



LAÍS FURTADO OLIVEIRA

**ÁFRICAS SUBTERRÂNEAS: EXPLORANDO A DIVERSIDADE
NOS AMBIENTES CAVERNÍCOLAS DO CONTINENTE
AFRICANO**

**LAVRAS – MG
2023**

LAÍS FURTADO OLIVEIRA

**ÁFRICAS SUBTERRÂNEAS: EXPLORANDO A DIVERSIDADE NOS
AMBIENTES CAVERNÍCOLAS DO CONTINENTE AFRICANO**

Tese 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 Naturais em Paisagens Fragmentadas e Agroecossistemas, para a obtenção do título de Doutora.

Prof. Dr. Marconi Souza Silva
Orientador

**LAVRAS – MG
2023**

**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.

Áfricas subterrâneas: explorando a diversidade nos ambientes
cavernícolas do continente africano / Laís Furtado Oliveira. - 2023.
126 p. : il.

Orientador(a): Marconi Souza Silva.

Coorientador(a): Rodrigo Lopes Ferreira.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. Biologia subterrânea. 2. Ecologia de comunidades. 3.
Invertebrados. I. Silva, Marconi Souza. II. Ferreira, Rodrigo Lopes.
III. Título.

LAÍS FURTADO OLIVEIRA

**ÁFRICAS SUBTERRÂNEAS: EXPLORANDO A DIVERSIDADE NOS AMBIENTES
CAVERNÍCOLAS DO CONTINENTE AFRICANO**

**SUBTERRANEAN AFRICA: EXPLORING DIVERSITY IN CAVERNOUS
ENVIRONMENTS OF THE AFRICAN CONTINENT**

Tese 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 Naturais em Paisagens Fragmentadas e Agroecossistemas, para a obtenção do título de Doutora.

APROVADA em 03 de Agosto de 2023.

Dr^a. Thais Giovannini Pellegrini, BioEspeleo Consultoria Ambiental Ltda.

Dr. Geraldo Andrade Carvalho, UFLA

Dr^a. Reuber Albuquerque Brandão, UFLA

Dr. Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor, UFLA

Prof. Dr. Marconi Souza Silva
Orientador

**LAVRAS – MG
2023**

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de enfatizar que esta tese não é apenas resultado do meu esforço individual, mas sim fruto da colaboração de muitas pessoas que foram fundamentais para tornar tudo isso possível. Desde aquelas que estiveram muito próximas de mim, como meus pais, até aquelas que nunca conheci pessoalmente, como os dedicados profissionais que trabalham incansavelmente em prol das políticas públicas educacionais, nas quais estive inserido ao longo de toda a minha vida.

Agradecer é um desafio, pois sei que nenhuma palavra que eu escreva poderá expressar completamente o verdadeiro sentimento de gratidão que tenho em meu coração, mas tentarei: em primeiro lugar, gostaria de expressar minha profunda gratidão aos meus pais. O amor, apoio e encorajamento que vocês me proporcionaram ao longo da minha vida foram essenciais para me tornar quem sou hoje. Vocês sempre acreditaram em mim e me incentivaram a perseguir meus sonhos com dedicação e empenho. Suas palavras gentis e compreensão nos momentos de tensão e estresse foram um alento que me impulsionou a seguir em frente. Além disso, o apoio financeiro que generosamente me concederam permitiu que eu me dedicasse integralmente aos estudos, sem precisar me preocupar com questões financeiras. Vocês são verdadeiramente meus heróis e exemplos de dedicação, força e amor incondicional.

Gostaria de dedicar um momento especial para expressar minha sincera gratidão ao meu irmão: Helder Furtado Oliveira "Felipe". Desde que você chegou na minha vida, meu coração bate mais forte, transbordando amor por uma criatura, como pode?! Você me faz querer ser uma pessoa melhor, e isso é verdadeiramente especial!

Agradeço a todas as instituições que tornaram possível a minha jornada acadêmica, desde o ensino infantil até a pós-graduação. Às minhas amadas escolas, Escola Professor Francisco Diniz, onde fui alfabetizado, e Escola Estadual Professor Fábregas, com os melhores professores excelentes, em especial à D. Maria, minha professora de Biologia, foi uma inspiração para mim me despertou uma paixão pela área, e sempre dizia: "nós não nos tornamos biólogos, nós nascemos biólogos".

Aos professores da graduação, sou imensamente grato pelas aulas enriquecedoras e emocionantes que me proporcionaram. Seus ensinamentos sobre os processos biológicos despertaram em mim uma profunda contemplação pela vida. Em especial, expresso minha gratidão à Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, bem como aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, pelo tempo dedicado à minha formação, pelo conhecimento compartilhado, pelas experiências

e aprendizados. Aos membros da minha banca de acompanhamento, por terem contribuído com esse trabalho ao longo de seu desenvolvimento. Agradeço também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), instituição que proporcionou o financiamento da minha bolsa e infraestrutura de apoio à pesquisa.

Ao meu muito mais que orientador, Marconi, e ao meu amigo Titó, que é um poço de paciência e generosidade, desejo expressar minha gratidão não apenas pelo apoio acadêmico, mas também por ser meu amigo, psicólogo, me proporcionar muitos momentos de risadas e reflexão. Obrigada por partilhar coisas tão preciosas comigo, como seu tempo, espaço e família. Fica aqui minha admiração por você e toda sua família que eu amo muito.

Ao meu coorientador, Rodrigo Lopes, também conhecido como Drops/Mestre, agradeço por ter me apresentado o fascinante mundo subterrâneo e suas criaturas incríveis. Sua paixão e entusiasmo por esse "universo" são contagiante e me tornaram uma pessoa mais forte. Obrigada por todas as oportunidades que jamais pensei em viver se não fosse pelo CEBS. Você é um exemplo que inspira todos nós. Agradeço também por sempre abrir as portas não só da sua sala, mas também da sua casa para mim.

À equipe de campo desta pesquisa, meu sincero agradecimento por todo o trabalho árduo e dedicação durante o processo de coleta de dados. Sem o comprometimento de cada um de vocês, esse projeto não teria sido possível. Em especial a Soumia, que foi nossa guia, tradutora e nos recebeu em Marrocos da melhor forma possível.

Aos amigos de laboratório, com quem compartilhei a vida e vivi muitos momentos de aprendizado, de risadas nos cafés, obrigado pelos conselhos e apoio nas horas difíceis. Em especial, algumas pessoas como meu Best, Paulo, você me mostrou a beleza das mudanças. Hoje sou apaixonada pela sua amizade. Você é um excelente amigo, grande cientista e vai longe...Muito obrigada por tudo, desde as análises aos copos de breja.

Vaca, Rafa, hahahah...uma das pessoas mais incríveis que já conheci, inteligente, cabra da montanha, melhor coração de todos e não consegue acompanhar as conversas do laboratório nem entende os memes, ahahah... Essa tese também é sua, muito obrigada pelas várias horas dedicadas a mim e a ela, mas também muito obrigada por sempre me ouvir.

Piiiiiiiiiiii um brilhante cientista, com o coração mais brilhante ainda, quem dera se metade do mundo fosse igual a ti, com certeza seria muito melhor. Obrigada por todos os momentos, por me fazer acreditar nas pessoas, sua companhia alegre os meus dias, e agradeço pelas horas dispostas a me ajudar.

Giovana, por ser minha referência de mulher na ciência, na vida. Você é artista, é cientista, é amiga, faz bolo. é tudo e sempre faz tudo com muito esmero. Obrigada demais pela

sua amizade, pela ajuda em tudo, em qualquer momento, vou levar isso pra sempre no meu coração. A Pri, outra amiga de coração gigantesco, sempre muito leve, muito preocupada e fazer tudo direito, tudo de melhor para os outros, você já faz Pri, simplesmente por ser você. Aos outros amigos de luta do CEBS... Pelos momentos de aprendizados, pelas risadas nos cafés, pelos conselhos e apoio nas horas difíceis. A Perna, minha companheira de vida, com muitos bons, muitas histórias e muitas coisas boas vividas e sempre me ajudando em tudo, obrigada Perna, você é incrível e uma amigona. 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 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. A Sassanha, Xucra, Pepa que também são minhas referências de mulheres na ciência.

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, tornando 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 descontraídas, todas são muito enriquecedoras. Obrigada por sempre me aturar nos melhores e piores momentos, você sempre me dá seu ombro para chorar e bolos para meu consolo. "Gracias a la vida que me hai dado tanto..." me deu você, te amo.

A família A-kabadas e suas formações, sou grata ao universo por ter juntado essas pessoas em um lar. ZÉS, muito obrigada por tornar meus dias mais tranquilos (ou não, rrsr). O crescimento pessoal que tive com vocês não tem preço. Queria agradecer em especial ao 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.

Por último, mas não menos importante, gostaria de agradecer a alguém muito especial que foi entrando no meu coração devagarinho e hoje domina ele por completo: Syro, o dono do meu coração. Mesmo sendo tão diferentes em personalidade, você tem sido uma presença tão significativa na minha vida, e isso é algo que me deixa profundamente grata. Mesmo com sua seriedade, você está ao meu lado, abraçando minhas loucuras, aceitando meu jeito extrovertido

de ser e cuidando das minhas crises existenciais. É realmente especial ter alguém como você, que me ama exatamente como sou, com todas as minhas peculiaridades e excentricidades. Você me ensinou a ver a beleza do amor nas diferenças, a apreciar os momentos de calma e reflexão, e me mostrou a importância da ponderação em meio à agitação do dia a dia. E queria ser metade do pesquisador que você é, rrsrsrs. Eu amo te amar.

Agradeço também a todas as outras pessoas que, direta ou indiretamente, contribuíram para o meu crescimento acadêmico e pessoal. Aos professores que compartilharam seus conhecimentos e paixão pelo ensino, aos colegas que trocaram experiências e ideias, aos amigos que me apoiaram nos momentos difíceis e comemoraram as vitórias ao meu lado, e a todas as figuras inspiradoras que cruzaram o meu caminho, deixando uma marca positiva em minha jornada.

Enfim, a todos vocês que de alguma forma estiveram presentes em minha trajetória, o meu mais profundo agradecimento. Esta conquista não seria possível sem cada um de vocês, e sou eternamente grato por fazerem parte da minha história. Que este agradecimento reflita o carinho e a gratidão que tenho em meu coração por cada pessoa que fez parte desta jornada. Muito obrigada!

RESUMO GERAL

Compreender a distribuição de espécies é fundamental para a conservação da biodiversidade, a proteção do meio ambiente e o desenvolvimento de estratégias adequadas para a coexistência entre seres humanos e o mundo natural. Ao compreender como as espécies estão distribuídas no espaço, podemos identificar áreas com alta diversidade biológica e, conseqüentemente, áreas de conservação prioritária. Isso ajuda a proteger habitats importantes e ecossistemas vitais para a sobrevivência de várias espécies. Essa distribuição nos ajuda a entender a interação entre diferentes espécies, suas adaptações ao ambiente e a forma como os ecossistemas funcionam como um todo, identificando fatores que influenciam a riqueza e composição das espécies. Alguns preditores desempenham um papel fundamental nessa distribuição em vários locais, como a heterogeneidade do habitat que promove a diversidade de espécies, em que cada espécie possui condições específicas de nicho, e a heterogeneidades permite a coexistência. No entanto, estudos que investigam as influências ambientais na dinâmica das comunidades cavernícolas são escassos, especialmente em algumas regiões, como em países africanos. Nesse sentido, compreender algumas dimensões do nicho ecológico que influenciam a composição e riqueza das espécies de invertebrados associados às cavernas africanas é o objetivo desta pesquisa, assim como realizar um levantamento da ocorrência de espécies troglóbias do continente. Descobrimos que a diversidade varia em diferentes escalas e ecorregiões. A composição e a riqueza das comunidades cavernícolas são afetadas por diversos fatores desde fenômenos superficiais regionais a locais. Observamos que a distância da entrada da caverna afeta a negativamente a riqueza de espécies, relacionada a variações de temperatura, umidade e disponibilidade de recursos. No entanto, essas relações não foram consistentes em todos os locais e escalas analisados. A heterogeneidade do habitat tem influência em certas escalas, destacando a importância da escala de amostragem. Além disso, fatores locais específicos também influenciam a diversidade biológica. Também descobrimos que a ocorrência de espécies troglóbias são afetadas por vieses relacionados a acessibilidade, o que pode ter conseqüências para conservação. Essas descobertas têm implicações para a conservação, enfatizando que cada lugar tem suas particularidades e há necessidade de identificar e proteger habitats críticos, promover a conectividade entre microhabitats e garantir recursos para a sobrevivência das espécies a longo prazo.

Palavras-chave: Cavernas. Invertebrados. Escalas. África. Lacunas.

ABSTRACT

Understanding the distribution of species is fundamental for biodiversity conservation, environmental protection, and the development of suitable strategies for coexistence between humans and the natural world. By comprehending how species are distributed in space, we can identify areas with high biological diversity and, consequently, prioritize them for conservation, safeguarding crucial habitats and ecosystems vital for the survival of various species. This distribution helps us understand the interactions among different species, their adaptations to the environment, and how ecosystems function as a whole, identifying factors influencing species richness and composition. Several predictors play a key role in this distribution across various locations, such as habitat heterogeneity, which promotes species diversity by allowing each species to occupy specific niches and coexist harmoniously. However, studies investigating the environmental influences on the dynamics of cave communities are scarce, especially in some regions like African countries. Therefore, understanding certain dimensions of the ecological niche influencing the composition and richness of invertebrate species associated with African caves is the goal of this research, as well as conducting a survey of troglobitic species occurrence on the continent. We found that diversity varies across different scales and ecoregions. The composition and richness of cave communities are affected by various factors, ranging from regional to local surface phenomena. We observed that the distance from the cave entrance negatively affects species richness, associated with variations in temperature, humidity, and resource availability. However, these relationships were not consistent in all locations and scales analyzed. Habitat heterogeneity has an influence at certain scales, highlighting the importance of the sampling scale. Additionally, specific local factors also influence biological diversity. We also discovered that the occurrence of troglobitic species is affected by biases related to accessibility, which can have implications for conservation. These findings underscore the importance of considering each location's unique characteristics and the need to identify and protect critical habitats, promote connectivity between microhabitats, and ensure resources for the long-term survival of species. In conclusion, understanding species distribution is crucial for effective conservation efforts, as it allows us to target conservation areas, protect vital habitats, and preserve the delicate balance of ecosystems.

