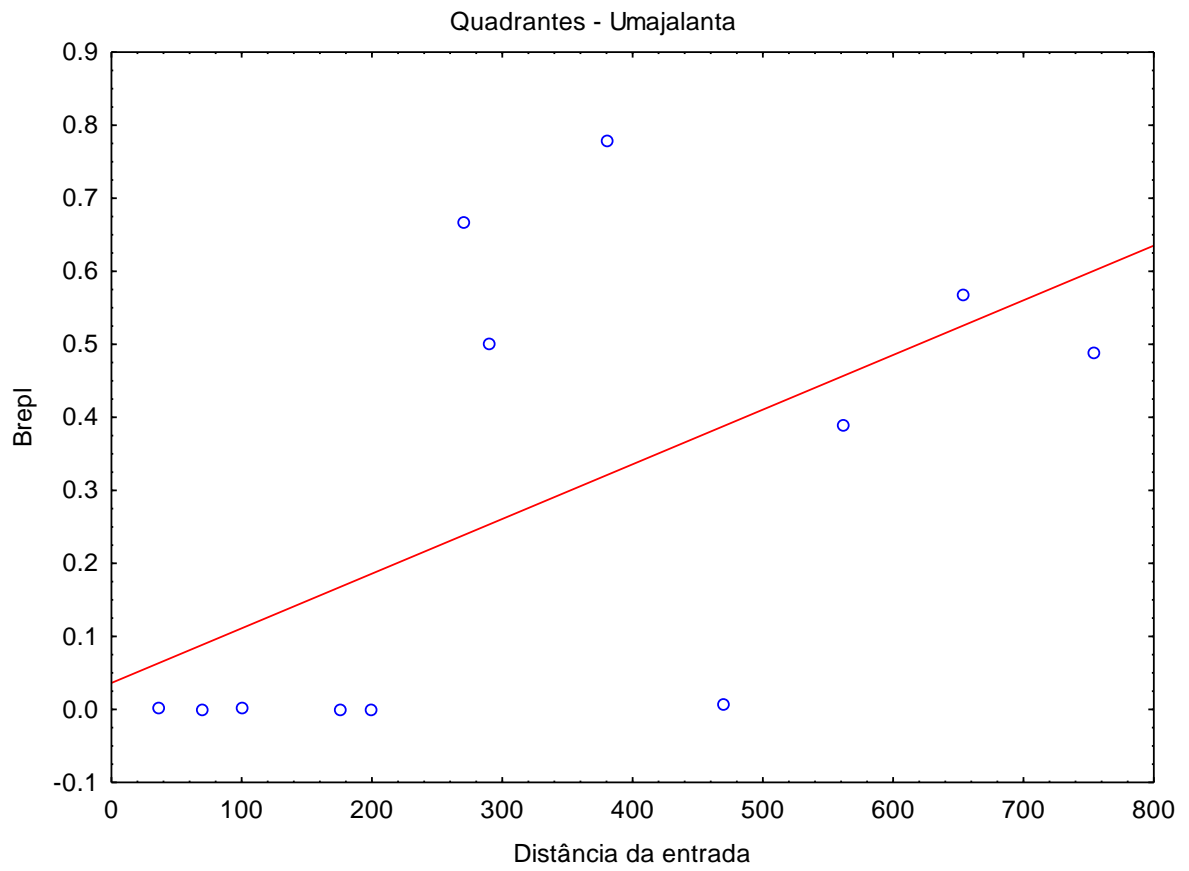


726

727

728

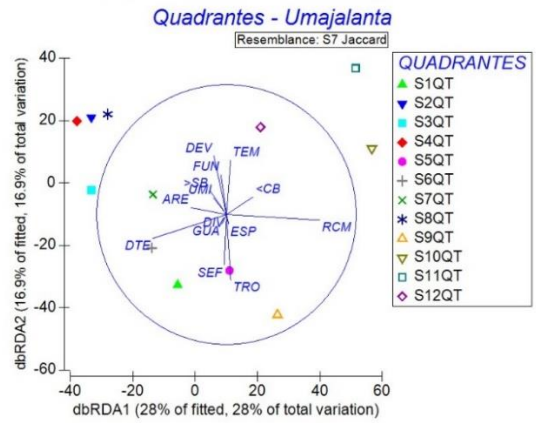
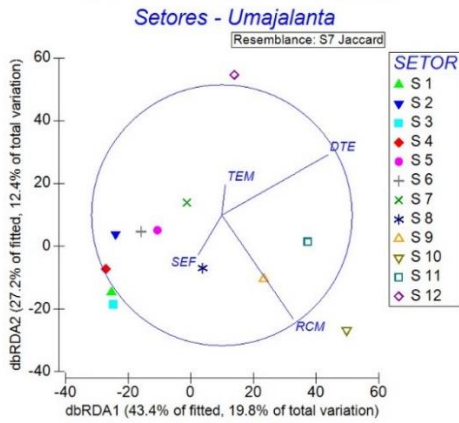
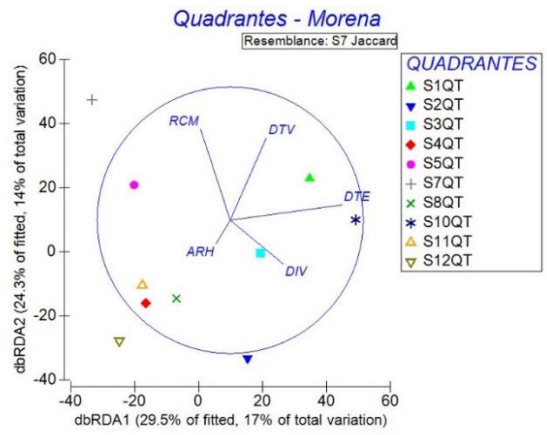
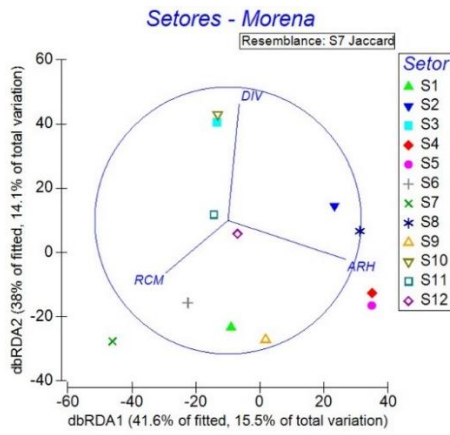
Figura 10: Escalonamento multidimensional métrico entre setores e quadrantes usando bootstrap com dispersão entorno da média (av). Setores (S), quadrantes (Q).



729

730 **Figura 12:** Relação de aumento na substituição de espécies em relação a aumento da distância da entrada nos
731 quadrantes de Umajalanta, a substituição de espécies diminuiu quanto mais perto da entrada.

732

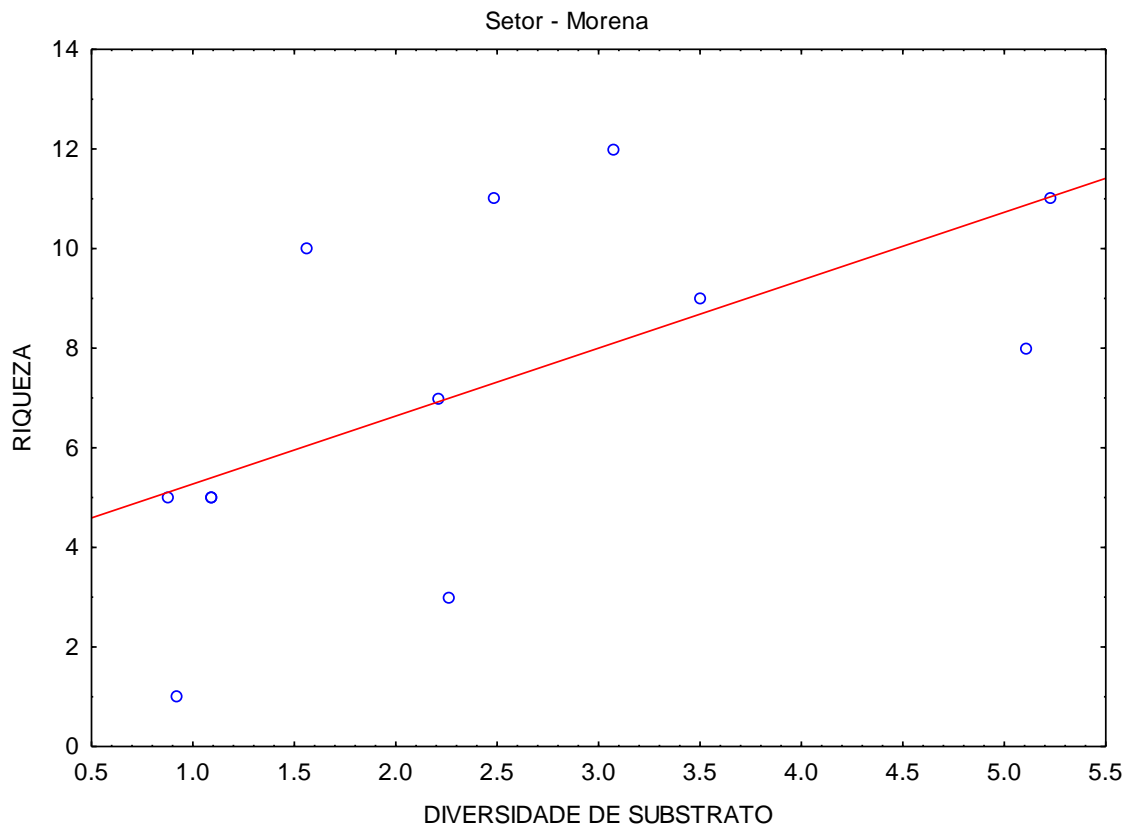


733

734

735

Figura 13. Análise de redundância baseada em distância (dbRDA) para os setores (S) e quadrantes (SQT), mostrando a distribuição das variáveis que influenciam na composição da fauna.



736

737

738

Figura 14. Relação positiva entre diversidade de substrato e riqueza de espécies, quanto maior a diversidade de substrato maior a riqueza.

740 **TABELAS**

741 **Tabela 1.** Componentes do substrato (%) mensurados nos setores (S) e quadrantes (Q) da caverna Morena (M). **Abreviações:** guano (GUA), roseta de Bromeliaceae (RTB),
 742 corpo d'água (CUD), sedimento fino (argila) (SEF), blocos <CB (<CB) (64 mm até 250), blocos >SB (>SB) (250 à 1000mm), rocha matriz (RCM), areia (ARE), distância da
 743 entrada em metros (DTE), temperatura em graus Celsius (TEM), umidade em porcentagem (UMI), diversidade Shannon de substrato (DIV), cascalho fino (CAF), cascalho
 744 grosso (CAG), espeleotema (ESP), fungo (FUN), gotejamento (GOT), detrito vegetal com fungo (DVF), detrito vegetal (DTV), bolota de minhoca (BOM), argila hardpan
 745 (ARH), serapilheira (SER) (acúmulo de folhas > 10mm), galhos (GAL) (31 até 250 mm de largura) e troncos (TRO) (>250 mm de largura).