Keywords: Caves. Invertebrates. Scales. Africa. Gaps.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1 - Far below elephants and rhinos: the role of regional and local predictors influencing invertebrate richness in african caves

Figura 1	32
Figura 2	33
Figura 3	34
Figura 4	41
Figura 5	42
Figura 6	44
Figura 7	46

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1 - Far below elephants and rhinos: the role of regional and local predictors influencing invertebrate richness in african caves

Table 1	35
Table 2	43
Table 3	44
Table 4	45

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 2 - Explorando os fatores estruturantes de comunidades de invertebrados em cavernas africanas: insights iniciais sobre a composição da fauna cavernícola

Figura 1	69
Figura 2	70
Figura 3	76
Figura 4	78
Figura 5	82
Figura 6	83

LISTA DE TABELAS

Capítulo 2 - Explorando os fatores estruturantes de comunidades de invertebrados em cavernas africanas: insights iniciais sobre a composição da fauna cavernícola

Tabela 1	79
Tabela 2	81
Tabela 3	81
Tabela 4	83
Tabela 5	84
Tabela 6	86
Tabela 7	87
Tabela 8	87
Tabela 9	88

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 3 - Duplamente invisíveis: lacunas de conhecimento na ocorrência de espécies troglóbias no continente africano

Figura 1	108
Figura 2	109
Figura 3	111
Figura 4	112
Figura 5	113
Figura 6	113

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE – INTRODUÇÃO GERAL.....	17
1 INTRODUÇÃO GERAL.....	18
2 REFERÊNCIAS.....	22
SEGUNDA PARTE – ARTIGOS.....	25
ARTIGO 1 – FAR BELOW ELEPHANTS AND RHINOS: THE ROLE OF REGIONAL AND LOCAL PREDICTORS INFLUENCING INVERTEBRATE RICHNESS IN AFRICAN CAVES.....	26
INTRODUCTION.....	28
METHODOLOGY.....	30
RESULTS.....	39
DISCUSSION.....	47
FINAL CONSIDERATIONS.....	53
REFERÊNCIAS.....	54
ARTIGO 2 – EXPLORANDO OS FATORES ESTRUTURANTES DE COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS EM CAVERNAS AFRICANAS: INSIGHTS INICIAIS SOBRE A COMPOSIÇÃO DA FAUNA CAVERNÍCOLA.....	63
INTRODUÇÃO.....	65
METODOLOGIA.....	67
RESULTADOS.....	75
DISCUSSÃO.....	88

CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	94
REFERÊNCIAS.....	95
ARTIGO 3 – DUPLAMENTE INVISÍVEIS: LACUNAS DE CONHECIMENTO NA OCORRÊNCIA DE ESPÉCIES TROGLÓBIAS NO CONTINENTE AFRICANO.....	102
INTRODUÇÃO.....	103
METODOLOGIA.....	105
RESULTADOS.....	107
DISCUSSÃO.....	114
REFERÊNCIAS.....	117
3 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	122

PRIMEIRA PARTE
INTRODUÇÃO GERAL

1 INTRODUÇÃO GERAL

O conhecimento da composição, distribuição e nicho ecológico das espécies é fundamental para a construção de hipóteses biogeográficas e macroecológicas e para subsidiar ações efetivas de conservação (Hortal et al., 2015). Investigar os padrões de distribuição de espécies é fundamental em ecologia (Scheiner e Willig, 2008). A distribuição das espécies pode revelar informações cruciais para o entendimento da organização e a dinâmica dos ecossistemas (Gaston e Blackburn, 2000). A análise de como as espécies estão distribuídas no espaço e tempo, permite identificar importantes processos ecológicos, tais como: áreas de alta biodiversidade (Myers et al., 2000), áreas de endemismo elevado (Lomolino et al., 2006), assim como, compreender fatores que influenciam a presença ou ausência de espécies em diferentes habitats (Guisan e Zimmermann, 2000; Magurran e McGill, 2011). Além disso, o estudo dos padrões de distribuição pode ser útil para melhor compreensão de algumas interações ecológicas, tais como, competição (Chesson, 2000), predação (Chase et al., 2002), bem como sobre os efeitos das mudanças ambientais (Parmesan e Yohe, 2003). Portanto, essas informações são essenciais para o manejo e a conservação da biodiversidade, auxiliando a identificação de áreas prioritárias para proteção (Margules e Pressey, 2000), previsão de possíveis impactos ambientais (Sala et al., 2000) e desenvolvimento de estratégias eficazes de locais de conservação e manejo sustentável dos ecossistemas (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

Várias hipóteses e teorias foram propostas para explicar a distribuição e riqueza da biodiversidade (Whittaker et al., 2001; Willig et al., 2003) como a teoria da produtividade (Gross et al., 2014), estabilidade climática histórica (Jansson e Dynesius, 2002), heterogeneidade de habitat (Magurran e McGill, 2011; Stein et al., 2014), gradiente latitudinal (Hawkins et al., 2007). Dentre as diversas teorias consideradas, a ideia de heterogeneidade do habitat destaca-se como um fator importante, em que a presença de uma variedade de habitats desempenha um papel fundamental na promoção da especiação, coexistência e persistência de diferentes espécies. Estudos como os de Kerr & Packer (1997), Schuldt et al. (2009, 2011) e Stein et al. (2014) evidenciam que as estruturas distintas do ambiente proporcionam oportunidades para que cada organismo explore de maneira única esses habitats. Essa concepção vai de encontro à teoria de nicho (Chase e Leibold, 2003), que sustenta a ideia de que cada espécie ocupa uma posição ecológica específica e se adapta a um conjunto particular de condições ambientais.

De acordo com Hutchinson (1957), o nicho é o espaço n-dimensional no qual as espécies conseguem viver e reproduzir. Ecólogos normalmente definem o nicho em termos dos fatores ambientais que são tolerados ou exigidos por indivíduos, populações ou espécies (Begon et al., 2006). Nesse sentido a teoria de nicho clássica implica que condições ambientais heterogêneas fornecem diversas formas de explorar os recursos, aumentando assim a diversidade de espécies (Tews et al., 2004). Deste modo diferentes espécies possuem diferentes formas de relacionar com o ambiente, sendo o nicho um dos mecanismos que promove a coexistência entre espécies por meio da diferenciação do uso do micro-habitat ocupado (Trontelj et al., 2012).

Ao analisar as interações entre os organismos e seu ambiente, é importante ressaltar que os fatores que influenciam a distribuição das espécies podem operar em diferentes escalas, desde escalas locais (Pearman et al., 2008) até escalas globais (Gaston e Blackburn, 2000). Considerar informações a nível de apenas uma escala pode levar à perda de informações importantes sobre os processos ecológicos subjacentes. Desta forma, em escalas globais, podemos obter uma visão ampla dos padrões de distribuição, incluindo gradientes latitudinais (Willig et al., 2003), diversidade de espécies (Field et al., 2009) e áreas prioritárias para conservação (Margules e Pressey, 2000). Em escalas regionais, podemos entender como a heterogeneidade ambiental (Stein et al., 2014), interações entre espécies (Chase et al., 2002) e processos históricos que moldam as comunidades em diferentes áreas geográficas (Jansson e Dynesius, 2002). Já em escalas locais, podemos explorar detalhes sobre micro-habitat (Kerr e Packer, 1997), conectividade e fatores locais (Schuldt et al., 2011), fornecendo uma compreensão mais refinada dos padrões de distribuição de espécies em locais específicos. Portanto, a análise de diferentes escalas é fundamental para uma compreensão completa dos padrões de distribuição de espécies e para o desenvolvimento de estratégias eficazes de conservação e manejo dos ecossistemas (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

Embora estudos que buscam entender a relação de heterogeneidade de habitat e alta diversidade de espécies estejam cada vez mais frequente na literatura (Tews et al., 2004), estudos que buscam entender a relação de heterogeneidade de habitat e alta diversidade com os padrões de distribuições de espécies em diferentes escalas e os mecanismos que influenciam nos habitats subterrâneos são escassos. Cavernas são ambientes subterrâneos, normalmente associados à sistemas cársticos (Culver e Pipan, 2009). Esses sistemas normalmente são formados através da dissolução química das rochas sedimentares (calcário e dolomito) pela ação da água, que abrem espaços nessas, originando as cavidades de forma natural (White, 1988; Culver e Pipan 2009). Possuem características marcantes como ausência permanente de

luz, temperatura tendendo à estabilidade (próxima da média anual da superfície), elevada umidade e oligotrofia (escassez de recursos tróficos) (Howarth, 1983). Tais características em comum, mesmo em diferentes regiões, fazem destes ambientes úteis para estudos em macro escala (Mammola et al., 2019), principalmente em regiões em que o meio externo apresenta alta heterogeneidade ambiental (Stein et al., 2014).

Devido à ausência de luz no interior dos ambientes subterrâneos (Venarsky e Huntsman, 2018), não há ocorrência de organismos fotossintetizantes, fazendo com que, grande parte dos alimentos encontrados dentro das cavernas sejam de origem alóctone (Culver e Pipan, 2009; Souza-Silva et al., 2011). Além disso, a temperatura no interior das cavidades naturais subterrâneas tende a se aproximar da média das temperaturas anuais externas (Culver e Pipan, 2009), e a umidade do ar apresenta taxas mais elevadas do que no ambiente épigeo (Hüppop, 2000), podendo inclusive atingir a saturação (Hüppop, 2000). Sendo essas condições cada vez mais marcantes à medida que ocorre o distanciamento das regiões de entrada em direção a locais mais isolados no interior das cavidades, onde o ambiente se torna climaticamente mais estável (Culver & Pipan, 2009).

Em razão dessas características singulares, condições e recursos disponíveis dentro das cavernas são mais limitados quando comparados ao ambiente épigeo (Kováč, 2019), abrigando uma restrita fauna adaptada a viver nestes ambientes (Prous et al., 2004). Desse modo, o conceito de nicho é importante para compreender a distribuição e a abundância de uma espécie, sua história, os recursos necessários, taxas de natalidade, mortalidade e migração, as relações intra e interespecíficas e os efeitos das condições ambientais (Ricklefs et al., 2003), também dentro das cavernas (Wynne et al., 2015).

Ainda em relação às características singulares dos habitats subterrâneos, mesmo sendo mais simplificados em relação aos ambientes da superfície, abrigam formas diversificadas e únicas de vida. Os organismos que colonizam as cavernas podem apresentar diferentes graus de dependência dos habitats subterrâneos (Sket, 2008). As espécies troglóbias são capazes de completar o ciclo de vida exclusivamente nestes ambientes (Culver e Pipan, 2019), enquanto espécies troglófilas são capazes de estabelecer populações tanto dentro quanto fora destes ambientes (Ruggiero e Marconi, 2010), e espécies troglóxenas utilizam os habitats subterrâneos apenas em algum período de seu ciclo de vida, estando associadas também aos ecossistemas da superfície são denominadas (Barr, 1968). Existem também as espécies acidentais, essas adentram as cavernas involuntariamente e não apresentam capacidade de sobrevivência a longo prazo em habitats subterrâneos (Barr, 1968; Sket, 2008; Trajano e Marcelo, 2017; Culver e Pipan, 2019).

No entanto, pesquisas que tentam entender as influências ambientais na dinâmica de toda comunidade como nas espécies troglóbias, troglófilas e troglóxenas ao mesmo tempo são escassos (Lunghi e Manenti, 2020). E diferentes táxons pode responder de maneiras diferentes, influenciando os resultados, limitando as conclusões, principalmente nos países do continente africano.

O continente africano apresenta uma grande variedade de características ambientais. Abrangendo desde vastas planícies, desertos áridos, savanas, florestas densas, montanhas, cordilheiras e extensas áreas costeiras (WMO, 2020). Essas diferentes paisagens são influenciadas por fatores como clima, geologia, topografia e ação humana (Simpson et al., 2022). O clima é apontado como um dos principais determinantes das características ambientais da África (Britannica, 2021). Esse continente é marcado por uma grande diversidade climática, com áreas tropicais quentes e úmidas no centro e oeste do continente, enquanto o norte é dominado pelo deserto do Saara e o sul apresenta climas mais temperados (Bhatasara et al., 2018).

A geologia e topografia também são fatores importantes que influenciam as características ambientais da África (Niang et al., 2008). A presença de cadeias montanhosas, como a Cordilheira do Atlas, a Cordilheira do Rift e as Montanhas Drakensberg, afeta o clima (Niang et al., 2008), e conseqüentemente a biodiversidade. As grandes bacias hidrográficas, como o rio Congo, o rio Nilo e o rio Zambeze, também influenciam o clima e a paisagem em suas margens (WMO, 2020).

Algumas pesquisas mostram que essas variáveis podem influenciar a composição, riqueza, comportamento de forrageio e distribuição especial das comunidades e populações cavernícolas, principalmente de acordo com eventos da superfície, como a sazonalidade e/ou fenômenos inesperados (Lavoie et. al., 2007; Pellegrini et. al., 2018). Uma vez que, mesmo que mais isolados, os ambientes subterrâneos sofrem influência dos impactos e fenômenos do meio epígeo. Além disso, vieses de conhecimento, como áreas mais acessíveis podem contribuir para um conhecimento desigual nesse continente tão extenso.

Nesse sentido, essa pesquisa busca compreender algumas dimensões do nicho (temperatura, umidade, recursos alimentares, disponibilidade de abrigo) que influenciam a composição e riqueza das espécies associadas às cavernas do continente africano. E fazer um levantamento da ocorrência de espécies troglóbias nesse continente.

2 REFERÊNCIAS

- BARR, T.C. **Ecological classification of cavernicolous animals.** National Speleological Society Bulletin, 30,71–4, 1968.
- BEGON, M., TOWNSEND, C.R., HARPER, J.L. **Ecology: from individuals to ecosystems.** Oxford: Blackwell Publishing, 2006.
- BEKIASHEV, K. A., & SEREBRIAKOV, V. V. **World Meteorological Organization (WMO).** In International Marine Organizations: Essays on Structure and Activities (pp. 540-552). Dordrecht: Springer Netherlands, 1981.
- BHATASARA, S., CHIKODZI, D., MUGABE, F.T., NHAMO, G., SIMANE, B.B., MUNISHI, P.K.T., et al. **Climate change and variability in Southern Africa: a review of impacts and adaptation strategies.** Em: Leal Filho, W., Nhamo, G., Belay Simane, B., Munishi, P.K.T., Musiyiwa, K., editors. Climate resilience in Africa: issues and opportunities for communities. Cham: Springer International Publishing; p. 3–32, 2018.
- BHATASARA, S., NYAMWANZA, A. **Sustainability: a missing dimension in climate change adaptation discourse in Africa?** Journal of Integrative Environmental Sciences, 15(1), 83-97, 2018.
- BOUYASSE, P., BUMBY, A.J., COMPSTON, W., LE GALL, B., ROBINEAU, B., ROUSSEL, J., et al. **Geological map of the world.** Paris: Commission for the Geological Map of the World, 2010. Disponível em: <http://www.ccgm.org/en/geological-map-of-the-world>. Acesso em 19 jan. 2022.
- BRITANNICA. Encyclopaedia Britannica: Africa: climate, 2021. Disponível em: <https://www.britannica.com/place/Africa/Climate>. Acesso em 19 jan. 2022.
- BRITANNICA. Encyclopaedia Britannica: Africa - Tropics, Air Masses, ITCZ, and Climate Regions, 2021. Disponível em: <https://www.britannica.com/place/Africa/Climate>. Acesso em 19 jan. 2022.
- CHASE, J.M., LEIBOLD, M.A., SHURIN, J.B., DOWNING, A.L. **The effects of productivity, herbivory and plant species turnover in grassland food webs.** Ecology, 81(9), 2485-2497, 2000.
- CHESSON, P. **Mechanisms of maintenance of species diversity.** Annual Review of Ecology and Systematics, 31,343–66, 2000.
- CULVER, D.C., PIPAN, T. **The biology of caves and other subterranean habitats.** Oxford: Oxford University Press, 2019.
- GASTON, K.J., BLACKBURN, T.M. **Pattern and process in macroecology.** Oxford: Blackwell Science, 2000.
- GUISAN, A., ZIMMERMANN, N.E. **Predictive habitat distribution models in ecology.** Ecological Modelling, 135,147–86, 2000.
- HAWKINS, B.A., ALBUQUERQUE, F.S., ARAÚJO, M.B., BECK J., BINI L.M., CABRERO-SAÑUDO, F.J., CASTRO-PARGA, I., DINIZ-FILHO, J.A.F., FERRER-CASTÁN, D., FIELD, R., GÓMEZ, J.F., HORTAL, J., KERR, J.T., KITCHING, I.J., LEÓN-CORTÉS, J.L., LOBO, J.M., MONTOYA, D., MORENO, J.C., OLALLA- TÁRRAGA, M.A., PAUSAS, J.G., QIAN, H., RAHBEK, C., RODRÍGUEZ, M.A., SANDERS, N.J., WILLIAMS, P. **A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial**

species richness gradients. *Ecology*, 88(8),1877–1888, 2007.

HOWARTH, F.G. **Ecology of cave arthropods.** *Annual Review of Entomology*, 28, 365–89, 1983.

HÜPPOP, K. **How do cave animals cope with the food scarcity in caves?** *In:* Wilkens, H., Culver, D.C., Humphreys, W.F. (eds) *Subterranean ecosystems. Ecosystems of the world*, vol 30. Elsevier, Amsterdam, pp 159–184, 2000.

HUTCHINSON, G.E. **Concluding remarks.** *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 22,415–27, 1957

JANSSON, R., & DYNESIUS, M. **The fate of clades in a world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution.** *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 741-777, 2002.

LOMOLINO, M.V., RIDDLE, B.R., WHITTAKER, R.J. **Biogeography.** Sunderland: Sinauer Associates, 2006.

LUNGI, E., MANENTI, R. **The importance of considering different life stages when planning conservation actions: the case of the Italian cave salamander (*Hydromantes italicus*).** *Amphibia-Reptilia*, 41,1–11, 2020.

MAGURRAN, A.E., MCGILL, B.J. **Biological diversity: frontiers in measurement and assessment.** Oxford: Oxford University Press, 2011.

MAMMOLA, S., ISAIA, M., DEBERNARDI, F., PIANO, E., JONES, A., BARBERIS, M., et al. **Ecological research in the anthropocene: perspectives from underground.** *Ecological Research*, 34,281–94, 2019.

MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A.B., KENT, J. **Biodiversity hotspots for conservation priorities.** *Nature*, 403, 853–8, 2000.

NIANG, I.; RUPPEL, O.C.; ABDRAHO, M.A.; ESSEL, A.; LENNARD, C.; PADGHAM, J.; URQUHART, P. **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects.** *In:* Barros, V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White. *Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press: Cambridge, UK; New York, NY, USA, 2014.

PEARMAN, P.B., GUIBAN, A., BROENNIMANN, O., RANDIN, C.F. **Niche dynamics in space and time.** *Trends in Ecology and Evolution*, 23149–58, 2008.

PROUS, X., FERREIRA, R.L., JACOBI, C.M. **The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave.** *International Journal of Speleology*, 44,177-189, 2015.

RUGGIERO, R., MARCONI, S. **The ecological classification of the subterranean environment: a brief history and a proposal for a new approach.** *Subterranean Biology*, 7,1–10, 2010.

SCHEINER, S.M., WILLIG, M.R. **A general theory of ecology.** *Theoretical Ecology*, 1,21–8, 2008.

SIMPSON, A.L., BHATASARA, S., BHATASARA, Z., CHIKODZI, D., MUGABE, F.T., NHAMO, G., et al. **Climate change and variability in Southern Africa: impacts, vulnerability, adaptation and mitigation.** *In:* Leal Filho, W., Nhamo, G., Belay Simane, B., Munishi, P.K.T., Musiyiwa, K., editors. *Climate resilience in Africa: issues and opportunities*

for communities. Cham: Springer International Publishing, 2022.

SKET, B. **Can we agree on an ecological classification of subterranean animals?** *Journal of Natural History*, 42, 1549–66, 2008.

SCHULDT, A., ASSMANN, T. **Environmental and historical effects on richness and endemism patterns of carabid beetles in the western Palaearctic.** *Ecography*, 32(5), 705–714, 2009.

SCHULDT, A., ASSMANN, T. **Padrões e pontos críticos da diversidade de besouros carabídeos no Paleártico: percepções de um táxon de invertebrados hiperdiverso.** Em *Hotspots de biodiversidade: distribuição e proteção de áreas prioritárias para conservação* (pp. 175-188). Berlim, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011.

WILLIG, M. R., KAUFMAN, D. M., & STEVENS, R. D. **Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis.** *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 273-309, 2003.

SEGUNDA PARTE
ARTIGOS

Far below elephants and rhinos: the role of regional and local predictors influencing invertebrate richness in African caves

Artigo elaborado de acordo com as normas da revista Biodiversity and Conservation

Lais de Oliveira Furtado^{1*}, Rodrigo Lopes Ferreira¹, Rafael Costa Cardoso¹, Marconi Souza-Silva¹

¹ - Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Departamento de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Naturais, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil. Av. Dr. Sylvio Menicucci, Caixa Postal 3037, CEP 37200-900.

* corresponding author: laiz_furtado@yahoo.com.br

Oliveira, LF ORCID identifier is 0000-0001-6747-35801 Rafael Costa Cardoso, RC ORCID 0000-0001-5597-6244 Ferreira, RL ORCID identifier is 0000-0003-3288-4405 Souza-Silva, M ORCID identifier is 0000-0002-3184-5319

Acknowledgments

We would like to extend our sincere gratitude to the researchers Grzegorz Kopij (Namibia), Gerhard Du Preez (South Africa), Mohammed Messouli, Soumia Moutaouakil, Hamid (Morocco), Laban Njoroge, Wanja M. Kinuthia, Lawrence Wagura (Kenya) for their invaluable assistance during field sampling and their guidance in locating and suggesting caves. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001. Rodrigo Lopes Ferreira would like to acknowledge the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for their support through research grant number 302925/2022-8. Special thanks go to Guilherme Prado (Pseudoscorpiones), Giovanna Monticelli Cardoso (Isopods), and Leopoldo Bernardi (Acari) for their valuable contributions in fauna identification and to Syro Lacerda for the geodata support. We would also like to express our appreciation for the financial support provided by VALE/SA. Lastly, we extend our heartfelt thanks to Paulo dos Santos Pompeu and Luiz Fernando Silva Magnago for their invaluable suggestions during the supervision of this thesis.

Far below elephants and rhinos: the role of regional and local predictors influencing invertebrate richness in African caves

Abstract

Caves are home to a diversity of unique species, mostly invertebrates. Several epigeal and hypogean factors influence species richness in these communities. Despite the ecological and evolutionary importance of caves, there are still gaps in our knowledge about the factors that influence these communities, constituting a challenge for their conservation and management. This study evaluated the determinants of invertebrate richness in caves at different scales and different regions of Africa and the relationship between richness and latitudinal gradient. Biotic and abiotic data were collected at 2 different scales, sectors (mesoscales) and quadrants (microscales) and we made generalized mixed linear models to investigate relationships with variables and linear models to investigate the latitudinal relationship both with richness as a response. Our findings highlight that invertebrate species richness is influenced by a number of spatial, physical, trophic, and climatic factors, which vary depending on the scale of analysis and ecoregion. At the continental level, patterns of wealth are mainly driven by the environmental characteristics of ecoregions, especially across sectors. However, the quadrant analysis revealed that, in addition to the ecoregional effect, certain intrinsic cave variables also play a significant role in richness patterns. Furthermore, on the continental scale, the negative effect of latitude is a notable factor influencing richness in these caves. This study underscores the complexity of factors influencing species richness in caves and emphasizes the importance of considering different scales of analysis and cave-specific attributes when investigating invertebrate diversity in these unique environments.

Palavras-chave: caves, invertebrate richness, Africa, eco-regions.

Introduction

Macroecology faces significant challenges in its quest to understand and explain biodiversity patterns (Gaston and Blackburn 2000; Beck et al. 2012). While we have reasonable knowledge about the factors influencing biodiversity, most macroecological studies focus only on certain groups of organisms, with a tendency to prioritize large-scale analyses (Diniz-Filho et al. 2010; Beck et al. 2012; Medina et al. 2014). However, it is crucial to acknowledge that the relative significance of biodiversity drivers can vary depending on the organisms, habitats, or scales under consideration (Whittaker et al. 2001; Field et al. 2009; Powney et al. 2010; Beck et al. 2012; Stein et al. 2014). This variability can be attributed to dissimilarities in the ecology and evolutionary processes of each group, as well as the influence of specific factors within the local environment.

Thus, a diverse array of biotic and abiotic factors can exert influence on species richness within a biological community. These factors play a vital role in determining the composition and species richness observed in biological communities (Hutchinson 1959, Simberloff 2004, Colorado Zuluaga 2015, Menezes et al. 2016). Apart from evolutionary history and geographic isolation, which promote speciation and local richness, the availability of food resources, habitat heterogeneity, habitat stability, ecological interactions, and disturbances are pivotal in shaping the structure of natural biological communities (Tilman 1982; Whittaker e Niering 1965; Lawton 1996; MacArthur e Levins 1967; Simberloff 2004).

While caves are often regarded as simplified and stable environments in comparison to surface habitats, they can also exhibit complexity and high species richness (Culver e Pipan 2019; Gibert e Deharveng 2002; Ferreira et al. 2023). These subterranean ecosystems offer a diverse array of microhabitats, creating a gradient of conditions and resource availability that shape the spatial and temporal patterns of fauna (Bento et al. 2016; Lunghi et al. 2017; Culver e Pipan 2019; Souza-Silva et al. 2021).

Invertebrates comprise the main components of cave biological communities, forming heterogeneous assemblages whose structure is influenced by both external landscape factors and intrinsic cave characteristics. Among external factors, we can mention surrounding vegetation, geographic location, altitude, lithology, climate, among others. On the other hand, endogenous factors include cave size and volume, availability of organic resources, presence of water bodies, number of entrances, among others (Deharveng et al. 2009; Souza-Silva et al. 2011; Simões et al. 2015; Bregović and Zagamajster 2016; Delić et al. 2016; Souza-Silva et al. 2020).

Invertebrate species found in caves display a diverse range of morphological, physiological, and behavioral adaptations that play a critical role in their spatial distribution and ecological interactions within these unique environments (Griffith and Poulson 1993, Howarth 1993, Sket 2008, Culver and Pipan 2019, Fišer et al. 2012). Highly specialized species adapted to cave environments (trogllobites) are typically found in areas characterized by stable temperature and humidity conditions, as well as in structurally homogeneous areas with limited food resources (Mammola et al. 2015; Delić et al. 2016; Francois et al. 2016; Mammola et al. 2017; Kozel et al. 2019; Pacheco et al. 2020; Nicolosi et al. 2021; Souza-Silva et al. 2021). However, not all species associated with caves exhibit the same level of specialization. Troglophiles and troglonexes are capable of occupying different regions of the subterranean environment, ranging from cave entrances to deeper areas (Peck 1976, Eberhard 2001, Ferreira and Martins 2001; Prous et al. 2004; Tobin et al. 2013; Mammola et al. 2015; Lunghi and Manenti 2020; Souza-Silva et al. 2021).

These species have the ability to thrive in a variety of conditions and exploit different microhabitats within caves, utilizing distinct food resources (Howarth 1983; Ferreira e Martins 1999; Prous et al. 2015; Smrž et al. 2015). This adaptability allows them to be flexible in their habitat requirements and nutritional needs, enabling them to survive and flourish across a wide range of conditions, from moist to drier areas, and from illuminated regions to aphotic zones (Prous et al. 2015; Francois et al. 2016; Pellegrini and Ferreira 2016; Lunghi and Manenti 2020; Pacheco et al. 2020; Kozel et al. 2023).

Despite the ecological and evolutionary importance of cave environments for both invertebrates and vertebrates, these habitats still lack comprehensive studies and a profound understanding of community structure (Deharveng et al. 2009; Mammola, 2019). This knowledge gap presents a challenge for the conservation, management, and preservation of these complex and increasingly threatened environments (Mammola, 2019; Mammola et al. 2020; Bento et al. 2021; Ferreira et al. 2022; Abrantes et al. 2023). It is particularly crucial to understand the patterns of species richness distribution in caves and the environmental factors driving them in regions that are still poorly explored, such as Africa (Sharratt et al. 2000; Deharveng and Bedos 2018; Culver and Pipan, 2019; Ferreira et al. 2020; Du Preez et al. 2017; Du Preez et al. 2023). Despite the abundant biodiversity found in surface habitats in many African countries, subterranean ecosystems remain largely unexplored, underscoring the urgent need for research to gain a deeper understanding of the ecology of these habitats (Zagmajster et al. 2018; Culver and Pipan 2019; Mammola 2019; Mammola et al. 2020).