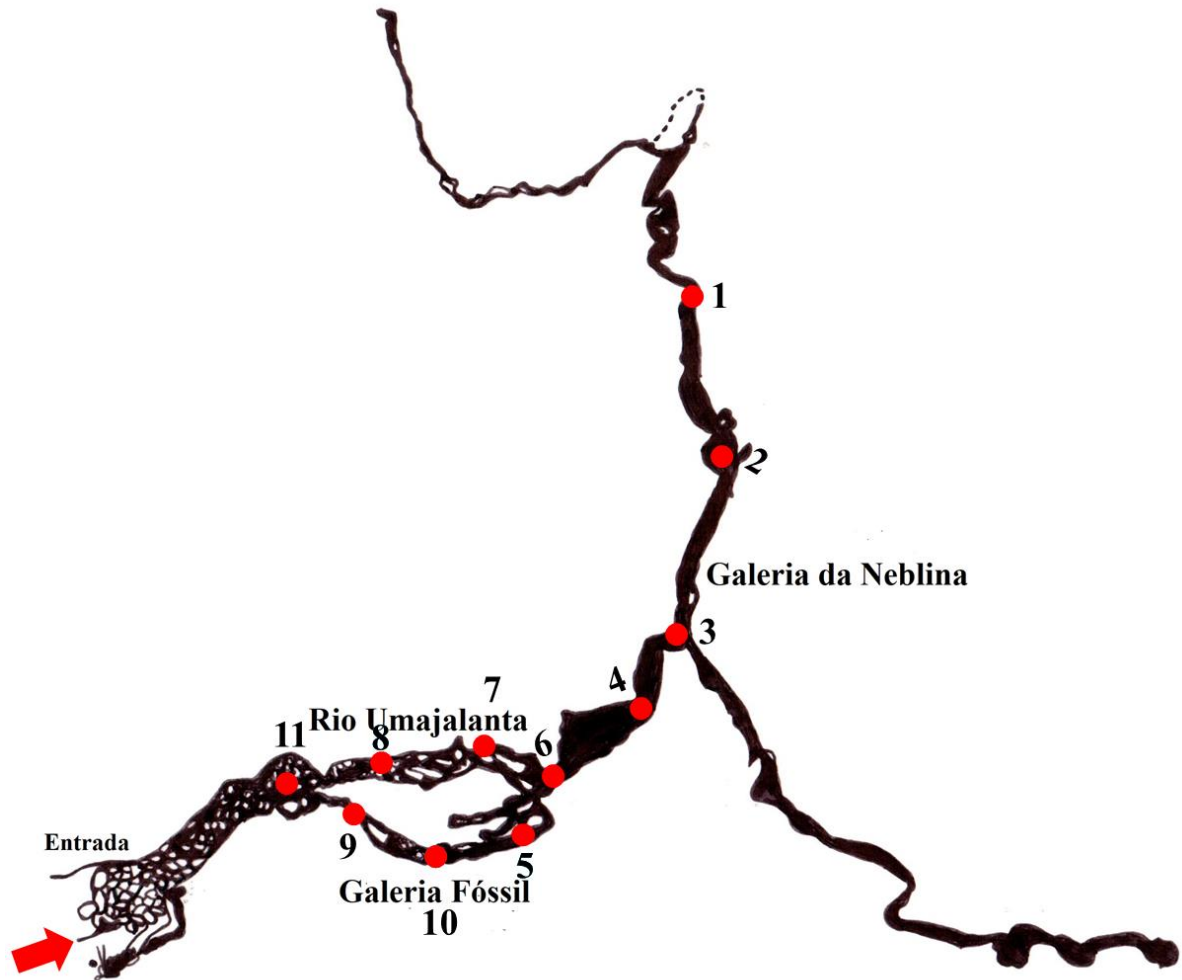
LOCAL	GUA	CUD	SEF	<CB	>SB	RCM	ARE	DTV	BOM	ARH	CAF	CAG	ESP	FUN	GOT	DVF	DTE	TEM	UMI	DIV
S1M	46,78	0	0	10,67	0	0,55	0	1,1	0	29,25	2,75	1,2	0	3,85	0	0	880	24,1	69	0,156
S2M	10,8	0	0	0	0	0	18,5	2,3	0	68,4	0	0	0	0	0	0	680	20,5	87	0,283
S3M	1	11	20,5	0	0	0	0	2,3	35,2	0	15	15	0	0	0	0	480	19,2	84	0,510
S4M	1	0	0	0	0	0	0	5,5	0	93,5	0	0	0	0	0	0	280	17	85	0,109
S5M	0,2	2	0	0	1	0	0	2,7	0	94,1	0	0	0	0	0	0	290	22,3	82	0,088
S6M	0	0	0	0	0	12	14,5	0	0	0	0	0	73,5	0	0	0	60	19,8	89	0,226
S7M	0	0	4,5	0	0	94,5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	160	19,8	89	0,199
S8M	0	0	0	0	0	0,8	0	3,2	0	84	0	0	0	10,1	1,9	0	180	20,8	80	0,221
S9M	0	0	6	0	0	0	0	0,5	0	38,4	0	0	54,4	0	0,3	0	430	21,1	84	0,109
S10M	0	0	3,5	3	19,5	0	29,4	26,5	0	0	12	6	0	0	0,1	0	580	19,3	88	0,523
S11M	0	0	0,5	6,5	8	33,2	2	0,3	0	19,5	15	13,5	0	1,5	0	0	100	18	85	0,350
S12M	59,8	0	0	9,7	0	0,5	0	1	0	17,5	2,5	2	0	3,5	0	0	100	22,3	84	0,308
S1QM	0	0	0	0	0	0	0	5,9	93	0	0	0	0	0	0	0,03	880	24,1	69	0,076
S2QM	8,4	0	29,9	0	0	0	0	2,26	58	1,26	0	0	0	0	0	0,01	680	20,5	87	0,168
S3QM	0	9	32	0	0	0	0	3,6	40	0	4,16	11	0	0	0	0	480	19,2	84	0,261
S4QM	1,66	0	0	0	0	0	0	0,73	0	97,33	0	0	0	0	0	0	280	17	85	0,047
S5QM	3,33	0	60,66	0	0	0	0	2,66	0	33,33	0	0	0	0	0	0	290	22,3	82	0,047
S7QM	0	0	6,66	0	1,66	91,66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	160	19,8	89	0,133
S8QM	0	0	0	0	0	0	0	1	0	93,3	0	0	0	4,83	0,66	0	180	20,8	80	0,171
S10QM	0	0	0	0	40,33	0	43,86	5,33	0	0	4,66	5,33	0	0	0	0	580	19,3	88	0,368
S11QM	0	0	0,43	26,66	0	28,3	0	0	0	23,13	7,16	7,76	0	6,16	0	0	100	18	85	0,272
S12QM	52,66	0	0	24,83	0	0	0	0	0	18,33	0	0	0	4	0	0	100	22,3	84	0,236

746 **Tabela 2.** Componentes do substrato (%) mensurados nos setores (S) e quadrantes (Q) da caverna Umajalanta (U). **Abreviações:** guano (GUA), roseta de Bromeliaceae
 747 (RTB), corpo d'água (CUD), sedimento fino (argila) (SEF), blocos <CB (<CB) (64 mm até 250), blocos >SB (>SB) (250 à 1000mm), rocha matriz (RCM), areia (ARE),
 748 distância da entrada em metros (DTE), temperatura em graus Celsius (TEM), umidade em porcentagem (UMI), diversidade Shannon de substrato (DIV), cascalho fino (CAF),
 749 cascalho grosso (CAG), espeleotema (ESP), fungo (FUN), gotejamento (GOT), detrito vegetal com fungo (DVF), detrito vegetal (DTV), bolota de minhoca (BOM), argila
 750 hardpan (ARH), serapilheira (SER) (acúmulo de folhas > 10mm), galhos (GAL) (31 até 250 mm de largura) e troncos (TRO) (>250 mm de largura).

LOCAL	GUA	SER	GAL	TRO	CUD	SEF	<CB	>SB	RCM	RTB	ARE	ESP	FUN	DEV	DTE	TEM	UMI	DIV
S1U	18,5	0	1	1	0	70	0	0	9,5	0	0	0	0	0	36	16,9	70	0,226
S2U	0	0	0	0	0	30	5,5	59,5	5	0	0	0	0	0	70	15,9	63	0,244
S3U	0	6	0	0	0	94,3	0	0	0	0	0	0	0	0	176	15,7	71	0,094
S4U	0	0,5	0,5	0	0	81	2	5,5	10,5	0	0	0	0	0	100	18	61	0,105
S5U	0	4,5	0	1	0	46	2	31	15,5	0	0	0	0	0	200	20	58	0,369
S6U	0	7	0	0	0	51	15	0	25	2	0	0	0	0	290	16,2	74	0,205
S7U	0	0,5	0	0	0,5	7	42,5	36	13,5	0	0	0	0	0	380	15,8	70	0,370
S8U	0	4,5	0	0,5	0	15,5	4	4,5	34	0	38	0	0	0	270	16,3	66	0,360
S9U	7,5	2,5	0	2	0	16,5	2	0	49	0	20,5	0	0	0	470	17,6	70	0,421
S10U	0	1,2	0	0	0	13	0	0	85,8	0	0	0	0	0	562	20,4	63	0,182
S11U	0	3,5	0	0	0	9,5	21,5	11,5	54	0	0	0	0	0	654	20,2	72	0,363
S12U	0	0	0	0	0	5	78	17	0	0	0	0	0	0	754	22	61	0,234
S1QU	0,33	0	0	0	0	67,26	0	0	29,33	0	0	0	0	0,13	754	16,9	61	0,315
S2QU	0	0	0	0	0	37,73	6,56	52,33	3,33	0	0	0	0	0	654	15,9	72	0,370
S3QU	0	0	0	0	0	98,63	0	0	0	0	0	0	0	3,7	562	15,7	63	0,384
S4QU	0	0	0	0	0	96,43	0	0,33	0	0	0	0	0	3	470	18	70	0,428
S5QU	0	0	0	0	0	57,16	0	6,66	31,5	0	0	0	0	4,33	270	20	66	0,593
S6QU	0	0	0	0	0	80,16	19	0	0	0	0	0	0	0,83	380	16,2	70	0,478
S7QU	0	0	0	0	0	12	32,2	45,33	9,66	0	0	0	0	0	290	15,8	74	0,556
S8QU	0	0	0	1	0	11,5	2,66	0	24,66	0	54,66	0	4	1,66	200	16,3	58	0,630
S9QU	0	0	0	2,33	0	25,83	0	0	54	0	16,66	0,16	0	1,16	100	17,6	61	0,716
S10QU	0	0	0	0	0	2	0	0	97,66	0	0	0,33	0	0	176	20,4	71	0,529
S11QU	0	0	0	0	0	7,66	24,66	0	65,66	0	0	0	0	2	70	20,2	63	0,705
S12QU	0	0	0	0	0	16	69	15	0	0	0	0	0	0	36	22	70	0,698

751 APÊNDICES

CAVERNA UMAJALANTA

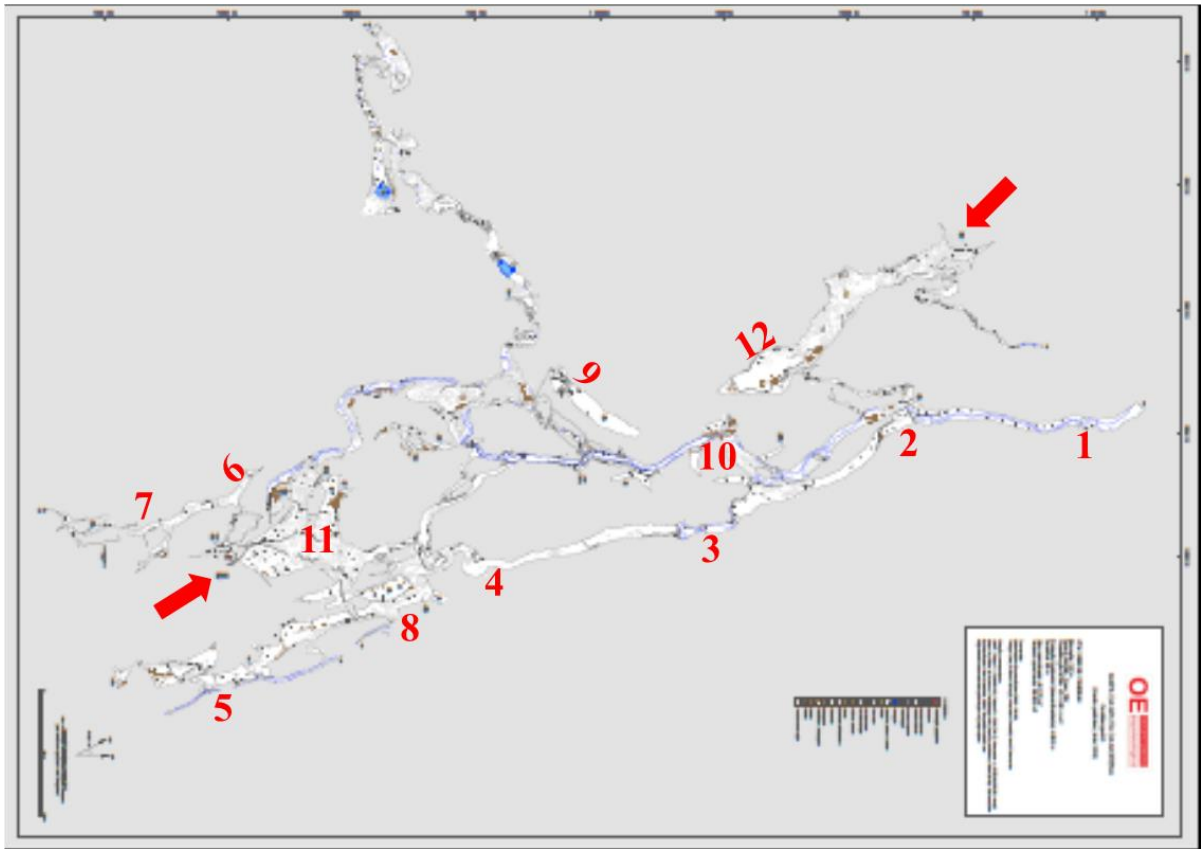


752

753

754

Apêndice 1. Mapa topográfico e localização das unidades amostrais dentro da caverna (números de 1 a 12), a seta indica a entrada principal da caverna. O Mapa de Umajalanta foi produzido por GUYOT; SOARES (1997).



755

756

757

758

Apêndice 2. Mapa topográfico e localização das unidades amostrais dentro de cada caverna (números de 1 a 12), as setas indicam as entradas principais da caverna. O mapa da caverna da Morena foi produzido pelo Observatório Espeleológico.

759

760 **Apêndice 3.** Táxons encontrados na Caverna da Morena, Minas Gerais, Brasil.