Understanding patterns of species richness and the environmental factors that shape

biological communities in subterranean ecosystems is essential for supporting conservation strategies, including the identification of priority areas with high biological diversity. This knowledge contributes to the establishment of protected areas, the monitoring and assessment of biodiversity over time, and aids in reducing and mitigating natural and human impacts, such as those resulting from deforestation, mining, and tourism (Assmann et al. 2010; Zagnajster et al. 2018; Culver and Pipan 2019). Moreover, the physical, trophic, and microclimatic characterization of subterranean habitats facilitates the identification of relevant environmental elements for the structuring of subterranean biological communities, thereby contributing to their conservation (Pellegrini and Ferreira 2016; Pacheco et al. 2020; Nicolosi et al. 2021; Souza-Silva et al. 2021; Cardoso et al. 2022; Furtado Oliveira et al. 2022; Kemppinen et al. 2023).

In this perspective, this study aimed to: I) assess determining factors of cave invertebrate richness at different scales and in distinct eco-regions of the African continent, and II) evaluate latitudinal variations in cave invertebrate species richness across the African continent. To accomplish these goals, we formulated the following hypotheses: *i*) even in different eco-regions and at different scales, richness will be influenced by variables linked to habitat heterogeneity due to their direct influence on the availability of microhabitats and *ii*) changes in environmental factors relative to distance from the equator will negatively affect species richness in caves, primarily due to reduced productivity and habitat heterogeneity.

Methodology

Study area

Invertebrate sampling and collection of environmental variables were conducted in caves distributed across 10 eco-regions spanning four countries in the African continent (<https://ecoregions.appspot.com/>): South Africa, Morocco, Namibia, and Kenya (Figures 1 and 2). In South Africa, sampling was conducted in October 2019, specifically in limestone caves situated within the “*Highveld grasslands*” eco-region, at altitudes ranging from 1477 to 1555 meters. These caves experienced an average annual temperature of 16°C and an average annual precipitation ranging from 625 to 711 mm. The climate in these regions is classified as subtropical humid, characterized by dry winters and a semi-arid Köppen-Geiger classification. In Morocco, sampling was carried out between February and March 2020 in caves located in various regions of the country, within three eco-regions: “*Mediterranean acacia-*

argania dry woodlands and succulent thickets”, “*Mediterranean dry woodlands and steppe*”, and “*Mediterranean woodlands and forests*”. The sampling sites exhibited temperatures ranging from 12°C to 18°C and precipitation ranging from 168 to 424 mm. The climate in these regions is characterized by Mediterranean conditions, including hot summers, cold semi-arid conditions, and hot arid climates according to the Köppen-Geiger classification.

In Namibia, sampling was carried out in November 2018 in the Karstveld region, characterized by limestone and dolomite formations. The climate in this region is classified as hot semi-arid and hot arid according to the Köppen-Geiger classification. The average annual temperature ranges from 19.3°C to 21.25°C, and the precipitation ranges from 1303 to 1577 mm. The caves are situated within the eco-regions of “*Angolan Mopane woodlands*” and “*Kalahari xeric savanna*”.

In Kenya, sampling was conducted in January 2020 in limestone caves and two volcanic caves situated in various eco-regions, namely the “*Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets*”, “*Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic*”, “*East African montane forests*”, and “*East African mangroves*”. These regions are characterized by a tropical and hot semi-arid climate according to the Köppen-Geiger classification, exhibiting variations in temperature and precipitation.

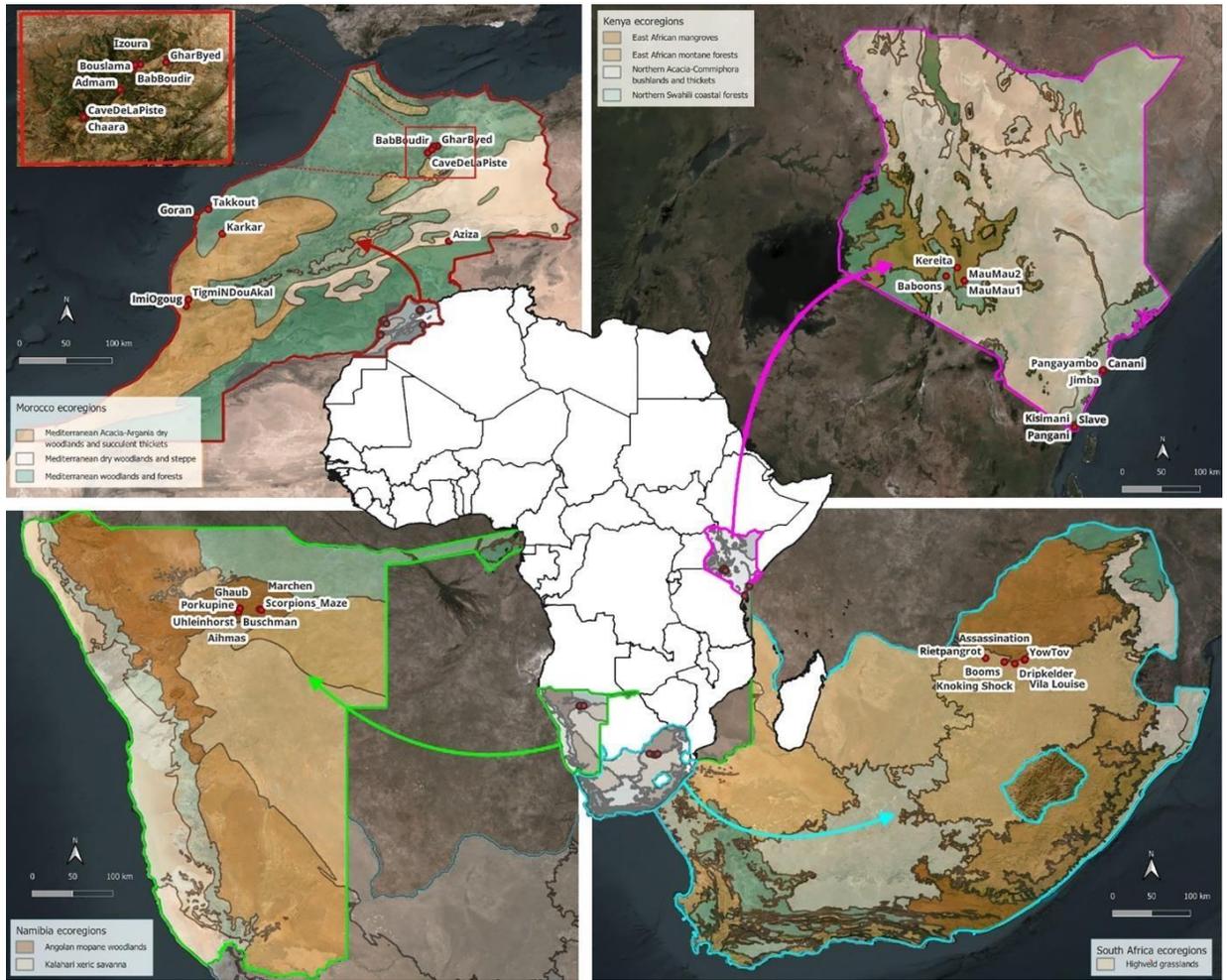


Figure 1. Location of the study areas (red dots) in the African continent within distinct eco- regions situated within the borders of the countries: Morocco, Kenya, Namibia, and South Africa.



Figure 2: The phytophysionomies of the ecoregions in the study areas adjacent to the surveyed caves are as follows: A to C in Morocco: (A) Mediterranean dry acacia-argania forests and succulent thickets (Imi Ogoug Cave), (B) Mediterranean forests and forests (Ghar Byed Cave), (C) Mediterranean dry woods and steppe (Aziza Cave). In South Africa, (D) caves are located in the Highveld grasslands. In

Namibia caves are located in the (E) Kalahari Xeric Savannah and (F) Angolan Mopane Forests (Ghaub Cave) ecoregions. Moving to Kenya the ecoregions are (G) Northern Acacia-Commiphora Woodlands and Woodlands (Baboon Cave), (H) Zanzibar-Inhambane Northern Coastal Forest Mosaic (Jimba Cave), (I) East African mangroves (Pangani Cave) and (J) East African mountain forests (Kereita Cave).

Sampling design

Biotic and abiotic data sampling was carried out at both the mesoscale (sectors) and microscale (quadrants) on the cave floors during a single visit to each cave. The sampling design involved dividing the cave floor into discrete sectors, each measuring 10x3 meters. Within each sector, three 1m² quadrants were established: two positioned at the ends and one located in the center (Figure 3). The number of sectors and quadrants assigned in each cave varied based on the size and dimensions of the respective cave (Table 1).

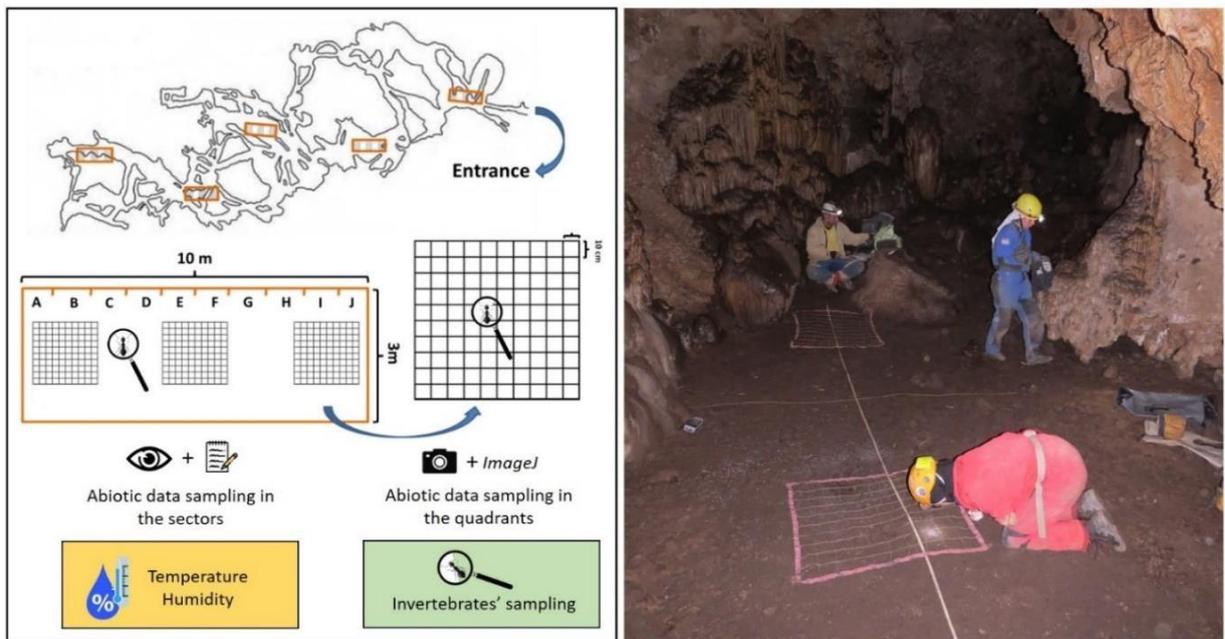


Figure 3. Schematic model of the biotic and abiotic data sampling methodology on the cave floor used in sectors (3x10m) and quadrants (1x1m).

Table 1. Distribution of caves and number of sampling units. Eco-region: *Highveld grasslands* (HG), *Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets* (MADW), *Mediterranean dry woodlands and steppe* (MDWS), *Mediterranean woodlands and forests* (MWF), *Angolan Mopane woodlands* (AMW), *Kalahari xeric savanna* (KXS), *Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets* (NACT), *Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic* (NZIC), *East african montane forests* (EAMF), *East african mangroves* (EAM). Sectors (SEC), quadrants (QUAD).

Country	ECO-REGION	CAVE	SEC	QUAD
South Africa	HG	Assassination	1	1
		Booms	3	8
		Dripkelder	3	9
		KnokingShocK	1	1
		Rietpangrot	2	5
		VilaLouise	2	4
		YowTov	1	3
Morocco	MADW	ImiOgoug	2	6
		Karkar	3	7
		TigmiNDouAkai	3	7
	MWF	Admam	1	3
		Bouslama	2	4
		BabBoudir	1	3
		Chaara	3	5
		De La Piste	1	2
		GharByed	1	3
		Goran	3	8
		Izoura	1	3
Takkout	1	2		
MDWS	Aziza	4	7	
Namibia	AMW	Aigmas	2	6
		Bushman	1	1
		Uhleinharst	3	7
		Marchen	3	5
		Porkspine	3	9
	KXS	Scorpions Maze	2	6
		Ghaub	11	12
Kenya	EAM	Kisimani	2	6
		Pangani	1	3
		Pangayambo	1	3
		Slave	1	3
	EAMF	Kereita	1	3
	NACT	MauMau1	1	3
		MauMau2	1	3
		Baboons	2	5
	NZIC	Canani	1	3
		Jimba	1	3
Total			76	172

Invertebrate sampling and identification

The survey of invertebrates was conducted using active visual search and manual collection techniques, following the methods described by Wyanne et al. (2019), utilizing tweezers and brushes. The sampling of invertebrates followed a sequential approach, starting with the quadrants and then expanding to the corresponding sectors. To ensure comprehensive coverage, three collectors participated in the sampling process, and sampling efforts continued until all invertebrates were accounted for. The time required for searching varied among sampling units due to the structural differences in various areas of the cave, such as the presence or absence of rocks, crevices, and ledges (Harratt et al. 2000; Souza-Silva et al. 2021).

The collected specimens were carefully preserved in vials containing a 70% ethanol. Subsequently, they underwent sorting procedures under a stereomicroscope at the Center for Studies in Subterranean Biology (CEBS) at the Federal University of Lavras (UFLA). The specimens were then identified to the lowest possible taxonomic level using identification keys and categorized into distinct morphotypes following the methodology of Oliver and Beattie (1996). The identification of potentially troglobitic species involved assessing the presence of troglomorphic traits, such as reduced or absent eyes, depigmentation, and elongated appendages, as described by Christiansen (1962). Additionally, the expertise of taxonomic specialists in various taxa was sought to aid in the recognition of specific troglomorphic characteristics (the contributions of these specialists are acknowledged). Finally, the specimens were deposited in the Collection of Subterranean Invertebrates of Lavras (ISLA), from the Center for Studies in Subterranean Biology at the Federal University of Lavras (www.biologiasubterranea.com.br).

Environmental variables assessment

Temperature and air humidity measurements were taken in each sector using a thermo-hygrometer placed near the cave floor. The device was allowed to stabilize for approximately 15 minutes in each sector to ensure accurate readings. Each sector was further divided into 10 one-meter sections, and the percentage of different substrates and resources (such as guano, animal and plant debris, fine sediment, gravel, blocks, speleothems, among others) was visually estimated in each sector, following the methodology described by Souza-Silva et al. (2021). It is important to note that the same researcher conducted the characterization of all transects to minimize observer error.

The proportions of each substrate were calculated, in the laboratory, by summing the direct measurements from each session, and the average substrate coverage was determined for

the entire sector. At the microscale, digital photographs of each quadrant (4000 x 3000 pixels) were taken in the field, at the researcher's chest height, using a Canon Powershot SX60HS camera positioned as close as possible to a 90° angle. These photographs were later analyzed using *ImageJ 1.53K* software to characterize and measure the present substrates.

Habitat traits surveyed in each sampling scale

According to the methodology proposed by Souza-Silva et al. (2021), we classified the physical, trophic, and microclimatic characteristics (environmental variables) of the sectors and quadrants into various classes. These classes include Guano (GA), Feces (FC), Carcass (CRC), Roots (RT), Leaf litter (LFL - accumulation of leaves > 10mm), Plant debris (PD<10mm), Thin branch (TB - 11 to 30mm width), Medium branch (MBC - 31 to 50mm width), Thick branch (TB - 65 to 250mm width), Logs (LG - >250mm width -), Termite mounds (TM), Stream (ST), Water pools (WP), Water dripping (DP), Cryptogams (CR) (Bryophytes, ferns), Phanerogams (PHA) (Monocots or dicots), Algae (AL), Biofilm (BF), Actinomycetes (ACT), Basidiomycetes (BAS), Filamentous fungi (FF), Other type of organic substrate (OTO), Smooth rock (SR), Rough rock (RR), Concrete-like floor (CF), Large boulder (LB - 1000 to 4000mm), Medium boulder (MBD - 500 - 1000), Small boulder (SBD - 250 - 500), Cobblestone (CB - 64 to 250mm), Coarse gravel (CG - 16 to 64mm), Fine gravel (FG - 2 to 16mm), Sand (SND - 0.06 to 2mm), Silt/Clay/Mud (SCM), Hardpan (HP - Firm clay, Consolidated, Fine substrate, Compacted), Speleothems (SP), and Distance from the entrance (DFE) (Appendix 1). To determine the distances between each transect and the cave entrance, we either plotted the position of each transect on the cave map or used a laser tape measure to directly measure these distances (in cases where a cave map was unavailable). This allowed for a quantitative assessment of the spatial proximity of each transect to the nearest entrance.

Data analysis

Richness and abundance values were recorded separately for different sampling scales (sectors and quadrants). The species sampled in the quadrants were aggregated with the fauna of their respective sectors. Non-parametric Kruskal-Wallis tests were employed to examine potential differences in average species richness among the 10 eco-regions. The normality of the data was assessed using the Shapiro-Wilk test. Subsequently, the Dwass-Steel-Critchlow-Fligner test (a non-parametric post hoc test) was conducted following the Kruskal-Wallis test to identify significant differences between groups.

Influence of environmental variables on species richness

We employed Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) to examine the impact of intrinsic physical, trophic, and climatic characteristics of the caves on species richness at both the sector and quadrant scales. The normality of the residuals of the response variables were taken into consideration in the analysis.

To analyze the impact of variables on species richness, we constructed models that incorporated all sampling units from different eco-regions, as well as separate models for each eco-region. In the sector-level models, we included eco-region and cave as random factors, while in the quadrant-level models, we added eco-region, cave, and sector as random factors (Bolker et al, 2009). For the within-eco-region analyses, we used cave as the random factor in the sector-level models and cave and sector as random factors in the quadrant-level models (Bolker et al, 2009). Species richness served as the response variable at both scales. These models were developed using the Poisson family, and the normality assumption was assessed by examining residuals through Normal Q-Q plots and histograms (Crawley, 2007; Bates et al. 2014). The constructed models were categorized into two groups: models including all sampled caves and models specific to the eco-region of each cave, applied to both sectors and quadrants. To construct the models, we initially conducted a Principal Component Analysis (PCA) to identify the variables with the highest variation, which were then used in the model construction (considering the first two axis scores). Subsequently, we performed a Spearman correlation test using the 'chart.correlation' function from the PerformanceAnalytics package (Peterson and Carl, 2020). Variables with correlation values exceeding 70% ($r \geq 0.7$) were excluded from the models (Schober et al. 2018). Additionally, we assessed variance inflation factors (VIF) to account for collinearity. Predictors with VIF values exceeding 3 were removed from the models and the analyses were re-run. During the model iterations, variables with higher p-values and no statistical significance were sequentially eliminated until the final model included only significant variables. Pseudo-adjusted R² values were calculated using the 'r.squaredGLMM' and 'r.squaredLR' functions from the MuMIn package (Bartoń, 2022). The GLMM analyses were conducted using the R software (R core team, 2022).

Influence of habitat heterogeneity on species richness

To assess habitat heterogeneity, we employed the Shannon index (Buttigieg e Ramette, 2014). We categorized habitat heterogeneity into three groups based on the diversity of sampled substrates: Diversity of all substrates (DSUB), Diversity of shelters only (DSHT), and Diversity of organic resources only (DRES). DSUB encompassed the following

substrates: GA, FC, CRC, RT, PD, TNB, MBC, TCB, TM, WP, DP, PHA, ACT, BAS, OTO, SR, RR, CF, LB, MBD, SBD, CBD, CG, FG, SND, SCM, HP, SP, OTI. DSHT included substrates that provided space and shelter for invertebrates: LFL, PD, TNB, MBC, TCB, LB, MBD, SBD, CBD, CG, FG and HP. Lastly, DRES consisted solely of organic substrates: GA, FC, CRC, RT, FOL, PD, PHA, ACT, BAS e OTO. The diversity values for each category were calculated using the Shannon-Weaver Index (Buttigieg e Ramette, 2014) through Primer 7 software with Permanova expansion (<https://www.primer-e.com/our-software/primer-version-7>).

In addition to measuring heterogeneity, we also collected data on Shelter Availability (SHTA) and Resource Availability (RESA). The variables associated with Shelter Availability included: PD, TNB, MBC, TCB, LB, MBD, SBD, CBD, CG, FG, and HP. On the other hand, the variables related to resource availability were: GA, FC, CRC, RT, PD, PHA, ACT, BAS, and OTO. These variables were calculated by summing the percentage of substrate occupancy for each of the mentioned variables. In addition to these variables, microclimatic factors such as temperature and humidity, as well as the distance of each sector to the cave entrance (DEE) and the distance between caves, were included in the GLMM models. It is important to note that temperature and humidity measurements were only conducted in the sectors.

Latitudinal variations in species richness

To investigate the relationship between species richness and latitudinal distance, we utilized the Equator as the reference point for zero latitude. Distance measurements from the Equator line to the caves were obtained using Google Earth, considering the perpendicular distance from the Equator line to each cave. Generalized Linear Models (GLMs) were employed for both sectors and quadrants, based on the normality of the residuals of the species richness variable. The GLMs were implemented using the negative binomial family, aligning with the assumption of normality assessed through examination of residuals using Normal Q-Q plots and histograms (Crawley 2007; Bolker et al. 2009). The analysis was conducted using the R software (R Core Team, 2022).

Results

Species richness

We documented a total of 4,015 individuals and 519 species, representing 40 orders and at least 276 families. Among the eco-regions, *East African mangroves (EAM)* exhibited

the highest average species richness, followed by *East African montane forests* (EAMF), *Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets* (NACT), and *Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic* (NZIC), all located in Kenya, both in terms of sectors and quadrants (Figure 4). The Kruskal-Wallis analysis revealed significant differences in species richness among the eco-regions (Sectors: Kruskal-Wallis $X = 34.2$, $df = 9$; $p < 0.001$; quadrants: Kruskal-Wallis $X = 66.8$, $df = 9$; $p < 0.001$). Pairwise comparisons of the richness differences based on the eco-region are presented in Table 2. Some troglobite species were also sampled, Morocco was the richest country with 34 species, followed by Kenya with five species, South Africa and Namibia with three species (Figure 5).

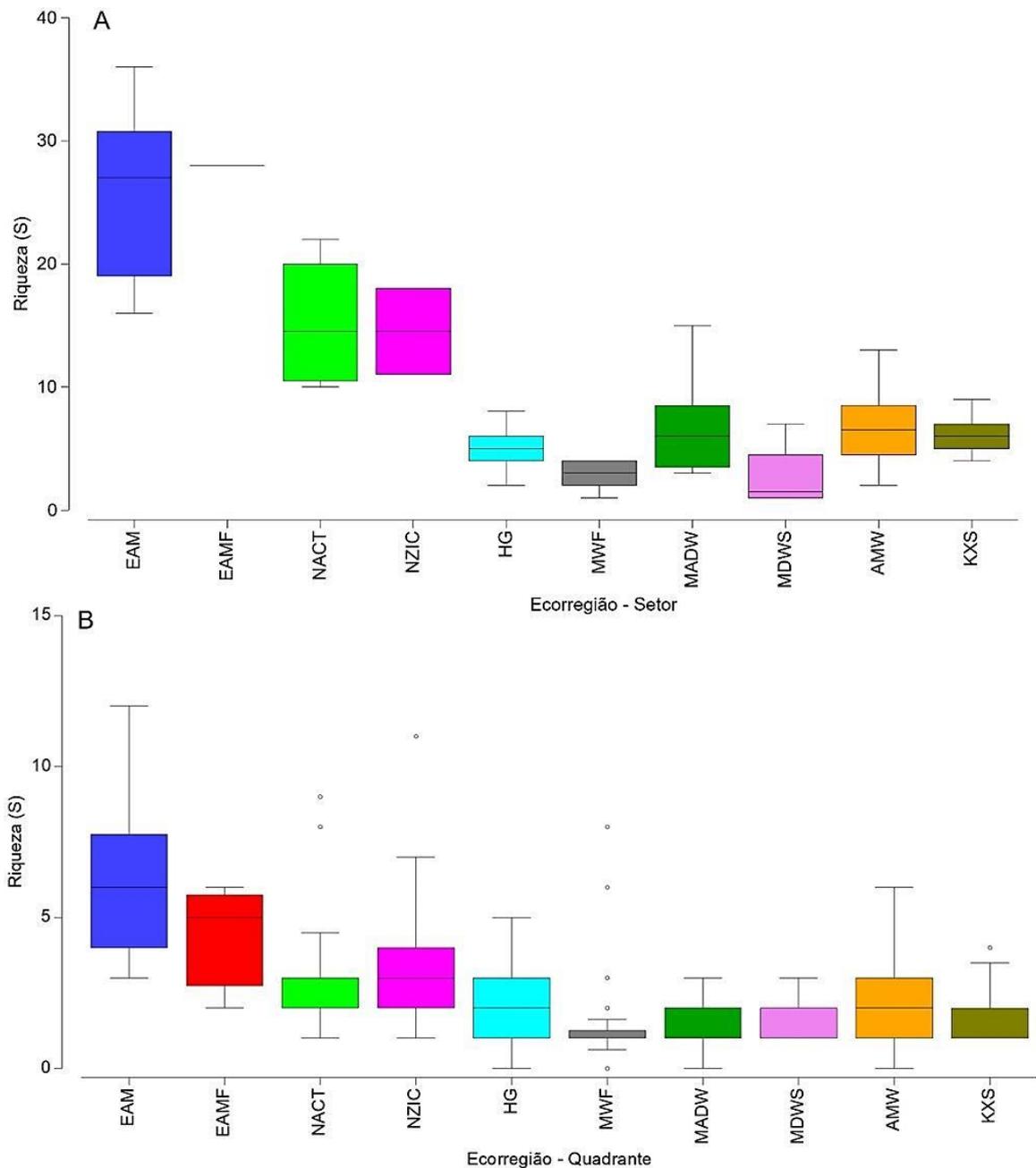


Figure 4. Average species richness and standard deviation observed in sectors (A) and quadrants (B) of the following eco-regions: Highveld grasslands (HG), Mediterranean acacia- argania dry woodlands and succulent thickets (MADW), Mediterranean dry woodlands and steppe (MDWS), Mediterranean woodlands and forests (MWF), Angolan mopane woodlands (AMW), Kalahari xeric savanna (KXS), Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets (NACT), Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic (NZIC), East African montane forests (EAMF), and East African mangroves (EAM). Outliers are represented by data points on the graph. Error bars indicate the variability of data within each group, with standard deviation values reflecting dispersion around the mean.



Figure 5: Troglobite species sampled in sectors and quadrants. A to F Morocco. G to H: Kenya. J a L Namibia. M to O: South Africa. (A) Isopod, (B) *Dysdera caeca*, (C) *Lepthyphantes fadriquei*, (D) *Eukoenenia maroccana*, (E) *Apteranillus rui*, (F) *Jeekelosoma abadi*, (G) Mysidacea, (H) Biantida, (I) Isopod, (J) *Niambia ghaubensis*, (K) *Niambia namibiaensis*, (L) Biantidae. (M) *Selachochthonius naledi*, (N) Biantidae, (O) Diplura.

Table 2. Multiple comparison of species richness among eco-regions. Eco-regions: Highveld grasslands (HG), Mediterranean woodlands and forests (MWF), Angolan Mopane woodlands (AMW), Kalahari xeric savanna (KXS), East and East African mangroves (EAM), Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets (MADW), Mediterranean dry woodlands and steppe (MDWS), Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets (NACT), Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic (NZIC). (Sector: Kruskal-Wallis $X = 34.2$, $df = 9$; $p < 0.001$; quadrants: Kruskal-Wallis $X = 66.8$, $df = 9$; $p < 0.001$).