	SETOR 1		SETOR 2		SETOR 3		SETOR 4		SETOR 5		SETOR 6		SETOR 7		SETOR 8		SETOR 9		SETOR 10		SETOR 11		SETOR 12	
	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q
Acari																								
Macronyssidae sp1	0	0	3	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Mesostigmata sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Annelida																								
Aplotaxidae sp1	31	5	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Aplotaxidae sp4	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	0	0	0	0
Araneae																								
Araneidae sp1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ctenidae sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	
Ctenidae sp3	34	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
Ctenidae sp4	0	0	11	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	
Ctenidae sp5	0	2	2	26	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
Ctenidae sp6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	
Ctenidae sp7	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Ctenidae spN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
Diguetidae sp1	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	
Theridiidae sp1	0	0	3	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	8	3	41	1	0	0	
Coleoptera																								
Alleculidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Carabidae sp5	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Carabidae sp6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Curculionidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
Histeridae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Histeridae sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
Ptilodactylidae sp1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Staphylinidae sp 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	

Reduviidae sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Isopoda																								
Dubioniscidae sp1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Platyarthridae sp1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lithobiomorpha																								
Anopsobiidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	0	0
Opiliones																								
Gonyleptidae sp3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gonyleptidae sp2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0
Orthoptera																								
Phalangopsidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Pseudoscorpiones																								
Chernetidae sp1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
Chtonidae sp2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Psocoptera																								
Psyllipsocidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Scolopendromorpha																								
Henicopidae sp1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Symphyla																								
Scutigereidae sp1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Lepidoptera																								
Tineidae sp1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

762

763 **Apêndice 3.** Táxons encontrados na Caverna Umajalanta, Torotoro, Bolívia.

	SETOR 1		SETOR 2		SETOR 3		SETOR 4		SETOR 5		SETOR 6		SETOR 7		SETOR 8		SETOR 9		SETOR 10		SETOR 11		SETOR 12	
	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q
Acari																								
Rhsgidiidae sp1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	3	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
Annelida																								
Aplotaxidae sp1	0	4	2	0	0	4	5	1	1	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0
Aplotaxidae sp2	0	0	0	0	3	0	1	3	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Araneae																								
Ctenidae sp2	0	8	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	0
Filistatidae sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Filistatidae sp2	1	0	3	0	6	0	4	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Filistatidae sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sparassidae sp2	4	0	6	4	18	13	18	4	7	0	12	4	0	7	0	1	5	0	0	0	8	0	0	0
Uloboridae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	2
Blattodea																								
Blattellidae sp1	1	2	1	0	3	1	0	0	0	0	5	6	0	1	9	0	1	3	0	0	0	0	0	0
Coleoptera																								
Carabidae sp1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carabidae sp2	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Escolatrechus bolivianus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hamotus</i> sp nov	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Staphylinidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Staphylinidae sp2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Collembola																								
Entomobryidae sp4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0
Entomobryomorpha sp2	1	0	0	1	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0

Artigo 2 – Efeito do turismo na fauna de invertebrados em uma caverna andina

Este capítulo foi escrito em formato de artigo (versão preliminar), redigido conforme as normas para publicação da revista “Tourism Management” ISSN: 0261-5177, disponível em: <https://www.elsevier.com/journals/tourism-management/0261-5177/guide-for-authors#20101>

1 VARIAÇÕES NA COMPOSIÇÃO E RIQUEZA DE INVERTEBRADOS ENTRE 2 ÁREAS TURÍSTICAS E NÃO TURÍSTICAS DE UMA CAVERNA ANDINA.

3 Laís Furtado Oliveira¹, Rodrigo Lopes Ferreira¹, Marconi Souza Silva¹ *

4 ¹ Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (www.biologiasubterranea.com.br).

5 * Autor correspondente. E-mail: laiz_furtado@yahoo.com.br. Postal address: Universidade
6 Federal de Lavras. Campus Universitário, Caixa Postal 3037, CEP 37200-000, Lavras, Minas
7 Gerais, Brasil.

8 AGRADECIMENTOS

9 Gostaríamos de agradecer ao Jaime Rodrigues por toda ajuda na organização da coleta na
10 Bolívia. Aos guias do Parque de Torotoro. Agradecemos a equipe de campo: Roberta
11 Cerqueira e Félix. Aos pesquisadores pela a identificação taxonômica: Angélico Asenjo,
12 Rafaela Pereira e Leopoldo Bernardi. Aos professores Paulo dos Santos Pompeu e Nelson
13 pelas sugestões de melhoria no artigo.

14 RESUMO

15 As cavernas são ambientes subterrâneos que possuem características ambientais e fauna
16 peculiar, espeleotemas e condutos e galerias de grande beleza cênica. Atualmente, existe um
17 crescente aumento do turismo nestes locais e, muitas vezes, o impacto dessa atividade é
18 desconhecido. A maior parte dos estudos sobre efeitos do turismo concentra-se nos
19 componentes físicos das cavernas, e quase não se sabe o efeito dessa atividade sobre a fauna
20 subterrânea, principalmente no que diz respeito aos invertebrados. Assim, este estudo tem o
21 objetivo de comparar a composição e riqueza de invertebrados entre a área turística e não
22 turística de uma caverna andina e identificar variáveis ambientais que determinam a riqueza e
23 composição nas duas áreas. Para isso, foram feitos 6 setores e 18 quadrantes nas áreas
24 turísticas e 5 setores e 15 quadrantes nas áreas não turísticas em Umajalanta, uma caverna

25 localizada no Parque Nacional de Torotoro, Bolívia e que recebe visitação moderada. Os
26 invertebrados foram coletados nos setores e quadrantes das duas áreas através de coleta
27 manual, também foi feita a mensuração de componentes do substrato nas unidades amostrais
28 (setores e quadrantes). Os resultados encontrados mostram que a área turística da caverna é
29 mais homogênea nos componentes de habitat e composição da fauna em relação a área não
30 turística. Não foram observadas diferenças significativas na riqueza da fauna, nos
31 componentes de habitat e na diversidade de substrato entre as duas áreas. Entretanto, houve
32 diferença na composição da fauna entre as duas áreas, o que pode ser um indicativo de que o
33 tráfego de pessoas, possa influenciar indiretamente a composição da fauna. Esse estudo
34 também mostrou que diferentes componentes do substrato exercem influência na composição
35 e riqueza da fauna nas áreas turísticas e não turísticas. Na área turística os elementos físicos
36 do habitat se mostraram mais importantes na determinação da composição (rocha matriz e
37 espeleotemas) e riqueza da fauna (sedimentos finos, rocha matriz e distância da entrada).
38 Recomenda-se a implantação de programas de monitoramento da fauna e tipos de substratos,
39 evitando o pisoteio, especialmente em locais onde as características do substrato sejam
40 importantes para a determinação da composição e riqueza da fauna.

41 **Palavras-Chave:** Espeleoturismo; Impacto ; Conservação; Invertebrados; Caverna.

42 1. INTRODUÇÃO

43 As paisagens cársticas ao longo do mundo, com seus componentes subterrâneos (cavernas,
44 fendas, fissuras e sua fauna) e de superfície (vegetação, dolinas e sumidouros de água,
45 nascentes) são importantes elementos ambientais, devido à grande variedade de recursos e
46 serviços presentes (Romero 2009, Mammola et al. 2019).

47 O endocarste que inclui as cavernas, fendas e fissuras, além de apresentar permanente
48 escuridão, escassez de recursos alimentares e estabilidade nas condições de temperatura e
49 umidade, abriga uma biota endêmica e especializada. Dentre eles destacam-se os morcegos
50 polinizadores, insetívoros e hematófagos e fungos e bactérias com valores ecológicos,
51 industriais, econômicos e sociais, reais e potenciais (Romero 2009).

52 Inúmeros grupos de animais vertebrados e invertebrados podem utilizar cavernas
53 temporariamente como abrigos diurnos ou noturnos (troglóxenos). Outros são cavernícolas
54 facultativos e podem completar todo o seu ciclo de vida nos ambientes subterrâneos, mas
55 ainda apresentam representantes na superfície (troglófilos). Entretanto, os mais especializados
56 são os troglóbios, uma vez que são cavernícolas obrigatórios (Sket 2008). A suscetibilidade

57 dos troglóbios a perturbações é notória, pelo fato de ocuparem exclusivamente ambientes que
58 apresentam variações ambientais estreitas, sendo que pequenas modificações nas condições
59 do habitat podem ter um efeito prejudicial (Hamilton-Smith 2004, Mammola et al. 2019).

60 Apesar destas características peculiares e fragilidade inerente, o ambiente subterrâneo tem
61 sofrido inúmeras alterações oriundas de atividades antrópicas alóctone e autóctone com
62 efeitos positivos, negativos ou neutros em relação a manutenção a biodiversidade (Faille et al.
63 2015, Souza-Silva et al. 2015).

64 Dentre as inúmeras atividades humanas em cavernas, o turismo tem sido recorrente e esta
65 atividade tem variado em relação ao tipo de uso, número de visitantes, áreas acessadas e
66 formas de acesso as cavidades (Romero 2009). No geral, o uso turístico de cavernas pode
67 promover alterações nas condições ambientais em função de atividades de instalação de
68 estruturas e adaptações para o tráfego de pessoas (passarelas, iluminações, escadas,
69 elevadores, trilhos, etc.) e a própria visitação turística (Hamilton-Smith 2004, Lobo 2006,
70 Romero 2009). Dentre os impactos reais e potenciais oriundo destas atividades podemos citar
71 a deposição de lixo, atropelamento de fauna, mudanças em condições de temperatura e
72 umidade, alterações na disponibilidade de recursos alimentares (oligotrofia ou eutrofia),
73 introdução de espécies exóticas, contaminação e mudanças de características físicas e
74 químicas de substratos em ambientes terrestres e aquáticos (Hamilton-Smith 2004, Romero
75 2009).

76 Entretanto, alguns estudos têm mostrado que quando as atividades turísticas são bem
77 planejadas, para que não gere riscos aos visitantes e impactos nas cavernas, o dano a fauna
78 pode ser minimizado (Lobo 2006, Faille et al. 2015), no entanto, dados concretos sobre os
79 impactos do uso turístico sobre a fauna das cavernas ainda são escassos, apesar do alto valor
80 biológico e vulnerabilidade destes ecossistemas.

81 Assim, o objetivo e hipótese do presente estudo foi de comparar a composição e riqueza de
82 invertebrados entre a área turística e não turística de uma caverna andina e identificar
83 variáveis ambientais que determinam a riqueza e composição nas duas áreas. Os efeitos das
84 atividades turísticas podem promover alterações na estrutura do habitat com consequente
85 afetar a composição da fauna entre as duas áreas e além disto, poderá afetar a riqueza de
86 forma negativa.

87 2. MATERIAIS E MÉTODOS

88 2.1 Área de estudo

89 Umajalanta está localizada dentro do Parque Nacional de Torotoro, uma área de proteção
90 (ANP), no norte do departamento de Potosí, na província de Charcas, na Bolívia, 65°53' -
91 65°44', 65°46' - 65°40' LW e 18°07' - 18°14', 18°01' - 18°09' LS, SERNAP 2000). Apresenta
92 gradiente altitudinal de 1900 a 3600 m (Torrico e Lara, 2000).

93 O parque encontra-se em uma região típica de montanha com profundos cânions, vales e
94 quedas d'água. A pluviosidade média anual é de 850 milímetros, apresentando forte
95 sazonalidade, muito seco durante maior parte do ano (novembro a março) e a temperatura
96 média anual é de 16,3 °C (Garreaud 2009).

97 Umajalanta, além de ser a maior caverna conhecida da Bolívia, é a caverna de maior interesse
98 turístico do país. Possui um circuito atrativo geologicamente e biologicamente, com galerias
99 fósseis, peixes cegos, rios, cachoeiras. Possui um rio perene que a adentra dando origem ao
100 seu nome: “água que se perde” na língua *Aimará*, e foi descoberta há 20 anos atrás.

101 Até o momento essa caverna apresenta 2 espécies troglóbias descritas, são elas:
102 *Trichomycterus chaberti* Durand, 1968 e *Escolatrechus bolivianus* Mateu, 2002. Mesmo
103 estando em uma área protegida, essa caverna não possui nenhum estudo ecológico com os
104 invertebrados que nela habitam.

105 Atualmente, os visitantes da caverna (aproximadamente 4000 pessoas / ano) concentram-se
106 quase exclusivamente em galerias fósseis, desde a entrada até o lago Cachuela, possuindo um
107 fluxo moderado de visitação (Spate & Spate, 2013). Esta é uma rota que apresenta adaptações
108 ao uso da caverna pelos visitantes (escadas e cordas). O tempo aproximado de viagem é de 2
109 horas em um circuito unidirecional e circular dentro da caverna (Figura 1).



110

111 **Figura 1.** Estruturas usadas para facilitar o turismo na caverna Umajalanta.

112 Apesar de estar localizado em uma região de proteção estatal, a área do parque de Torotoro
 113 sofre com influências antrópicas, como abertura de estradas e atividades agrícolas e povoados
 114 (García-Crispieri et al. 2006). Ainda não é possível avaliar quais os possíveis impactos sobre
 115 essas atividades sobre a biodiversidade, principalmente de invertebrados, já que há uma
 116 escassez de estudos em relação a esse grupo (García-Crispieri et al. 2006).