		Multiple comparisons		
		W	p	
Sector	AMW	EAM	4.483	0.049
	EAM	HG	-4.597	0.038
	EAM	KXS	-4.634	0.035
	EAM	MWF	-4.613	0.037
Quadrant	AMW	EAM	7133	< .001
	EAM	HG	-6793	< .001
	EAM	KXS	-7518	< .001
	EAM	MADW	-7082	< .001
	EAM	MDWS	-5122	0.011
	EAM	MWF	-7387	< .001
	KXS	NACT	5470	0.004
	KXS	NZIC	4826	0.023
	MADW	NACT	4780	0.025
	MADW	NZIC	4619	0.036
	MWF	NACT	4981	0.016
	MWF	NZIC	4557	0.042

Influence of environmental variables on species richness

At a continental scale, considering the complete dataset for the sectors, the best model indicated that species richness is primarily influenced by different eco-regions. Resource diversity had a positive effect on species richness, while the distance from the cave entrance had a negative effect (Table 3) (Figure 6). In the Angolan Mopane woodlands eco-region (Namibia), richness was positively influenced by carcasses and coarse gravel (16 to 64mm), but negatively influenced by humidity. In the Highveld grasslands (South of Africa) dataset, species richness was positively affected by shelter availability, but negatively affected by coarse gravel (16 to 64mm) and humidity. In the sectors located in the Kalahari xeric savanna (Namibia), richness showed a positive association with resource diversity. In the Mediterranean woodlands and forests (Morocco), richness was influenced by shelter availability, while in the Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets eco-region (Kenya), there was a positive effect of shelter diversity and a negative effect of distance from the cave entrance (Table 3).

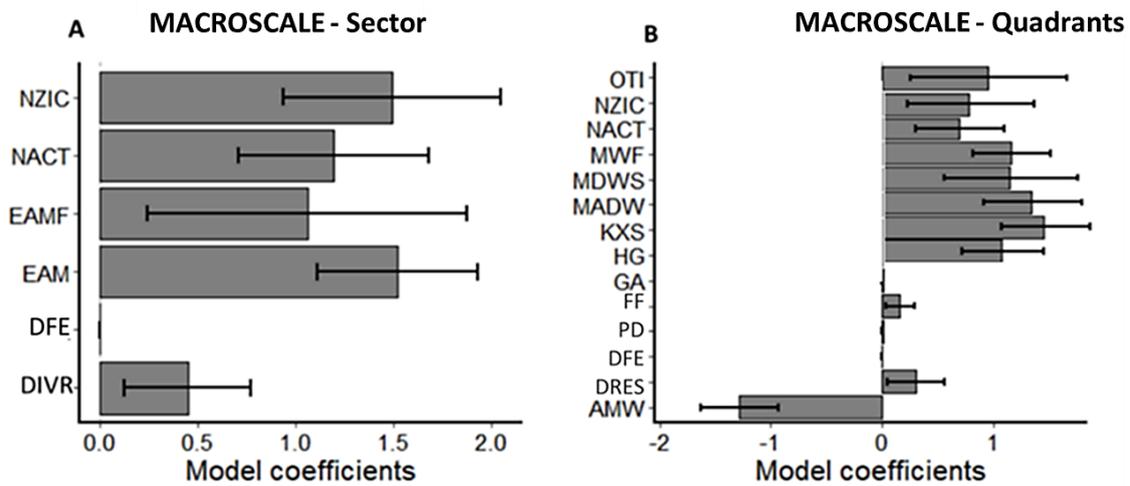


Figure 6. The influence of environmental variables on species richness in Africa as determined by the best-fit generalized linear models.

Tabela 3: Results of Generalized Linear Mixed Models (GLMM) using sectors to evaluate the impact of variables on species richness in African caves. Macroscale: all analyzed caves combined. Regional scale: Angolan mopane woodlands (AMW), Highveld grasslands (HG), Kalahari xeric savanna (KXS), Mediterranean woodlands and forests (MWF) and Northern acacia-commiphora bushlands and thickets (NACT).

Scale	Variables	Estimates	SE	Z	P value	R2c	Dispersion
MACROSCALE	DFE	-0.00116	0.00057	-2021	0.04331	0.85142	0.97950
	DSUB	0.44804	0.16454	2723	0.00647		
	EAM	1.52107	0.20842	7298	2.92e-13		
	EAMF	1.05877	0.41630	2543	0.01098		
	NACT	1.19429	0.24886	4799	1.60e-06		
	NZIC	1.49466	0.28382	5266	1.39e-07		
AMW	CG	0.0234	0.0077	3006	0.00264	0.56398	0.81789
	CRC	0.1240	0.0508	2441	0.01464		
	MOI	-0.0184	0.0080	-2296	0.02169		
HG	SHTA	0.018	0.005	3278	0.001044	0.54183	0.81047
	CG	-0.049	0.012	-3889	0.000101		
	MOI	-0.034	0.011	-2967	0.003004		
KXS	DSUB	1.15	0.50	2291	0.0219	0.26217	0.67622
MWF	SHTA	0.0135	0.0051	2630	0.00855	0.72486	1.0657
NACT	DSHT	1.7266	0.6751	2557	0.0105	0.85517	1.3381
	DFE	-0.0132	0.0033	-3979	6.92e-05		

In the quadrant analysis at a continental level, the best model showed that species richness was influenced by eco-regions and several variables (Table 4). Positive relationships were observed with variables such as substrate diversity, other inorganic substrates, guano, plant litter, and fungi. However, distance from the cave entrance had a negative influence on species richness (Figure 6).

In contrast, within the eco-region-specific dataset, species richness exhibited distinct relationships with variables across each eco-region. In Angolan mopane woodlands (Namibia), richness was negatively affected by speleothems, whereas in East african mongroove (Kenya), it showed a positive association with plant litter and a negative association with shelter diversity. In Kalahari xeric savanna (Namibia), there was a negative correlation with entrance distance, while in Mediterranean woodlands and forests (Marocco), richness displayed a positive correlation with guano. In Northern acacia-commiphora bushlands and thickets (Kenya), negative relationships were observed with distance from the cave entrance and fine sediment, whereas in Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic (Kenya), richness was negatively influenced by both the distance from the cave entrance and guano. Table 4 presents the best-selected models for the eco-regions analyzed collectively and separately, providing insights into the effects of each variable.

Table 4. Results of Generalized Linear Mixed Models (GLMM) using quadrants to evaluate the influence of variables on species richness in African caves. Macroscale: all analyzed caves combined. Regional scale: Angolan mopane woodlands (AMW), Highveld grasslands (HG), Kalahari xeric savana (KXS), Mediterranean woodlands and forests (MWF), Northern acacia-commiphora bushlands and thickets (NACT) and Northern Zanzibar-Inhambane coastal forestmosaic (NZIC).

Scale	Variables	Estimates	SE	Z	P	R2c	Dispersion
MACROSCALE	AMW	-1.2827621	0.1760970	-7284	3.23e-13	0.5108703	0.8902404
	DFE	-0.0012606	0.0005911	-2133	0.032958		
	DSUB	0.3017309	0.1337261	2256	0.024050		
	PD	0.0076546	0.0030011	2551	0.010754		
	FF	0.1610092	0.0632962	2544	0.010967		
	GA	0.0050069	0.0022526	2223	0.026231		
	HG	-1.0945445	0.1879033	-5825	5.71e-09		
	KXS	-1.4738362	0.2011638	-7327	2.36e-13		
	MADW	-1.3606026	0.2238015	-6080	1.21e-09		
	MDWS	-1.1614073	0.3051086	-3807	0.000141		
	MWF	-1.1710963	0.1750677	-6689	2.24e-11		
	NACT	-0.7079867	0.2034927	-3479	0.000503		

	NZIC	-0.8038662	0.2887342	-2784	0.005368		
	OTI	0.9550072	0.3574763	2672	0.007551		
AMW	SP	-0.014550	0.007671	-1897	0.0579	0.2372381	0.7509578
EAM	DSHT	-0.690048	0.257638	-2678	0.00740	0.4787373	0.9761378
	PD	0.027370	0.009692	2824	0.00474		
KXS	DFE	-0.002715	0.001418	-1915	0.0544	0.1718406	0.5753923
MWF	GA	0.11800	0.05267	2240	0.02507	0.3603959	0.7590725
NACT	DFE	-0.011559	0.003426	-3374	0.00074	0.6738151	0.6444337
	SCM	-0.022105	0.008933	-2475	0.01334		
NZIC	DFE	-0.14425	0.05176	-2787	0.00532	0.7548043	0.8450549
	GA	-0.13011	0.05669	-2295	0.02173		

Latitudinal variations in species richness

The results demonstrated a significant and negative relationship between species richness and distance from the Equator for both sectors and quadrants (latitude effect). Hence, as the distance from the Equator line increases, the richness of cave-dwelling invertebrates tends to decrease (Sectors - R: 0.4201; p: 3.19e-07; Quadrants - R: 0.3227; p: <e-16) (Figure 7).

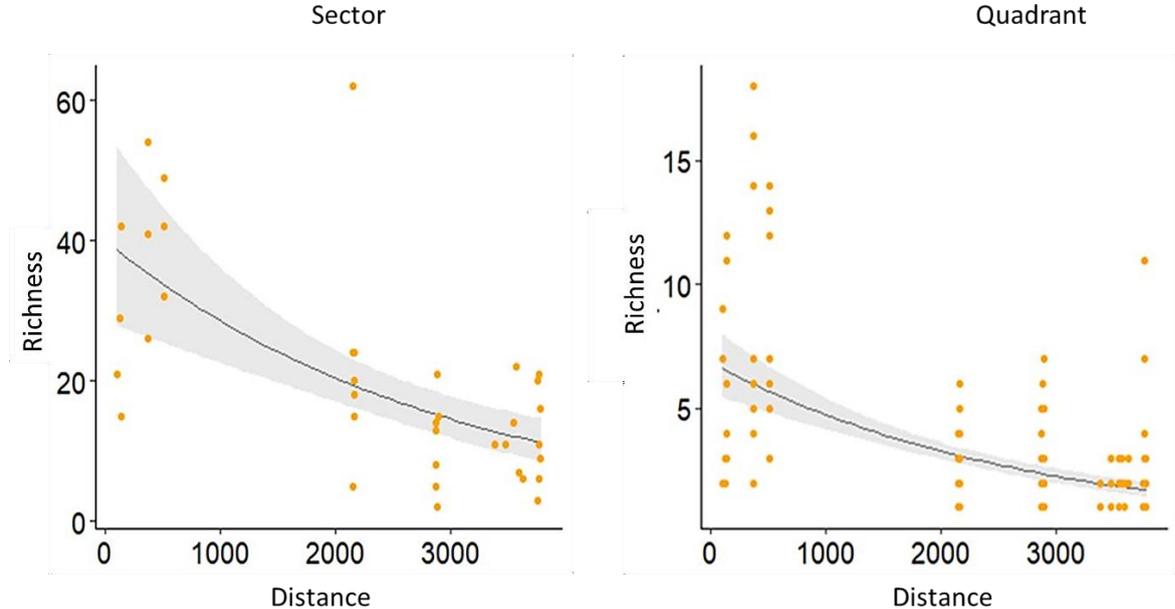


Figure 7. Influence of latitudinal variation in relation to the Equator line (km) on species richness in African caves.

Discussion

The findings of this study highlight that the species richness of cave-dwelling invertebrates in Africa is influenced by a range of spatial, physical, trophic, and microclimatic factors, which vary depending on the scale of analysis and eco-region. At the continental scale, the richness patterns were primarily driven by variations in the environmental characteristics of the eco-regions, particularly when sectors were considered as the sampling unit. However, the analysis conducted at the quadrant level revealed that, in addition to the eco-regional effect, certain intrinsic cave variables also played a significant role in shaping richness patterns. Additionally, at the continental scale, the negative effect of latitude was found to be a noteworthy factor influencing the species richness of invertebrate fauna in African caves.

These findings offer a broader comprehension of the factors influencing species diversity in cave environments across the African continent, emphasizing the significance of incorporating diverse scales of analysis and specific cave attributes when studying invertebrate richness in caves.

Eco-regions' effects on species richness

Contrary to our initial hypothesis, the analysis at a continental scale revealed that species richness in African caves was influenced not only by variables related to environmental heterogeneity within the caves, both in sectors and quadrants. Hence, the richness was predominantly shaped by the environmental conditions of different eco-regions, although it was also influenced by specific microhabitat variables and trophic resources. These findings highlight the interconnectedness between aboveground environmental characteristics and cave-specific features. Despite being relatively isolated environments and considered more stable than the surrounding external environment, caves reflect the environmental conditions of the adjacent surface. This observation may explain the predominant influence of eco-regions on species richness at the continental scale. Unfortunately, there is a lack of continental-scale studies that encompass all cave invertebrates, as most previous studies have focused on species restricted to caves, particularly in North America (Culver et al. 2003) and Europe (Deharveng et al. 2009). Therefore, this study represents a pioneering effort in examining the influence of multiple variables at different scales on cave invertebrate communities as a whole.

In our study, we conducted a broad-scale analysis that encompassed different regions of the African continent, enabling us to examine large-scale variations in environmental characteristics. Climate, for example, plays a crucial role in shaping communities by impacting variables such as temperature, light, and precipitation. These factors exert a significant

influence on the productivity of surface ecosystems (Christman et al. 2016). Generally, higher primary productivity leads to an increased carrying capacity and complexity of trophic networks, which in turn results in greater species richness in surface ecosystems (Boisvenue e Running 2006; Thuiller et al. 2005).

Similar to surface ecosystems, eco-regions that exhibit higher cave species richness are typically situated in areas with greater precipitation (Appendix 2). This pattern can be attributed to the enhanced productivity of these regions, which aligns with tropical climates. The increased primary productivity observed in tropical regions is largely a result of favorable climatic conditions, including higher temperatures, abundant sunlight, and greater rainfall throughout the year (Malhi and Wright 2004). This heightened surface productivity positively influences subterranean biological communities (Bregović and Zigmajster 2016; Culver and Pipan 2019; Mendes-Rabelo et al. 2021). In tropical regions, there is a higher quantity and variability of organic resources compared to temperate regions (Schneider et al. 2011; Souza-Silva et al. 2011). These organic resources encompass decomposing animal and plant matter, animal feces, and other organic compounds that are transported into caves through processes like leaching, rainwater infiltration, and animal movements, such as bats (Souza-Silva et al. 2011). The abundance of a wide array of organic resources within tropical caves establishes a diverse food base for subterranean biological communities. Consequently, this sustains a greater diversity of species, including invertebrates, microorganisms, and other organisms that are pre-adapted to these subterranean environments (Souza-Silva et al. 2011; Culver and Pipan 2019; Paula et al. 2020).

Tropical regions harbor a remarkable array of species, even within the same biome (Souza-Silva et al. 2011; Cardoso et al. 2022). Eco-regions, in this context, represent subdivisions of biomes that account for the overlap in the distribution of specific flora and fauna species. These eco-regions function as biogeographic units, showcasing the biodiversity and species composition of a given area. They are particularly valuable for conservation strategies targeting endemic species (Dinerstein et al. 2017; Olson et al. 2001). Moreover, considering that the external environment surrounding caves also influences cave-dwelling fauna, the distinct characteristics of eco-regions play a pivotal role in determining the observed species richness (Mendes-Rabelo et al. 2021; Cardoso et al. 2022).

In this context, at a continental scale, surface environmental variables can serve as proxies for evaluating subterranean environmental characteristics when studying biodiversity patterns, as surface conditions largely determine the conditions observed underground. For example, subterranean temperature closely reflects the average annual surface temperature

(Badino 2010), and subterranean habitats depend on surface habitats as sources of organic matter and colonizers (Schneider et al. 2011; Souza-Silva et al. 2011; Culver and Pipan 2019; Cardoso et al. 2022).

The influence of organic resource availability and heterogeneity on species richness

Species richness was also affected by variables associated with trophic resources within caves. However, contrary to our initial hypothesis, the influence of trophic resources on richness was not as widespread as expected. At the continental scale, richness was influenced by resource diversity in sectors and by resource diversity, presence of fungi, and guano in quadrants. In the eco-regions analyzed separately, resource diversity and carcasses had an impact on richness in sectors in specific areas, while plant litter and guano influenced richness in quadrants in other areas.

The invertebrate fauna in most caves worldwide primarily relies on external resources, except for caves where chemosynthetic microorganisms can provide a trophic base (Chen et al. 2009). These resources originate from the surrounding landscape and are transported into caves by various physical and biological agents (Prous et al. 2015; Simões et al. 2015; Bento et al. 2016; Souza-Silva et al. 2011). Moreover, the accumulation of organic matter in cave environments facilitates the colonization and establishment of invertebrate species that are adapted to the subterranean lifestyle (Schneider et al. 2011). As a result, organic deposits generally enhance species richness in caves. Souza-Silva et al. (2012), in their study of caves in the central-western region of Brazil, found that sites with higher organic matter accumulation exhibited greater species richness. This increase in richness is not solely attributed to the availability of trophic resources, as many organisms utilize these resources for shelter and breeding purposes (Moore et al. 2004; Schneider et al. 2011; Souza-Silva et al. 2011). Therefore, the diversity and complexity of organic resources directly influence the number of associated species (Moore et al. 2004; Schneider et al. 2011), often supporting complex interactions and facilitating the development of extensive food webs (Moore et al. 2004; Schneider et al. 2011).

In contrast, in the sectors of caves located in Namibia, the percentage of bat guano exhibited a negative influence on species richness. Although bat guano is recognized as an important trophic resource in oligotrophic environments like caves, invertebrate species can have different associations with this resource (Ferreira and Martins 1999; Ferreira et al. 2000; Souza-Silva et al. 2011; Ferreira et al. 2019). According to Ferreira (2019), the diversity of invertebrates associated with guano depends on environmental factors such as the size, age and

location of the deposits within the cave. Consequently, while larger guano deposits generally support more diverse communities, those situated farther away from cave entrances or those old piles, may have lower species richness. Moreover, the type of guano produced by different bat species, including insectivorous, frugivorous, and predatory bats, also influences the richness of the associated fauna. As our methods did not include determining the age of the guano piles, it is plausible to assume that the guano piles in Namibian caves were likely old, and therefore may not have provided suitable organic content for the invertebrates. Lastly, it is worth noting that the dominance of a few species in the guano can reduce the overall richness of the associated fauna (Ferreira, 2019).

The influence of physical substrate components diversity on species richness

It is noteworthy that the presence of coarse gravel (16 to 64 mm) had contrasting influences on species richness in the sectors of Angolan Mopane woodlands and Highveld grasslands. In the former, the presence of coarse gravel had a positive influence, while in the latter, it had a negative influence. The presence of gravel and rocks of different sizes increases the structural complexity of the environments, creating diverse microhabitats that serve as shelters, breeding sites, and can even alter microclimatic conditions (Loke et al. 2015; Ferreira et al. 2009; Cardoso et al. 2022; Reis-Venâncio et al. 2022). This increased environmental heterogeneity provides more opportunities for species to occupy different niches, resulting in higher species richness (Tews et al. 2004; Souza-Silva et al. 2021; Reis-Venâncio et al. 2022). The same rationale applies to the presence of speleothems and other inorganic substrates, which can contribute to microhabitat heterogeneity and consequently increase species richness of invertebrates. However, the negative influence of coarse gravel on richness in the sectors of Highveld grasslands may be attributed to the presence of environmental disturbances, likely of anthropogenic origin, which have led to a reduction in species richness.

On the Other hand, fine sediment also exhibited a negative correlation with invertebrate richness in the quadrants of the Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets (NACT). In contrast to variables that promote habitat heterogeneity, the presence of fine sediment can lead to the homogenization of microhabitats, resulting in a reduction of shelters and resources available to the fauna. Consequently, fine sediment hinders colonization, increases predation and competition, ultimately leading to a decrease in species richness (Cardoso et al. 2022). The accumulation of fine sediment can cause the burial of rocky substrates or other preferred habitats for invertebrates, leading to the loss of these habitats and a decrease in the availability of food resources and shelters for the species (Gillieson 2021).

The positive correlations observed between variables associated with substrate diversity and species richness can be explained by the presence of specific substrates in certain caves that provide shelter for particular species. Species inhabiting cave environments often possess specific adaptations and ecological niche requirements that influence their distribution within the cave system. Some species may prefer shelter in deeper regions, while others may adapt to areas closer to the cave entrance. Consequently, the coexistence of species with different ecological preferences contributes to higher species richness, particularly in caves with greater environmental heterogeneity (Tobin et al. 2013; Souza-Silva et al. 2021).

The relationship between shelter diversity and species richness in the quadrants of East African mangroves was found to be negative. This finding aligns with previous studies that have also shown variable relationships between shelter diversity and richness depending on the scale of analysis and the taxa studied (Stein et al. 2014). The presence of specific substrates in cave environments can offer shelter and resources to species that would not typically inhabit these areas, potentially leading to unfavorable competition for endemic species adapted to these environments. However, it is important to note that this negative relationship was observed in only one of the analyzed eco-regions, indicating that it may not represent a consistent pattern when considering the continental scale.

Influence of moisture and distance from the entrance on species richness

In the sectors sampled within the Highveld grassland, there was a negative correlation between species richness and air humidity. Although air humidity is considered an important environmental factor for the maintenance of cave invertebrate communities (Tobin et al. 2013; Prous et al. 2015; Souza-Silva et al. 2021), it tends to have a positive relationship with distance from the cave entrance. Therefore, it is crucial to consider these factors collectively when discussing the distribution and species richness of cave invertebrates (Peck 1976; Tobin et al. 2013; Prous et al. 2015; Souza-Silva et al. 2021).

Deeper areas within caves have higher humidity levels and more stable humidity conditions. However, these areas are less accessible to non-troglobitic invertebrates due to their distance from surface habitats. Furthermore, the habitat preferences of non-troglobitic species differ from those of troglobitic species, resulting in limited niche overlap between these organisms (Souza-Silva et al. 2021). The specific humidity requirements act as a significant segregating factor for troglobitic species (Novak et al. 2012; Tobin et al. 2013; Souza-Silva et al. 2021), ultimately reducing the overall species richness in caves. It should be noted that a considerable proportion of invertebrates found in caves, particularly in tropical and subtropical

regions, are non-troglobitic.

Species richness was also negatively influenced by distance from the entrance in the sectors at a continental scale. This well-known negative relationship between cave entrance distance and species richness is observed globally. As we move deeper into caves, the interaction with surface environments decreases, making it more challenging for species from external habitats to access the cave deep portions and resulting in a decrease in the number of species. This pattern has been documented in cave systems across different countries, including the United States, Brazil, Mexico and China (Culver et al. 2000; Zhang et al. 2016; Prous et al. 2015; Souza-Silva et al. 2021).

In addition to the challenges posed by the distance that fauna must traverse, there are additional barriers associated with reduced luminosity, decreased availability of organic resources, and diminished habitat heterogeneity. The physical barriers within cave conduits not only hinder the movement of fauna but also impede the transport of organic matter by gravity, water, and wind (Prous et al., 2015; Souza-Silva et al., 2021). These factors directly contribute to the negative relationship between species richness and distance from the cave entrance.

Latitudinal variation in species richness

Consistent with our second hypothesis, species richness was found to be higher in regions located closer to the Equator. When considering the spatial variation in richness, the pattern of increasing species numbers from the poles towards the Equator is undoubtedly one of the most widely acknowledged macroecological patterns (Gaston 2000). Generally, regions in proximity to the Equator demonstrate greater species richness regardless of the taxonomic group under investigation. This theory finds support in a diverse range of studies aimed at elucidating the underlying factors responsible for this pattern (Whittaker et al. 2001; Hawkins et al. 2003).

Among the hypotheses proposed to explain this macroecological pattern, the most widely accepted ones are related to available area and productivity (Whittaker et al. 2001; Mendes-Rabelo et al. 2020). The available area hypothesis suggests that tropical regions, located near the Equator, have a larger geographic extent, providing greater habitat heterogeneity, which promotes higher species diversity. Conversely, the productivity hypothesis posits that tropical regions, characterized by longer periods of light and higher temperatures, experience higher rates of primary productivity, leading to increased resource availability. This, in turn, supports the maintenance of more complex communities, fostering

greater species diversity. As a result, regions adjacent to the Equator tend to harbor a rich diversity of habitats and microhabitats, creating a favorable environment for a wide range of ecological niches (Valentine, 1969; Yasuhara et al. 2023).

Therefore, just like in surface environments, our study confirms that the pattern of increasing species richness with decreasing latitude is also observed in subterranean habitats. These findings align with patterns observed in recent studies that highlight the strong interconnection between surface and subterranean habitats (Mendes-Rabelo et al. 2021). It is now evident that caves, which were once considered highly isolated from the surface, are actually much less isolated than previously believed. External environments with higher species richness undoubtedly house a greater variety of species that are pre-adapted to the prevailing conditions in subterranean habitats. This influx of species from diverse external environments contributes to the overall richness in caves, compared to those located in regions with low external diversity.

On the other hand, the risks associated with alterations in surface habitats being transmitted to subterranean habitats are becoming increasingly apparent. While caves can function as refuges (Fraga et al. 2023), the long-term sustainability of subterranean communities may be compromised in caves located in heavily impacted regions. This is due to the dependence of maintaining such diversity on the continuity of processes such as external productivity.

Final considerations

After investigating the relationship between species richness and environmental factors in caves across the African continent, we have found that our results partially validate the formulated hypotheses. We have observed that, despite subterranean environments being generally regarded as more simplified than surface environments, species richness still exhibits variation at different scales and eco-regions, as well as in relation to variables associated with habitat heterogeneity. These findings imply that the presence of diverse microhabitats can enhance biological diversity within these ecosystems.

Moreover, we have confirmed the well-established relationship between increasing distance from the cave entrance and decreasing species richness, which can be attributed to factors such as temperature variations, humidity levels, and resource availability. However, it is important to acknowledge that the obtained results were not consistently observed across all examined locations and scales of analysis. Significant variations in community responses to

different factors were identified, indicating that specific circumstances or factors play distinct roles in shaping cave communities within each unique region. Particularly, we have observed that habitat heterogeneity has a more pronounced influence in certain sectors and/or quadrants, underscoring the significance of considering the sampling scale for a comprehensive understanding of diversity patterns. Furthermore, the influence of other factors associated with local cave habitats on species richness was evident, particularly in the studied quadrants, emphasizing the necessity of considering the specific characteristics of each region when evaluating biological diversity in caves.

These findings have significant implications for the conservation and management of these distinctive subterranean environments. By advancing our understanding of how communities respond to environmental factors and considering the appropriate scale of sampling, we can develop more effective strategies for conserving the biodiversity of African caves. This entails identifying and safeguarding critical habitats, fostering connectivity among different microhabitats, and ensuring the availability of resources essential for the long-term survival of species.

References

- Abrantes YG, Bennemann ABA, Lustosa-Costa SY, Bento DDM, Ramos TPA, Lima SMQ (2023) Diversity and conservation of fishes from karstic areas of the Jandaíra Formation in the Brazilian semiarid. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 63:e202363011. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2023.63.011>
- Assmann T, Casale A, Drees C et al (2010) The dark side of relict species biology: cave animals as ancient lineages. *In: Habel JC, Assmann T (eds) Relict species. Phylogeography and conservation biology*, Springer, Berlin, pp 91–103
- Badino, G. (2010). Underground meteorology-“What’s the weather underground?”. *Acta carsologica*, 39(3), 427-448.
- Bartoń K. (2022). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.47.1. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *R Package Version*, 1(7), 1–23.
- Brad T, Iepure S, Sarbu SM (2021) The Chemoautotrophically Based Mobile Cave Groundwater Ecosystem, a Hotspot of Subterranean Biodiversity. *Diversity* 13(3):128. <https://doi.org/10.3390/d13030128>

- Bento DM, Ferreira RL, Prous X, Souza-Silva M, Bellini BC, Vasconcellos A (2016) Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies*, 78(2):61-71. <https://doi.org/10.4311/2015LSC0111>
- Bento DM, Souza-Silva M, Vasconcellos A, Bellini B, Prous X, Ferreira R (2021) Subterranean “oasis” in the Brazilian semiarid region: neglected sources of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 30(13):3837- 3857. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02277-6>
- Boisvenue, C., Smiley, B. P., White, J. C., Kurz, W. A., & Wulder, M. A. (2016). Integration of Landsat time series and field plots for forest productivity estimates in decision support models. *Forest Ecology and Management*, 376, 284-297.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 127–135. doi:10.1016/j.tree.2008.10.008
- Bregović P, Zagnajster M (2016) Understanding hotspots within a global hotspot—identifying the drivers of regional species richness patterns in terrestrial subterranean habitats. *Insect Conservation and Diversity* 9(4):268-281. <https://doi.org/10.1111/icad.12164>
- Buttigieg PL, Ramette A (2014) A Guide to Statistical Analysis in Microbial Ecology: a communityfocused, living review of multivariate data analyses. *FEMS Microbiol Ecol* 90:543–550. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12437>
- Cardoso RC, Ferreira RL, Souza-Silva M (2022) Multi-spatial analysis on cave ecosystems to predict the diversity of subterranean invertebrates. *Basic and Applied Ecology* 65:111-122. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.11.007>
- Chapman EJ, Byron CJ (2018) The flexible application of carrying capacity in ecology. *Global ecology and conservation* 13:e00365. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.e00365>
- Chen Y, Wu L, Boden R. et al (2009) Life without light: microbial diversity and evidence of sulfur-and ammonium-based chemolithotrophy in Movile Cave. *The ISME Journal* 3: 1093-1104. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.57>
- Christiansen KA (1962). Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca Mem.* 2, 76-78.
- Crawley, M. J. (2007). *The R book*. Chichester: Wiley.
- Colorado Zuluaga GJ (2015) How ecological communities are structured: a review on ecological assembly rules. *Revista EIA* 24:27-53. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S179412372015000200003&lng=en&nrm=iso. Accessed 18 July 2023
- Cramer NF, May RM (1972) Interspecific competition, predation and species diversity: a