117 *2.2 Coleta de dados*

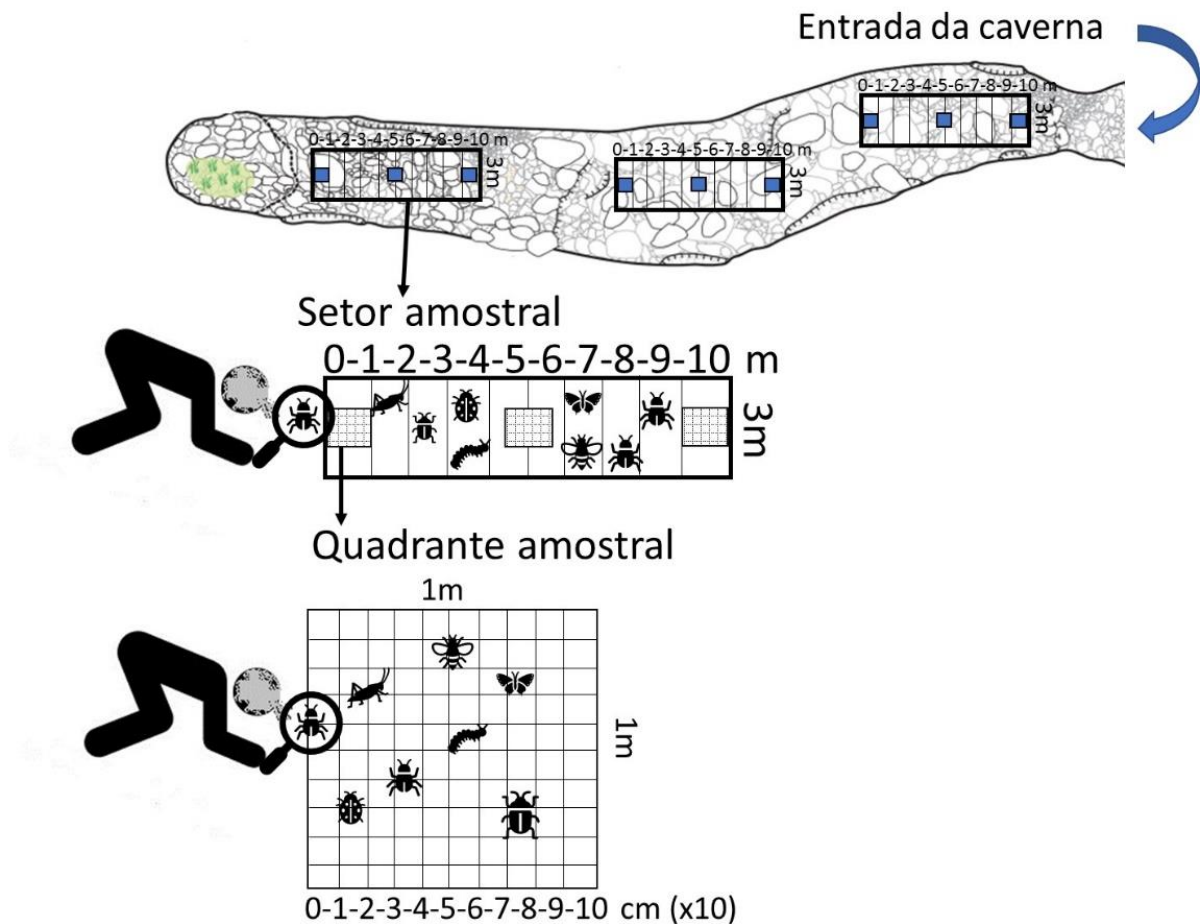
118 A coleta foi realizada em um único evento amostral (novembro de 2017) em duas escalas
 119 distintas de amostragens (quadrantes e setores). Para a caracterização das condições
 120 ambientais do substrato e mensuração da composição e riqueza da fauna de invertebrados,
 121 foram delimitados onze setores (3x10m) e 33 quadrantes (1x1m). Esse foram dispostos no
 122 piso da caverna desde 300m da entrada até locais mais profundos, sendo seis nas áreas
 123 turísticas e os outros cinco nas áreas não turísticas (Figura 2). A influência da entrada foi
 124 excluída eliminando o posicionamento de unidades amostrais mais próximos desta.



125

126 **Figura 2.** Caverna Umajalanta, com a distribuição dos pontos amostrais nas áreas turísticas (vermelhos) e áreas
 127 não turísticas (amarelos).

128 Em cada setor foram posicionados três quadrantes, dois nas extremidades e um na porção
 129 mediana (Figura 3). Cada quadrante possui subunidades de 10cm x 10 cm.



130

131 **Figura 3.** Metodologia de amostragem de invertebrados em setores (meso-escala) e quadrantes (micro-escala).132

2.3 Coleta de dados bióticos

133 A coleta dos invertebrados foi realizada nos setores e quadrantes através da busca ativa visual
 134 e coleta manual (Souza-Silva et al. 2011, Bento et al. 2016, Wynne et al. 2019), com o auxílio
 135 de pinças e pincéis (Figura 2 e 4A e 4C). A coleta só era finalizada quando todos os
 136 espécimes eram coletados ou contabilizados. Todos os espécimes coletados foram
 137 conservados em potes contendo álcool 70% e foram triados no Centro de Estudo em Biologia
 138 Subterrânea (CEBS) na Universidade Federal de Lavras (UFLA), com o auxílio de um
 139 estereomicroscópio. Esses foram identificados ao menor nível taxonômico acessível, com
 140 ajuda de chaves de identificação e taxonomistas e separados em morfótipos (Oliver & Beattie
 141 1996). Posteriormente, os espécimes testemunho serão depositados na Coleção de
 142 Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA), vinculada ao CEBS/UFLA.

143 A determinação dessas espécies potencialmente troglóbias foi realizada através da
 144 identificação de troglomorfismos, que são indicativos de isolamento e evolução no ambiente

145 cavernícola. Os troglomorismos frequentemente observados foram redução ou ausência das
 146 estruturas oculares e da pigmentação, bem como o alongamento de apêndices sensoriais e
 147 locomotores (Culver & Pipan 2009).

148 2.4 Coleta dos dados abióticos

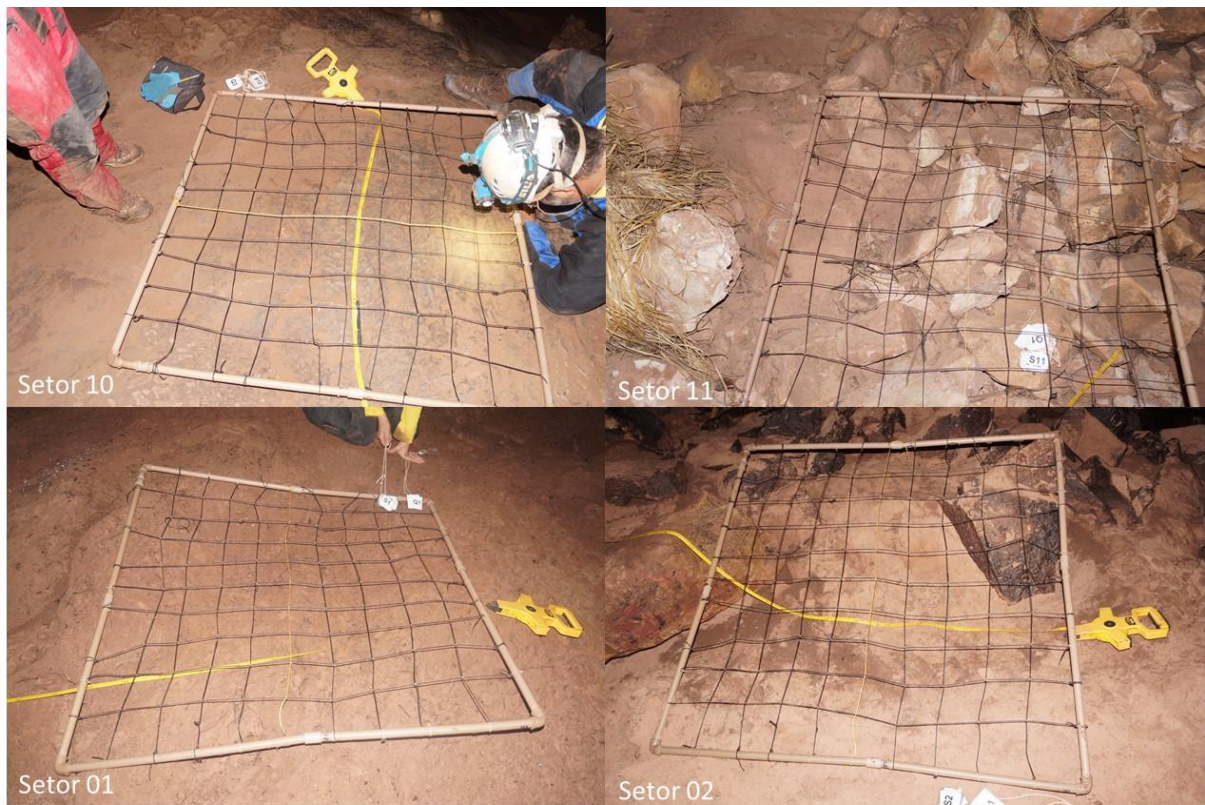
149 Para a coleta dos dados abióticos, foi realizada uma caracterização do substrato feita a partir
 150 da inspeção visual e quantificação proporcional da área ocupada por distintos componentes
 151 orgânicos e inorgânicos presentes nos setores e quadrantes. Para isso, os substratos nos
 152 setores foram caracterizados de acordo com um protocolo adaptado, proposto por Peck et al.
 153 (2006) e Hughes e Peck (2008) para ambientes aquáticos (Figura 4). Cada setor é dividido em
 154 dez seções de um metro por três metros e é estimada visualmente a proporção de área
 155 ocupada por cada substrato. Posteriormente, em laboratório foi feito o somatório dessas
 156 proporções e extraída a média aritmética das ocupações de cada substrato presente no setor e
 157 obtida a diversidade de Shannon (H').

Caverna:	Local:	data: / /	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%		
obs:			0-1m	1-2m	2-3m	3-4m	4-5m	5-6m	6-7m	7-8m	8-9m	9-10m	Média	H'	
Guano (GA). Tipo?			10	5	4	9	6					30	10,67		
Raizes (RZ)			3	5	6	1	4						3,80		
Serrapilheira (SER)													0,00		
Detritos vegetais (DTV): tipo?			10										10,00		
Galhos (GAL)													0,00		
troncos (TRO)													0,00		
Termiteiros (TM)							5						5,00		
Curso d'Água (ST) (descrever)			7										7,00		
Poças d'Água (WP) (descrever)							15						15,00		
Gotejamento de água (DP). Descrever													0,00		
Criptógamos (CR) (Briófitas, samambaias)													0,00		
Fanerógamos (FG) (Mono ou dicotiledóneas)									30				30,00		
Algas (AL)										30	30		30,00		
Biofilme (BF): Descrever							30			30			30,00		
Actinomycetos (ACT): Descrever								30		30			30,00		
Outro tipo de substrato orgânico (OTO): saco pístico					30					20			25,00		
Rocha Lisa, mais larga que um carro – (RL)			30	30				30	10		20	20	23,33		
Rocha rugosa, mais larga que um carro – (RR)					30	5	20						18,33		
Piso tipo Concreto ou Asfalto – (RC)			10						20	5			11,67		
Matacão Largo (1000 até 4000 mm) (Caixa d'água até um carro) – (XB)						20				5	5	5	8,75		
Matacão (250 até 1000) - (Bola de basquete até caixa d'água) – (SB)			20	20		15	5	20		5	5	5	11,88		
Bloco (64 até 250 mm) - (Bola de tênis até bola de basquete) – (CB)					20		5		5	5	5	5	7,50		
Cascalho Grosso (16 até 64 mm) - (Jabuticaba até bola de tênis) – (CAG)				20	10	5	5		5		5	5	7,86		
Cascalho Fino (2 até 16 mm) - (Joaninha até jabuticaba) – (CAF)			5	5	10	5	5	5	5				5,71		
Areia (0,06 até 2 mm) (Arenosa - até o tamanho de joaninha) – (ARE)			5	5	5	5	14	5	5				6,29		
Silte/Argila/Lama - (Não arenosa) seca () ou úmida (x)? (SEF)			5	5	5	5	6	5	20				7,29		
Hardpan - (Fime, Consolidado, Substrato Fino, Compactado) (HP)			5	5	5			5					5,00		
Espeleotemas (ESP). Tipo?					5			10					7,50		
Outro tipo de substrato inorgânico (OTI)			10	5	4	9	6					30	10,67		
Soma			100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0,232		

158

159 **Figura 4.** Quadro com valores hipotéticos para ilustrar a ficha de caracterização de elementos do substrato em
 160 setores (10m x3m). Diversidade de Shannon (H').

161 Nos quadrantes, foram feitas fotografias digitais em campo e essas foram analisadas em
 162 laboratório através do software IMAGEJ (Rasband 2014), no qual os substratos presentes
 163 foram mensurados de acordo com sua área de ocupação para a caracterização, também foi
 164 obtida a média aritmética das proporções de cada substrato (Figura 5).



165 **Figura 5.** Metodologia de quadrantes usados para caracterizar e quantificar os componentes do substrato e a
 166 fauna de invertebrados em áreas turísticas (setores 10 e 11) e não turísticas (setores 01 e 02) de Umajalanta.
 167

168 As distâncias em relação a entrada da caverna e entre os setores e quadrantes foram medidas
 169 com uma trena a laser. A temperatura e a umidade foram medidas em cada setor, com auxílio
 170 de um termohigrômetro digital disposto no piso desses por pelo menos quinze minutos.

171 2.5 Análise de dados

172 2.5.1 Componentes do substrato no solo da caverna

173 A diversidade de substrato (H') foi obtida através do índice de Shannon – Weaver (H') para
 174 setores e quadrantes das áreas turísticas e não turísticas (Magurran 2011). Para tal utilizamos a
 175 composição e proporção de área ocupada pelos diferentes tipos de substrato, como mostrado
 176 nas figuras 3 e 4.

177 Para visualizar diferenças nas medidas de proporção de área ocupada pelos diferentes tipos de
178 substrato para setores e quadrantes entre áreas turísticas e não turísticas, foi utilizada a
179 distância Euclidiana, seguido de escalonamento multidimensional métrico (MDS) e bootstrap
180 (Clarke et al. 2014).

181 Para avaliar diferenças nas médias de proporção de área ocupada pelos diferentes tipos de
182 substrato e diversidade (H') para setores e quadrantes das entre áreas turísticas e não
183 turísticas, foi realizado um teste de Kruskal-wallis (Sprent & Smeeton, 2000).

184 *2.5.2 Composição e riqueza de invertebrados nas áreas turísticas e não turísticas*

185 Para obter valores de abundância e riqueza dos invertebrados foi realizada a contagem dos
186 indivíduos e de morfótipos de cada unidade amostral (11 setores e 33 quadrantes).

187 Para visualizar diferenças na composição da fauna dos invertebrados entre as áreas turísticas e
188 não turísticas (nos quadrantes e setores) foi utilizada a similaridade de Bray-Curtis (dados de
189 abundância) e escalonamento multidimensional não métrico (MDS) e Bootstrap. A formação
190 de grupos entre as duas áreas foi avaliada através de ANOSIM. Anteriormente à aplicação do
191 índice de Bray Curtis, foi feito um pré-tratamento dos valores de abundância através da
192 extração da raiz quadrada (Clarke et al., 2014). Para avaliar as diferenças na riqueza média
193 para setores e quadrantes das turísticas e não turísticas, foi realizado teste de Kruskal-wallis
194 (Sprent & Smeeton 2000), também para quadrantes e setores.

195 *2.5.3 Influências das variáveis ambientais na composição e riqueza nas áreas turísticas e não* 196 *turísticas*

197 Para avaliar quais características do substrato melhor explicaram a composição (Jaccard) e
198 riqueza (distância Euclidiana) da fauna nos quadrantes e setores nas áreas turísticas e não
199 turísticas, foi realizado uma análise DistLM (Modelo Linear Baseado na Distância). O método
200 selecionado para testar os modelos foi o *Forward step-wise*, (seleciona primeiro a variável
201 com maior poder explicativo e, em seguida, as outras variáveis que mais contribuem para
202 explicar o modelo são adicionadas gradativamente). A significância do modelo é testada a
203 cada adição de variável (Anderson et al., 2008). O critério de seleção de modelo foi Critério
204 de Informação de Akaike corrigido (AICc) (Hurvich & Tsai, 1989). O uso do AICc é indicado
205 para identificar a combinação de parâmetros ambientais que melhor explicam a variação de
206 parâmetros biológicos em amostragens de pequeno tamanho.

207 Posteriormente, para avaliar o percentual de ajuste dos dados ao modelo juntamente com a
208 porcentagem de explicação da variação dos dados foi feita uma análise de redundância
209 baseada em distância (dbRDA) (Clarke & Gorley, 2006).

210 **3. RESULTADOS**

211 *3.1 Caracterização dos componentes de habitat no solo das cavernas*

212 Os componentes do substrato mensurados para os setores e quadrantes das áreas turísticas e
213 não turísticas são mostrados na tabela 1.

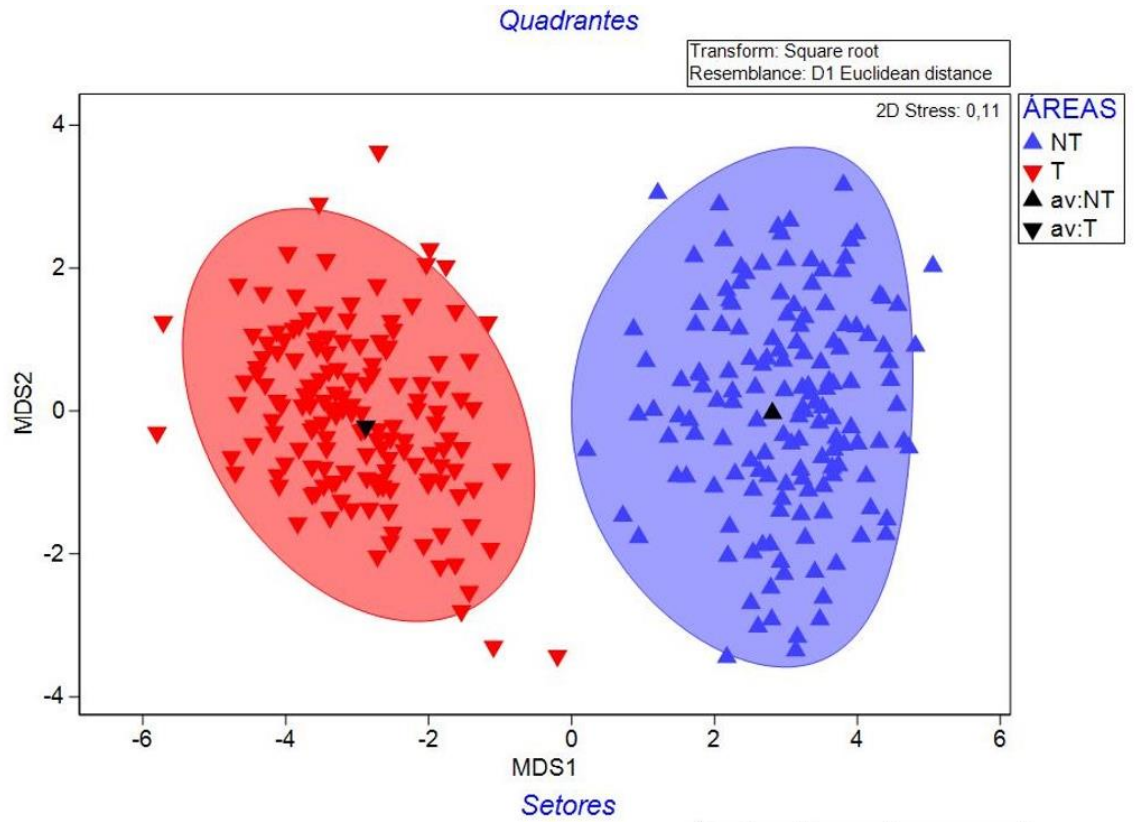
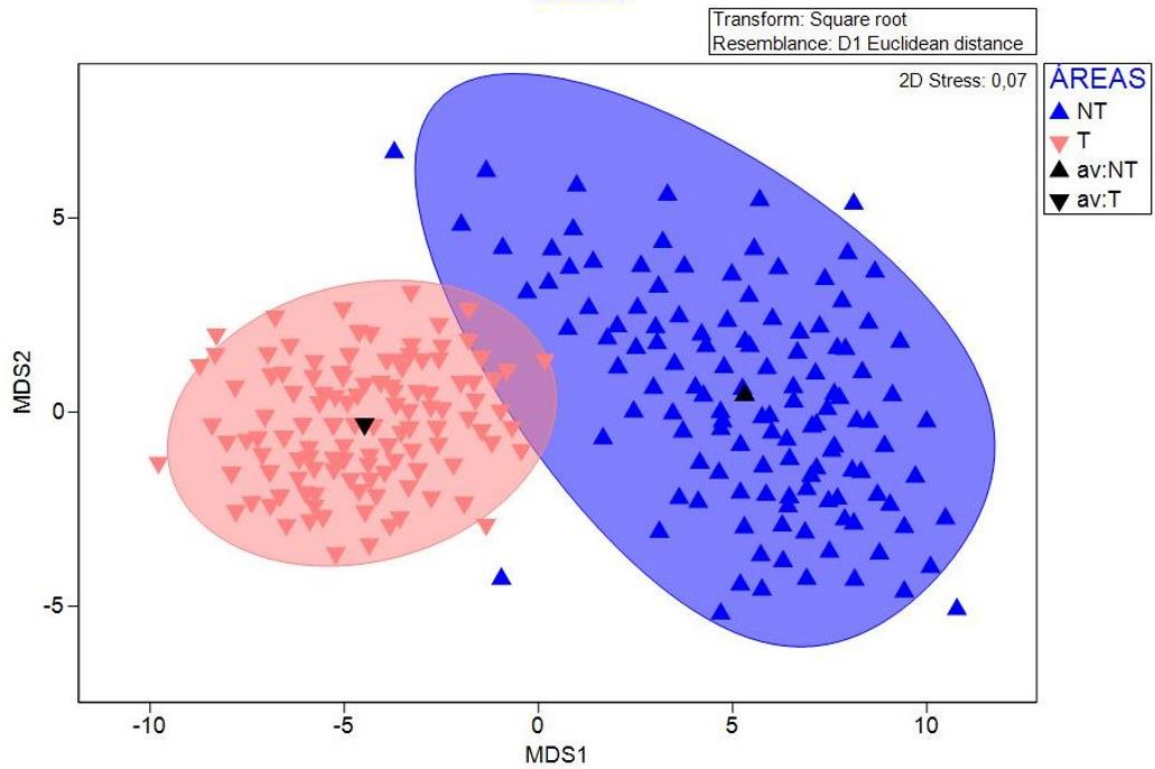
214 Sedimento fino (SEF), foi o componente que predominou nos setores e quadrantes das áreas
215 não turísticas e rocha matriz (RCM) predominou em quadrantes e setores nas áreas turísticas.

216 Não foram observadas diferenças significativas na quantidade e diversidade média de
217 substratos entre as diferentes áreas tanto para os setores quanto para quadrantes. A figura 6
218 mostra a dispersão entorno da média da composição dos componentes do substrato para
219 quadrantes e setores entre as áreas turísticas e não turísticas de Umajalanta.

221 **Tabela 1.** Componentes do substrato (%) mensurados nos setores (S) e quadrantes (Q) de áreas turísticas (T) e não turísticas (NT) de Umajalanta. Abreviações: guano
 222 (GUA), troncos (TRO) (>250 mm de largura), sedimento fino (argila) (SEF), blocos <CB (64 mm até 250), blocos >SB (250 à 1000mm), rocha matriz (RCM), areia (ARE),
 223 detrito vegetal (DTV) (<10mm), espeleotema (ESP), fungo (FUN), serapilheira (SER) (acúmulo de folhas > 10mm), roseta de Bromeliaceae (RTB), distância da entrada em
 224 metros (DTE), temperatura em graus Celsius (TEM), umidade em porcentagem (UMI), diversidade Shannon de substrato (DIV)

	GUA	TRO	SEF	<CB	>SB	RCM	ARE	DTV	ESP	FUN	SER	RTB	DTE	TEM	UMI	DIV
S1QNT	0,33	0	67,26	0	0	29,33	0	0,13	0	0	0	0	754	16,9	61	0,315
S2QNT	0	0	37,73	6,56	52,33	3,33	0	0	0	0	0	0	654	15,9	72	0,370
S3QNT	0	0	98,63	0	0	0	0	3,7	0	0	0	0	562	15,7	63	0,384
S4QNT	0	0	96,43	0	0,33	0	0	3	0	0	0	0	470	18	70	0,428
S7QNT	0	0	12	32,2	45,33	9,66	0	0	0	0	0	0	290	15,8	74	0,556
S5QT	0	0	57,16	0	6,66	31,5	0	4,33	0	0	0	0	270	20	66	0,593
S6QT	0	0	80,16	19	0	0	0	0,83	0	0	0	0	380	16,2	70	0,478
S8QT	0	1	11,5	2,66	0	24,66	54,66	1,66	0	4	4	4	200	16,3	58	0,630
S9QT	0	2,33	25,83	0	0	54	16,66	1,16	0,16	0	0	0	100	17,6	61	0,716
S10QT	0	0	2	0	0	97,66	0	0	0,33	0	0	0	176	20,4	71	0,529
S11QT	0	0	7,66	24,66	0	65,66	0	2	0	0	0	0	70	20,2	63	0,705
S1NT	18,5	1	70	0	0	9,5	0	0	0	0	0	0	36	16,9	70	0,226
S2NT	0	0	30	5,5	59,5	5	0	0	0	0	0	0	70	15,9	63	0,244
S3NT	0	0	94,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	176	15,7	71	0,094
S4NT	0	0	81	2	5,5	0,5	0	0	0	0	0	0	100	18	61	0,105
S7NT	0	0	7	42,5	36	13,5	0	0	0	0	0	0	380	15,8	70	0,370
S5T	0	1	46	2	31	15,5	0	0	0	0	4,5	0	200	20	58	0,369
S6T	0	0	51	14,5	0	0	0	0	0	0	7	1	290	16,2	74	0,205
S8T	0	0,5	15,5	4	4,5	34	38	0	0	0	4,5	0	270	16,3	66	0,360
S9T	7,5	2	16,5	2	0	49	20,5	0	0	0	2,5	0	470	17,6	70	0,421
S10T	0	0	13	0	0	85,8	0	0	0	0	1,2	0	562	20,4	63	0,182
S11T	0	0	9,5	21,5	11,5	54	0	0	0	0	3,5	0	654	20,2	72	0,363

227

*Setores*

228

229

230

Figura 6. Escalonamento multidimensional métrico entre setores e quadrantes usando bootstrap e dispersão entorno da média (av) das variáveis ambientais em áreas turísticas (T) e não turísticas (NT) de Umajalanta.

231 3.2 Comunidade de invertebrados nas áreas turísticas e não turísticas

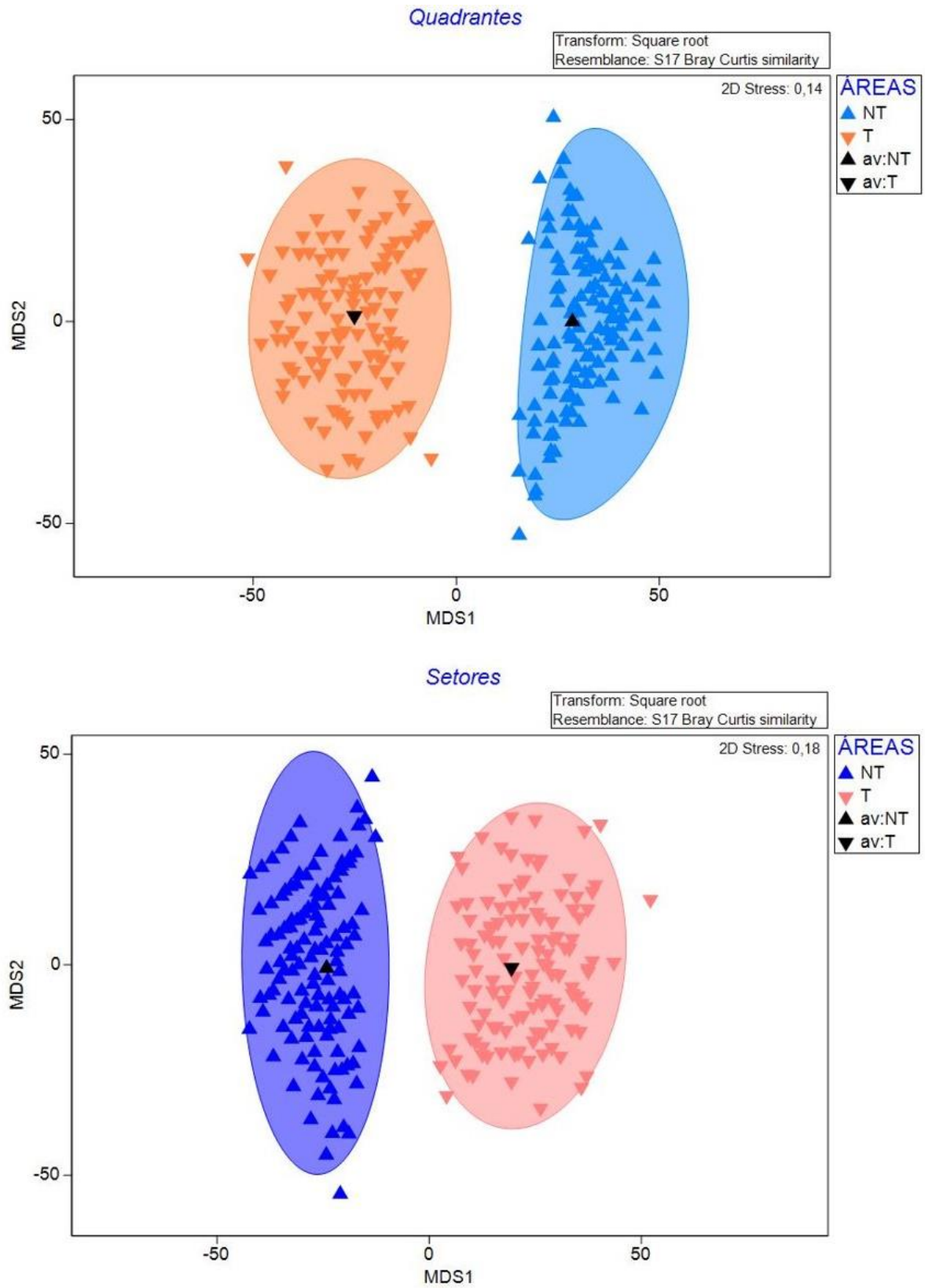
232 Ao total, foram contabilizados 546 invertebrados em Umajalanta, distribuídos em 25 famílias e
233 36 morfótipos. As ordens mais ricas nos setores foram: Diptera (5 spp), Coleoptera (5 spp) e
234 Araneae (4 spp). Nos quadrantes as mais ricas foram: Coleoptera (5 spp), Diptera (3 spp) e
235 Collembola (3 spp). Foram observadas 4 espécies com caracteres troglomórficos pertencentes
236 as ordens Acari, Collembola, Coleoptera e Isopoda. Além dessas, foi encontrada uma espécie
237 troglóbia já descrita *Escolatrechus bolivianus* Mateu, 2002. Tais espécies foram encontradas
238 tanto nas áreas turísticas e não turísticas da caverna.

239 Os táxons mais ricos nos setores da área turística foram Coleoptera (4 spp.) e Diptera (4spp.) e
240 a riqueza total dessa área foi de 43 espécies. Nos setores da área não turística, as ordens mais
241 ricas foram Araneae (3spp.) e Coleoptera (3spp.), e a riqueza total foi de 36 espécies. Nos
242 quadrantes da área turística, as ordens mais ricas foram Diptera (3 spp.), Araneae (2 spp.) e
243 Coleoptera (2 spp.), e a riqueza total foi de 22 espécies, nos quadrantes das áreas não turísticas
244 as ordens Coleoptera (3 spp.), Collembola (2 spp.) e Araneae (2 spp.) foram mais ricas e a
245 riqueza total dessa área foi de 27 espécies.

246 A similaridade da fauna nos setores na área não turística variou de 13% à 55% e na área
247 turística foi de 7,69% à 33,33%. Os valores de similaridade da fauna nos quadrantes na área
248 não turística foram de 10% à 60%, e na área turística foi de 50% à 77,77%.

249 A composição de espécies diferiu entre as áreas turísticas e não turísticas nos quadrantes
250 (Global R: 0,284; p = 0,032) (Figura 6) e setores (Global R: 0,227 e p = 0,032) através do
251 ANOSIM.

252 A figura 7 mostra a dispersão entorno da média na composição da fauna para quadrantes e
253 setores entre as áreas turísticas e não turísticas de Umajalanta.



254

255

256

Figura 7. Escalonamento multidimensional métrico entre setores e quadrantes usando bootstrap e dispersão entorno da média (av) fauna em áreas turísticas (T) e não turísticas (NT) de Umajalanta.

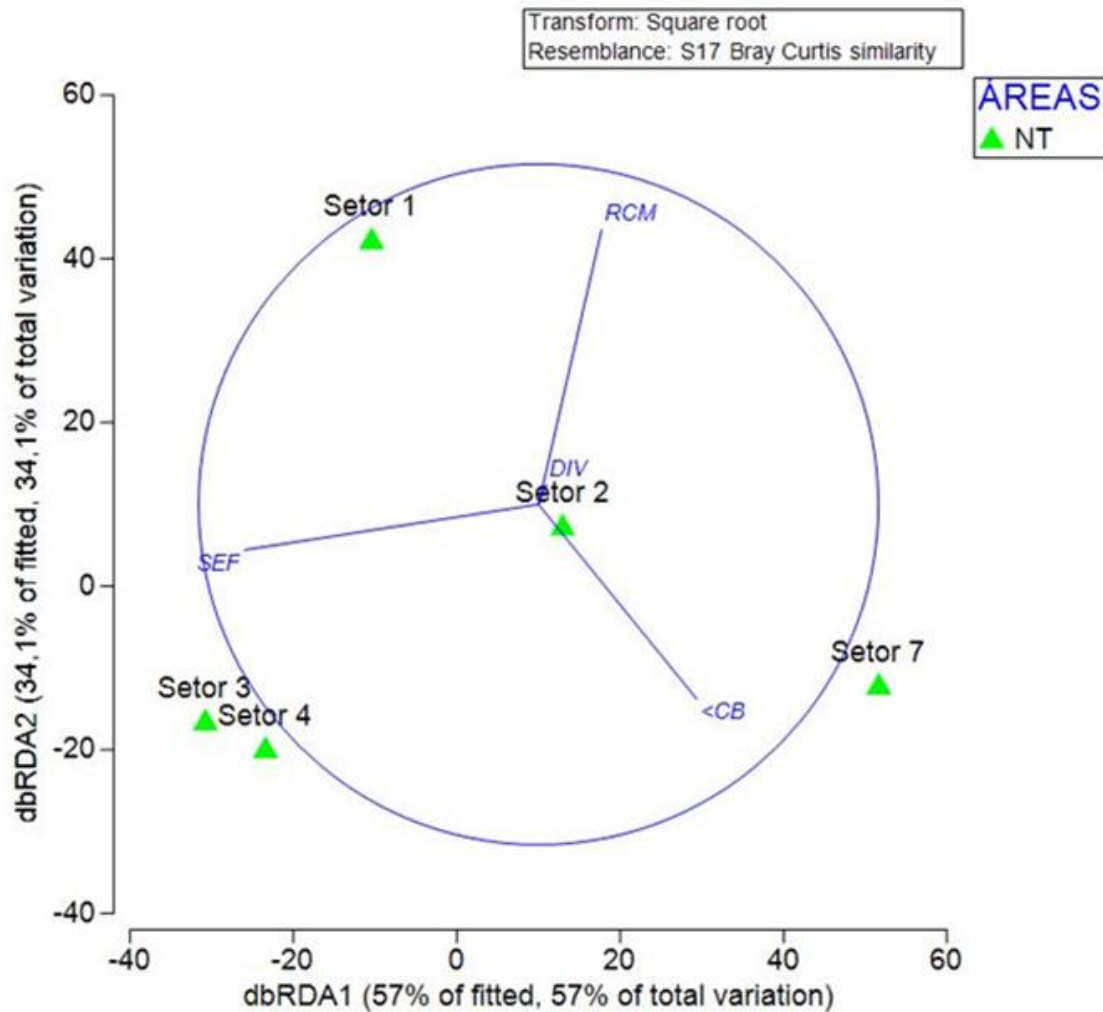
257 Os valores de dispersão obtidos no PERMDISP foram similares entre as áreas turísticas e não
258 turísticas. Quadrantes nas áreas não turísticas (média: 46 ± 5.14), áreas turísticas (média:
259 56 ± 2.80), setores nas áreas turísticas (média 54 ± 3.54) e setores nas áreas não turísticas (média
260 42 ± 4.20).

261 A riqueza de espécies não apresentou diferença significativa entre as áreas turísticas e não
262 turísticas nos quadrantes (KW-H(1;11) = 1.9276; p = 0.1650) e setores (KW-H(1;11) = 0.139; p
263 = 0.7093). Sendo a riqueza média foi maior nos setores da área turística com 7,15 spp (± 3.48),
264 enquanto a área não turística apresentou 7 spp (± 0.83). Porém, nos quadrantes, a maior riqueza
265 média foi observada na área não turística 5,2 spp (± 1.81), contra 3,6 spp (± 2.42) na área
266 turística.

267 *3.3 Influência das variáveis ambientais sobre a composição da fauna nas áreas turísticas e não* 268 *turísticas*

269 No teste marginal nos setores da área turística, a variável que melhor explicou a composição da
270 fauna foi rocha matriz (RCM – prop = 0,292; p = 0,019). Em relação aos quadrantes da parte
271 turística, a variável que melhor explicou foi espeleotema (ESP – prop = 0.396; p = 0.031). O
272 eixo um do modelo gráfico de análise de redundância baseada em distância (dbRDA) mostra
273 que estas variáveis do setor explicam 34,7% da variação total na composição da fauna, e as
274 variáveis do quadrante explicaram 17,7% da variação.

275 Na parte não turística de Umajalanta, as variáveis que melhor explicaram a composição da
276 fauna nos setores de acordo com o teste marginal, foram: sedimento fino (SEF - prop = 0,380; p
277 = 0,032), blocos <CB (<CB - prop = 0,423; p = 0,041), rocha matriz (RCM - prop = 0,402; p =
278 0,017) e diversidade de substrato (DIV - prop = 0,415; p = 0,027). Os eixos do gráfico
279 (dbRDA), mostra que estas variáveis explicaram 91% total na variação na composição (Figura
280 8). Nos quadrantes das áreas não turísticas, não houve variáveis significativas.

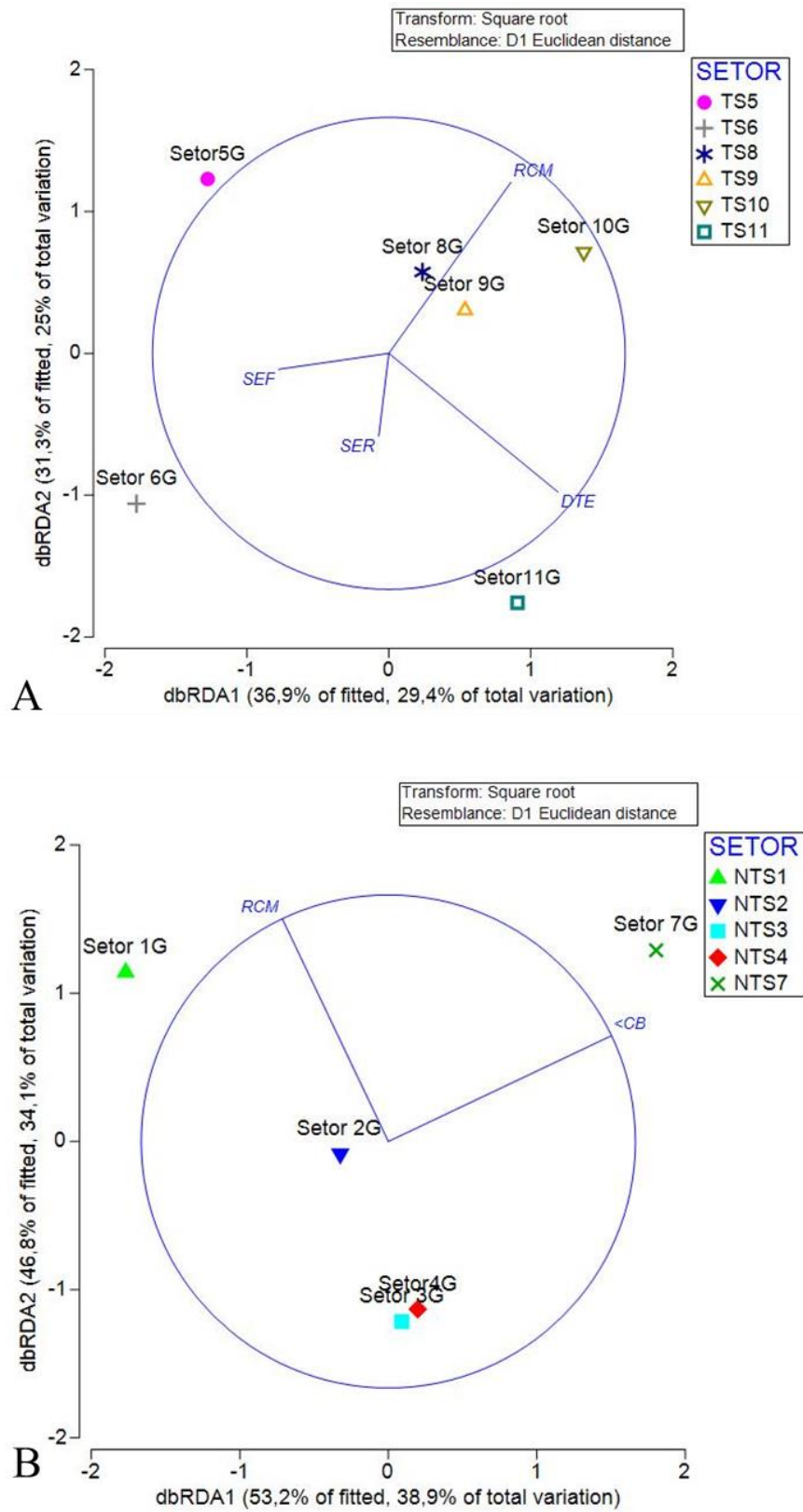


281

282 **Figura 8.** Análise de redundância baseada em distância (dbRDA) mostrando a influência dos componentes e
 283 diversidade de substrato na composição da fauna para setores nas áreas não turísticas de Umajalanta.

284 *3.4 Influência das variáveis ambientais sobre a riqueza da fauna nas áreas turísticas e não* 285 *turísticas*

286 As variáveis que mais influenciaram a riqueza nos setores das áreas turísticas, de acordo com o
 287 teste marginal indicaram serapilheira (SER - prop = 0,273, p = 0,021), sedimento fino (SEF –
 288 prop = 0,284, p = 0,021), rocha matriz (RCM – prop = 0,280, p = 0,009) e distância da entrada
 289 (DTE – prop = 0,267, p = 0,044). De acordo com os eixos do dbRDA estas variáveis
 290 explicaram 54,4% da variação da riqueza da fauna (Figura 9A).



291

292 **Figura 9.** Análise de redundância baseada em distância (dbRDA) mostrando a influência dos componentes e

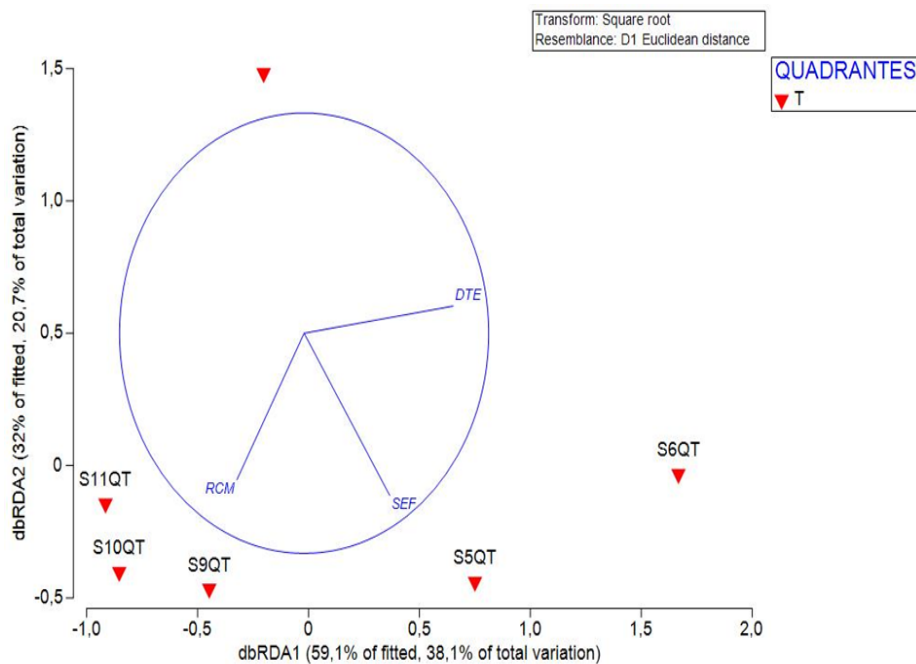
293 diversidade de substrato na riqueza da fauna para setores nas áreas turísticas (B) e não turísticas (A) de

294 Umajalanta.

295 As variáveis que mais influenciaram a riqueza nos quadrantes, nas áreas turísticas, de acordo
 296 com o teste marginal foram: sedimento fino (SEF – prop = 0,520, p = 0,017), rocha matriz
 297 (RCM – prop = 0,459, p = 0,031) e distância da entrada (DTE - prop = 0,547, p = 0,009). De
 298 acordo com os eixos do dbRDA estas variáveis explicaram 58,8% da variação da riqueza da
 299 fauna (Figura 10).

300 Nas áreas não turísticas, o marginal teste apontou blocos <CB (<CB – prop = 0,372, p = 0,023)
 301 e rocha matriz (RCM - prop = 0,343, p = 0,038). De acordo com os eixos do dbRDA estas
 302 variáveis explicaram 73% da variação da composição da fauna (Figura 9A).

303 Nos quadrantes das áreas não turísticas, o marginal teste indicou rocha matriz (RCM – prop =
 304 0,420, p = 0,041), De acordo com os eixos do dbRDA estas variáveis explicaram 42% da
 305 variação da composição da fauna (Figura 9B).



306

307 **Figura 10.** Análise de redundância baseada em distância (dbRDA) mostrando a influência dos componentes e
 308 diversidade de substrato na riqueza da fauna para quadrantes nas áreas turísticas de Umajalanta.

309 4. DISCUSSÃO

310 Estudos relacionados ao entendimento dos efeitos das atividades turísticas sobre a fauna de
 311 cavernas ainda são escassos, entretanto, se tornam cruciais no intuito de gerar dados que
 312 possam minimizar impactos e perdas mais severas a biodiversidade. Entender a dinâmica de
 313 distribuição da fauna em cavernas turísticas pode fornecer informações importantes para o

314 zoneamento ecológico e definição de rotas e limites de visitaç o (Hamilton-Smith 2004,
315 Romero 2009, Pellegrini & Ferreira 2012).

316

317 Apesar da  rea tur stica da caverna Umajalanta se mostrar mais homog nea nos componentes
318 de habitat e composi o da fauna em rela o a  rea n o tur stica (Figuras 6 e 7), n o foram
319 observadas diferen as significativas nos componentes de habitat e na diversidade de substrato
320 entre as duas  reas (Figuras 6 e 7).

321 Entretanto, as diferen as na composi o nos quadrantes e setores entre as duas  reas, e uma
322 menor similaridade da fauna nas unidades amostrais da  rea tur stica pode ser uma
323 consequ ncia do tr fego de pessoas, uma vez que os componentes macrosc picos do substrato
324 n o diferiram significativamente.

325 Os ambientes subterr neos s o caracterizados como oligotr ficos e geralmente possuem teias
326 tr ficas simplificadas em fun o da reduzida disponibilidade de recursos alimentares.
327 Entretanto, a movimentac o de turistas pode carrear recursos org nicos (na roupa e sola de
328 sapato), alterado a disponibilidade de recursos com possibilidade de atra o de fauna para estes
329 locais (Poulson & White 1989, Cigna 2012, Faile et al. 2015).

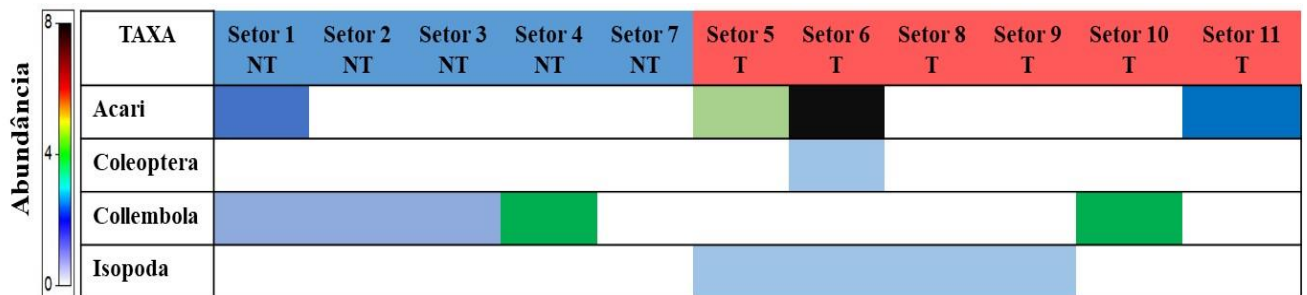
330 Al m disso, uma maior quantidade de guano foi encontrada na  rea n o tur stica, o que pode
331 indicar influ ncia indireta do turismo em col nias de morcegos. A presen a frequente de
332 pessoas pode afugentar os morcegos e reduzir deposi o de guano, fato j  relatado em alguns
333 outros estudos (Mann et al. 2002, Paksuz &  zkan 2012, Furey & Racey 2016). A fauna
334 associada ao guano de morcegos pode apresentar caracter sticos, e a sua presen a pode
335 contribuir em diferen as na composi o da fauna entre as duas  reas (Ferreira & Martins 1998,
336 Ferreira et al. 2000, Gnaspiri & Trajano 2000, Ferreira et al. 2007, Gnaspiri 2012).

337 Esse estudo tamb m mostrou que diferentes componentes do substrato exercem influ ncia na
338 composi o e riqueza da fauna nas  reas tur sticas e n o tur sticas.

339 Principalmente na  rea tur stica os elementos f sicos do habitat se mostraram mais importantes
340 na determina o da composi o (rocha matriz e espeleotemas) e riqueza da fauna
341 (serrapilheira, sedimentos finos, rocha matriz e dist ncia da entrada).

342 Segundo Pellegrini & Ferreira (2012), grupos de invertebrados que utilizam  reas mais
343 intensamente visitadas de caverna podem sofrer altera es na sua distribu o e serem mais
344 frequentes em locais afastados da  rea visitada. Assim,  reas livres da a o de turistas podem
345 funcionar como ref gio para as comunidades. Neste sentido, as  reas n o tur sticas podem
346 funcionar como ref gio e fonte de indiv duos, uma vez que se assemelham seus componentes

347 do substrato entre as áreas turísticas e não turísticas podem auxiliar na colonização das áreas
 348 turísticas. Entretanto, devemos considerar com cautela essa possibilidade uma vez que, o uso
 349 das diferentes áreas pela fauna pode ser dependente de capacidade de dispersão e exigências
 350 por microhabitats das diferentes espécies. Duas das quatro espécies troglomórficas da caverna
 351 só foram encontradas na área turística (Figura 11). Entretanto, estudos a longo prazo são
 352 necessários para determinar a dinâmica de distribuição e abundância dos táxons troglomórficos.
 353



354

355

356

357 **Figura 11.** Distribuição da abundância dos táxons que apresentaram caracteres troglomórficos nas áreas não
 358 turística (NT) e turística (T) da caverna Umajalanta. Acari (Rhagidiidae), Coleoptera (*Escolatrehus bolivianus*)
 359 Collembola (Entombrimorpha) e Isopoda.

360 Neste caso, é extremamente importante que estes substratos sejam evitados pelos turistas,
 361 minimizando possíveis danos a fauna. O pisoteio pelos turistas pode acarretar alterações no
 362 substrato e atropelamento de fauna, dentre outros. Além disto, deve se evitar construção de
 363 estruturas sobre pisos de rocha matriz ou espeleotemas. Construções de estruturas em locais
 364 comumente usados por invertebrados pode acarretar distúrbio quando as cavernas têm o solo
 365 composto de sedimento fino (Faile et al. 2015). Contrariamente, em cavernas que possuem
 366 rotas turísticas sobre blocos de rocha de diferentes tamanhos o pisoteio dos turistas pode não
 367 apresentar efeito negativo sobre a fauna (Faile et al. 2015).

368 O entendimento dos efeitos de alterações humanas sobre o ambiente de cavernas pode ser
 369 dificultado, quando não se tem um conhecimento das condições ambientais anteriores as
 370 atividades turísticas ou quando os parâmetros ambientais das cavernas são influenciados por
 371 flutuações naturais. Assim, sem base de estudo bem definida (antes da intervenção humana),
 372 não é fácil avaliar com precisão os impactos gerados nas cavernas. No entanto, muitos estudos
 373 têm obtido dados confiáveis sobre os impactos do turismo nas cavernas, mostrando que eles

374 podem ser significativos, mas variáveis (Hamilton-Smith 2004, Romero 2009, Pellegrini &
375 Ferreira 2012, Faile et al. 2015).

376 A maioria das cavernas abertas ao turismo apresenta alterações, não somente em função do
377 número excessivo de visitantes, mas também devido à falta de estudos sobre construções, rotas
378 de visitação e o número de pessoas que podem visitar sem efeitos negativos a fauna e ao
379 ambiente físico (Hamilton-Smith 2004, Romero 2009). O número excessivo de visitantes, deve-
380 se, normalmente ao fato que os responsáveis pelas cavernas são geralmente entidades
381 governamentais ou proprietários privados que visam ao lucro e/ou são pressionados política ou
382 socialmente a disponibilizar visitas ao maior número possível de pessoas. Assim, as
383 necessidades dos proprietários e visitantes, frequentemente se sobressaem sobre os atributos
384 físicos e biológicos das cavernas (Romero 2009).

385

386 **5. CONSIDERAÇÕES FINAIS**

387 Houve diferença na composição da fauna entre as duas áreas, essa pode ser devido as atividades
388 turísticas, que afetam a comunidade. Porém, há ausência de diferenciação significativa na
389 estrutura do habitat e na riqueza nos quadrantes e setores das áreas turísticas e não turísticas,
390 pode sugerir que essas atividades não estão afetando fortemente a comunidade de
391 invertebrados na caverna.

392 Assim, sugere-se a implantação de programas de gestão associado a um monitoramento da
393 fauna e tipos de substratos. Além disto, é importante que sejam definidas rotas de visitação
394 limitando o pisoteio, especialmente em locais onde as características do substrato sejam
395 importantes para a determinação da composição e riqueza da fauna, uma vez que Umajalanta
396 não possui nenhum monitoramento relacionado a fauna de invertebrados cavernícolas.

397 **REFERÊNCIAS**

398 Anderson M. J., Gorley R. N. & Clarke K. R. (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to
399 Software and Statistical Methods. Massey University, Albany Campus, Auckland: New
400 Zealand.

401 Bento, D. D. M., Ferreira, R. L., Prous, X., Souza-Silva, M., Bellini, B. C., & Vasconcellos, A.
402 (2016). Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil.
403 *Journal of Cave and Karst Studies*, 78(2), 61. DOI:10.4311/2015LSC0111.

- 404 Cigna, A. A. (2012). Show Caves. In *Encyclopedia of Caves* (Second Edition) (pp. 690-368
405 697). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-383832-2.00102-X>
- 406 Clarke, K. R., Gorley, R. N. (2006). PRIMER v6: User manual/tutorial: Plymouth. *Plymouth,*
407 *UK: Primer-E, Ltd.*
- 408 Clarke, K. R., Gorley, R. N., Somerfield, P. J., Warwick R. M. (2014). *Change in marine*
409 *communities: an approach to statistical analysis and interpretation.* Primer-E Ltd.
- 410 Culver, D. C., & Pipan, T. (2019). *The biology of caves and other subterranean habitats.*
411 Oxford University Press. 273p.
- 412 Faille, A., Bourdeau, C., & Deharveng, L. (2015). Weak impact of tourism activities on
413 biodiversity in a subterranean hotspot of endemism and its implications for the conservation of
414 cave fauna. *Insect Conservation and Diversity*, 8(3), 205-215.
- 415 Ferreira, R. L., & Martins, R. P. (1998). Diversity and Distribution of Spiders Associated with
416 Bat Guano Piles in Morrinho Cave (Bahia State, Brazil). *Diversity and Distributions*, 4(5/6),
417 235-241. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2999829>
- 418 Ferreira, R. L., Martins, R. P., & Prous, X. (2007). Structure of bat guano communities in a dry
419 Brazilian cave. *Tropical Zoology*, 20(1), 55-74.
- 420 Ferreira, R. L., Martins, R. P., & Yanega, D. (2000). Ecology of bat guano arthropod
421 communities in a Brazilian dry cave. *Ecotropica*, 6(2), 105-116.
- 422 Furey, N. M., & Racey, P. A. (2016). Conservation ecology of cave bats. In *Bats in the*
423 *Anthropocene: Conservation of bats in a changing world* (pp. 463-500). Springer, 407 Cham.
- 424 Garreaud, R. D. (2009). The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences*, 22, 3-11.
- 425 Gnaspini, P. (2012). Guano communities. In *Encyclopedia of Caves* (Second Edition) pp. 357-
426 364. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-383832-2.00050-5>
- 427 Gnaspini, P., & Trajano, E. (2000). Guano communities in tropical caves. *Ecosystems of the*
428 *World*, 251-268.
- 429 Hamilton-Smith E. (2004). Tourist Caves. In: Gunn, J. (Ed). - *Encyclopedia of Caves and Karst*
430 *Science.* Taylor and Francis Group, New York, London: 1554-1561.

- 431 Hughes, R. M., & Peck, D. V. (2008). Acquiring data for large aquatic resource surveys: the art
432 of compromise among science, logistics, and reality. *Journal of the North American*
433 *Benthological Society*, 27(4), 837-859. <https://doi.org/10.1899/08-028.1>.
- 434 Hurvich, C. M., & Tsai, C. L. (1989). Regression and time series model selection in small
435 samples. *Biometrika*, 76(2), 297-307.
- 436 Lobo, H. A. S. (2006). Caracterização dos impactos ambientais negativos do espeleoturismo e
437 suas possibilidades de manejo. *Seminário de Pesquisa em Turismo do* 438 *MERCOSUL*, 4, 1-
438 15.
- 439 Magurran A. E. (2011). *Medindo a diversidade biológica*. Curitiba, Editora UFPR.
- 440 Mammola, S., Cardoso, P., Culver, D. C., Deharveng, L., Ferreira, R. L., Fiser, C., Galassi, D.
441 M. P., Grielber, C., Halse, S., Humphreys, W. F., Isaia, M, Malard, F., Martinez, A., Moldovan,
442 O. T., Niemiller, M. L., Pavlek, M., Reboleira, A. S. P. S., Souza-Silva, M. Teeling, E. C.,
443 Wynne, J. J., & Zagnajster, M. (2019). Scientists' warning on the conservation of subterranean
444 ecosystems. *BioScience*, 641 – 650.
- 445 Mann, S. L., Steidl, R. J., & Dalton, V. M. (2002). Effects of cave tours on breeding *Myotis*
446 *velifer*. *The Journal of wildlife management*, 618-624. doi:10.2307/3803128
- 447 Oliver, I., & Beattie, A. J. (1996). Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case
448 study. *Conservation Biology*, 10(1), 99-109.
- 449 Paksuz, S., & Özkan, B. (2012). The protection of the bat community in the Dupnisa Cave
450 System, Turkey, following opening for tourism. *Oryx*, 46(1), 130-136.
451 <https://doi.org/10.1017/S0030605310001493>
- 452 Peck, D. V., Herlihy, A.T., Hill, B.H. (2006). Environmental Monitoring and Assessment
453 Program-Surface Waters Western Pilot Study: Field Operations Manual for Wadeable Streams.
454 EPA/620/R-06/003. *U.S. Environmental Protection Agency, Office of Research and*
455 *Development*, Washington, D.C.
- 456 Pellegrini, T. G., & Lopes Ferreira, R. (2012). Management in a neotropical show cave:
457 planning for invertebrates conservation. *International Journal of Speleology*, 41(2), 27.
458 <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.19>

- 459 Poulson, T. L., & White, W. B. (1969). The cave environment. *Science*.165 (3897), 971-981.
460 Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/1727057>
- 461 Rasband, W. S., Image, J., e US National Institutes of Health. (1997). “. *ImageJ64*,” *US*
462 *National Institutes of Health, Bethesda, MD*.
- 463 Richard, E., Fontúrbel Rada, F., & García Crispieri, G. (2006). Evaluación de objetivos de
464 conservación de áreas protegidas a partir del análisis del área de campeo y población mínima
465 viable de especies de félidos y cánidos. El Parque Nacional Torotoro (Potosí, Bolivia) como
466 ejemplo. *Ecología Aplicada*, 5(1-2), 101-110.
- 467 Romero, A. (2009). Cave conservation and management. In *Cave Biology: Life in Darkness*.
468 Ecology, Biodiversity and Conservation, pp. 182-208. Cambridge: Cambridge University
469 Press. doi:10.1017/CBO9780511596841.006
- 470 SERNAP (2000). Información técnica del Sistema Nacional de Areas Protegidas de Bolivia.
471 Ed. Plural, La Paz, Bolivia.
- 472 Sket, B. (2008). Can we agree on an ecological classification of subterranean animals?. *Journal*
473 *of Natural History*, 42(21-22), 1549-1563.
- 474 Souza-Silva, M. S., Martins, R. P., & Ferreira, R. L. (2011). Cave lithology determining the
475 structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Biodiversity and*
476 *Conservation*, 20(8), 1713-1729
- 477 Souza-Silva, M. S., Martins, R. P., & Ferreira, R. L. (2015). Cave conservation priority index
478 to adopt a rapid protection strategy: a case study in Brazilian Atlantic rain forest.
479 *Environmental management*, 55(2), 279-295.
- 480 Souza-Silva, M., & Ferreira, R. L. (2009). Caracterização ecológica de algumas cavernas do
481 Parque Nacional de Ubajara (Ceará) com considerações sobre o turismo nestas cavidades.
482 *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, 9(1).
- 483 Spate, A., & Spate, J. (2013). World-wide show cave visitor numbers over the recent
484 past. *ACKMA Cave and Karst Management in Australasia 2014*, 1, 57-69.
- 485 Sprent P., & Smeeton N. C. (2000). Applied nonparametric statistical methods. Chapman and
486 Hall/CRC, 480 pages.

- 487 Torrico, M. E., & Lara, R. (2000). Parque Nacional Torotoro: Una guía para su
488 interpretación. *ACT, Konrad Adenauer, LIDEMA, La Paz.*
- 489 Wynne, J. J., Howarth, F. G., Sommer, S., & Dickson, B. G. (2019). Fifty years of cave
490 arthropod sampling: techniques and best practices. *International Journal of Speleology*, 48(1),
491 4. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.1.2231>

492 APÊNDICE

493 Apêndice 1. Táxons encontrados na Caverna Umajalanta, Torotoro, Bolívia.

	SETOR 1		SETOR 2		SETOR 3		SETOR 4		SETOR 5		SETOR 6		SETOR 7		SETOR 8		SETOR 9		SETOR 10		SETOR 11	
	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q	S	Q
Acari																						
Rhsgidiidae sp1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	3	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Annelida																						
Aplotaxidae sp1	0	4	2	0	0	4	5	1	1	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Aplotaxidae sp2	0	0	0	0	3	0	1	3	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Araneae																						
Ctenidae sp2	0	8	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	3	0	0	0	0
Filistatidae sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Filistatidae sp2	1	0	3	0	6	0	4	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Filistatidae sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Sparassidae sp2	4	0	6	4	18	13	18	4	7	0	12	4	0	7	0	1	5	0	0	0	8	0
Uloboridae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Blattodea																						
Blattellidae sp1	1	2	1	0	3	1	0	0	0	0	5	6	0	1	9	0	1	3	0	0	0	0
Coleoptera																						
Carabidae sp1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carabidae sp2	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Escolatrechus bolivianus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hamotus</i> sp nov	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Staphylinidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Staphylinidae sp2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Collembola																						
Entomobryidae sp4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Entomobryomorpha sp2	1	0	0	1	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0

Isotomidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Diptera																						
Asteiidae sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Cecidomyiidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Culicidae sp20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mycetophilidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	14	4	8	8	10	0	3	0	7	3	0	1	1	0
Mycetophilidae sp2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psychodidae spx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tipulidae sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tipulidae sp4	0	0	0	0	1	0	1	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Hemiptera																						
lophopidae sp1	1	17	3	6	25	11	13	9	2	2	6	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sixiidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Isopoda																						
Isopoda sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Lepidoptera																						
Tineidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tineidae sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Opiliones																						
Gonyleptidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Psocoptera																						
Psyllipsocidae sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	6	0	1
Psyllipsocidae sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Quilopoda																						
Henicopidae sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0