- comment. *Journal of Theoretical Biology* 34(2):289-293. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(72\)90162-2](https://doi.org/10.1016/0022-5193(72)90162-2)
- Christman MC, Doctor DH, Niemiller M.L, Weary DJ, Young JA, Zigler KS, Culver DC (2016). Predicting the occurrence of cave-inhabiting fauna based on features of the earth surface environment. *PloS one*, 11(8), e0160408.
- Culver DC, Christman MC, Elliott WR et al (2003) The North American obligate cave fauna: regional patterns. *Biodiversity and Conservation* 12:441–468. <https://doi.org/10.1023/A:1022425908017>
- Dinerstein E, Olson D, Joshi A, Vynne C, Burgess ND, Wikramanayake E,...Saleem M. (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience*, 67(6), 534-545.
- Deharveng L, Bedos A (2018) Diversity of Terrestrial Invertebrates in Subterranean Habitats. *In: Moldovan O, Kováč L, Halse S (eds) Cave Ecology. Ecological Studies, vol 235. Springer, Cham.* https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_7
- Deharveng L, Stoch F, Gibert J, Bedos A, Galassi D, Zagamajster M, Brancelj A, Camacho A, Fiers F, Martin P, Giani N (2009) Groundwater biodiversity in Europe. *Freshwater Biology* 54(4):709-726. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.01972.x>
- Delić T, Trontelj P, Zakšek V, Fišer C (2016) Biotic and abiotic determinants of appendage length evolution in a cave amphipod. *Journal of Zoology* 299(1):42-50. <https://doi.org/10.1111/jzo.12318>
- Du Preez GC, Silva MS, Fourie H, Girgan C, Netherlands E, Swart A, Ferreira, RL (2023) Nematode dynamics in an African dolomite cave: What is the role of environmental filtering in spatial and temporal distribution? *Basic and Applied Ecology* 71:18-32. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2023.05.002>
- Du Preez GC, Majdi N, Swart A, Traunspurger W, Fourie H (2017) Nematodes in caves: a historical perspective on their occurrence, distribution and ecological relevance. *Nematology* 19(6):627-644. <https://doi.org/10.1163/15685411-00003068>
- Fernández-Cortés A, Calaforra JM, Sanchez-Martos F (2006) Spatiotemporal analysis of air conditions as a tool for the environmental management of a show cave (Cueva del Agua, Spain). *Atmospheric Environment* 40:7378– 7394.
- Ferreira RL, Giribet G, Du Preez G, Ventouras O, Janion C, Silva MS (2020) The Wynberg Cave System, the most important site for cave fauna in South Africa at risk. *Subterranean Biology* 36: 73–81. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.36.60162>
- Ferreira RL, Berbert-Born M, Souza-Silva M (2023) The Água Clara Cave System in

- Northeastern Brazil: The Richest Hotspot of Subterranean Biodiversity in South America. *Diversity*, 15:761. <https://doi.org/10.3390/d15060761>
- Ferreira RL, Bernard E, da Cruz Júnior FW et al (2022) Brazilian cave heritage under siege. *Science*, 375(6586):1238-1239. <https://doi.org/10.1126/science.abo1973>
- Ferreira RL, Martins RP (1999) Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. *Tropical zoology*, 12(2), 231-252. <https://doi.org/10.1080/03946975.1999.10539391>
- Ferreira RL, Martins RP, Yanega D (2000) Ecology of bat guano arthropod communities in a Brazilian dry cave. *Ecotropica* 6(2):105-116
- Ferreira, R. L., M. S. Silva, and L. F. O. Bernardi. "Contexto bioespeleológico." *Biota Minas: diagnóstico do conhecimento sobre a biodiversidade no estado de Minas Gerais—subsídio para o programa Biota Minas*. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas (2009): 160-175.
- Ferreira RL, Thais GP (2019). "Species-area model predicting diversity loss in an artificially flooded cave in Brazil." *International Journal of Speleology* 48.2: 4. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.2.2244>
- Ficetola, G. F., Corengia, D., Tognini, P., Ferrario, A., Padoa-Schioppa, E. (2022). Integrating landscape ecology and the assessment of ecosystem services in the study of karst areas. *Biodiversity and Conservation*, 37, 347-365. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01351-2>
- Fišer C, Blejcek A, Trontelj, P., 2012. Niche-based mechanisms operating within extreme habitats: a case study of subterranean amphipod communities. *Biology letters*, 8(4):578-581. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0125>
- Fraga R, Tavares V, Simões MH et al (2023) Caves as wildlife refuges in degraded landscapes in the Brazilian Amazon. *Scientific Reports* 13(1):6055. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-32815-x>
- Francois CM, Mermillod- Blondin F, Malard F, Fourel F, Lécuyer C, Douady CJ, Simon L (2016) Trophic ecology of groundwater species reveals specialization in a low- productivity environment. *Functional ecology* 30(2):262-273. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12484>
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M. *Pattern and process in macroecology*. Oxford: Blackwell Science, 2000.
- Gibert J, Deharveng L (2002) *Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity*: This article emphasizes the truncated nature of subterranean biodiversity at both the bottom (no primary producers) and the top (very few strict predators) of food webs and discusses the implications of this truncation both from functional and evolutionary

- perspectives. *BioScience*, 52(6):473-481. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0473:SEATFB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0473:SEATFB]2.0.CO;2)
- Gillieson DS (2021) *Caves: processes, development, and management*. John Wiley & Sons.
- Griffith DM, Poulson TL (1993) Mechanisms and consequences of intraspecific competition in a carabid cave beetle. *Ecology*, 74(5), pp.1373-1383. <https://doi.org/10.2307/1940067>
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV et al (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84(12):3105-3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Howarth FG (1983) Ecology of cave arthropods. *Annual review of entomology* 28(1):365-389.
- Howarth FG (1993) High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. *The American Naturalist*, 142:S65-S77. <https://doi.org/10.1086/285523>
- Hutchinson GE (1959) Homage to santa rosalia or why are there so many kinds of animals. *Am. Nat.* 93:145-159.
- Kemppinen J, Lembrechts JJ, Van Meerbeek K, Carnicer J, Chardon NI, Kardol P, De Frenne P (2023) Microclimate, an inseparable part of ecology and biogeography. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7973314>
- Kozel P, Novak T, Janžekovič F (2023) Starvation hardiness as preadaptation for life in subterranean habitats. *Sci Rep* 13:9643. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-36556->
- Lawton JH (1996) Patterns in ecology. *Oikos* 75:145- 147.
- Loke, L. H., Ladle, R. J., Bouma, T. J., & Todd, P. A. (2015). Creating complex habitats for restoration and reconciliation. *Ecological Engineering*, 77, 307-313. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.01.037>
- Lunghi E, Manenti R, Ficetola GF (2017) Cave features, seasonality and subterranean distribution of non-obligate cave dwellers. *PeerJ* 5:e3169. <https://doi.org/10.7717/peerj.3169>
- Malhi Y, Wright J (2004) Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1443):311-329. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1433>
- Mammola S (2019) Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. *Ecography* 42:1331–1351. <https://doi.org/10.1111/ecog.03905>
- Mammola S, Amorim IR, Bichuette ME et al (2020) Fundamental research questions in

- subterranean biology. *Biological Reviews* 95(6):1855-1872.
<https://doi.org/10.1111/brv.12642>
- Mammola S, Cardoso P, Ribera C, Pavlek M, Isaia M (2018) A synthesis on cave-dwelling spiders in Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 56(3):301-16. <https://doi.org/10.1111/jzs.12201>
- Mendes-Rabelo LM, Souza-Silva M, Lopes Ferreira R (2021) Epigeal and hypogean drivers of Neotropical subterranean communities. *Journal of Biogeography* 48(3):662-675. <https://doi.org/10.1111/jbi.14031>
- Manenti, R., Lunghi, E., Ficetola, G. F. (2015). The distribution of cave twilight-zone spiders depends on microclimatic features and trophic supply. *Biodiversity and Conservation*, 134(3), 242-251. <https://doi.org/10.1111/ivb.12092>
- Menezes B, Martins F, Araújo F (2016) Community assembly: Concepts, domain and theoretical structure. *Oecologia Australis* 20:1-17. <https://doi.org/10.4257/oeco.2016.2001.01>
- Moi DA, García-Ríos R, Hong Z, Daquila BV, Mormul RP (2020) Intermediate disturbance hypothesis in ecology: a literature review. *Annales Zoologici Fennici* 57(1-6):67-78. <https://doi.org/10.5735/086.057.0108>
- Moore JC, Berlow EL, Coleman DC et al (2004) Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology letters* 7(7):584-600. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x>
- Novak T, Perc M, Lipovšek S, Janžekovič F (2012) Duality of terrestrial subterranean fauna. *International Journal of Speleology* 41:181-188. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.5>
- Pacheco, G. S., Souza-Silva, M., Cano, E., & Ferreira, R. L. (2020). The role of microhabitats in structuring cave invertebrate communities in Guatemala. *Biodiversity and Conservation*, 49(2), 2333. doi:10.5038/1827-806X.49.2.2333
- Oliver, I., Beattie, A. J. (1996a). Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology*, 10(1), 99-109. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10010099.x>
- Olson DM et al. "Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity." *BioScience* 51.11 (2001): 933-938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100(910):65-75.

- Paula CCP, Bichuette ME, Seleglim MHR (2020) Nutrient availability in tropical caves influences the dynamics of microbial biomass. *MicrobiologyOpen* 9(7):e1044. <https://doi.org/10.1002/mbo3.1044>
- Peck SB (1976) The effect of cave entrances on the distribution of cave-inhabiting terrestrial arthropods. *International Journal of Speleology* 8(4):309-321. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.8.4.1>
- Peterson, B.G. & Carl, P. (2020). *_PerformanceAnalytics: Econometric Tools for Performance and Risk Analysis_*. R package version 2.0.4, <<https://CRAN.R-project.org/package=PerformanceAnalytics>>.
- Pielou EC (1966) Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *Journal of theoretical biology* 10(2):370-383. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90133-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90133-0)
- Prous X, Lopes Ferreira R, Jacobi CM (2015) The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. *International Journal of Speleology* 44(2):177-189. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.44.2.7>
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Reis-Venâncio, P. C., Rabelo, L. M., Pellegrini, T. G., & Ferreira, R. L. (2022). From light to darkness: the duality of influence of habitat heterogeneity on Neotropical terrestrial cave invertebrate communities. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 1-10. <https://doi.org/10.1080/01650521.2022.2095832>
- Roxburgh SH, Shea K, Wilson JB (2004) The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85(2):359-371. <https://doi.org/10.1890/03-0266>
- Schneider K, Christman MC, Fagan WF (2011) The influence of resource subsidies on cave invertebrates: results from an ecosystem- level manipulation experiment. *Ecology* 92(3): 765-776. <https://doi.org/10.1890/10-0157.1>
- Schober P, Boer C, Schwarte LA (2018). Correlation coefficients: appropriate use and interpretation. *Anesthesia & analgesia*, 126(5), 1763-1768. <https://doi.org/10.1213/ANE.0000000000002864>
- Sharratt NJ, Picker MD, Samways MJ (2000) The invertebrate fauna of the sandstone caves of the Cape Peninsula (South Africa): patterns of endemism and conservation priorities. *Biodiversity & Conservation* 9:107-143. <https://doi.org/10.1023/A:1008968518058>
- Simberloff D (2004) Community ecology: is it time to move on? *Am Nat* 163:787–799.

- <https://doi.org/10.1086/420777>
- Sket B (2008) Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History* 42(21-22):1549-1563. 10.1080/00222930801995762
- Smrž J, Kováč L, Mikeš J, Šustr V, Lukešová A, Tajovský K, Nováková A, Režňáková P (2015) Food sources of selected terrestrial cave arthropods. *Subterranean Biology* 16:37- 46. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.16.8609>
- Souza Silva, M., Iniesta, L. F. M., Ferreira, R. L. (2020). Invertebrates diversity in mountain Neotropical quartzite caves: which factors can influence the composition, richness, and distribution of the cave communities? *Biodiversity and Conservation*, 33, 23–43. doi:10.3897/subtbiol.33.46444.
- Souza-Silva M, Iniesta LFM, Ferreira RL (2020) Cave lithology effect on subterranean biodiversity: A case study in quartzite and granitoid caves. *Acta Oecologica* 108:103645. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103645>
- Souza-Silva, M., Martins, R. P., & Ferreira, R. L. (2015). Cave conservation priority index to adopt a rapid protection strategy: a case study in Brazilian Atlantic rain forest. *Environmental Management*, 55, 279-295. <https://doi.org/10.1007/s00267-014-0414-8>
- Souza-Silva M, Martins RP, Ferreira RL (2011) Trophic dynamics in a neotropical limestone cave. *Subterranean Biology* 9:127-138. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.9.2515>
- Stein A, Gerstner K, Kreft H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters* 17(7):866-880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Terborgh JW (2015) Toward a trophic theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(37):11415-11422. <https://doi.org/10.1073/pnas.1501070112>
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography* 31(1):79-92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- The jamovi project (2022). jamovi. (Version 2.3) [Computer Software]. Retrieved from <https://www.jamovi.org>.
- Thuiller, W., Lavorel, S., & Araújo, M. B. (2005). Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global ecology and biogeography*, 14(4), 347-357.
- Tilman D (1982) Resource competition and community structure. (MPB-17) Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvx5wb72>

- Tobin, B. W., Hutchins, B. T., & Schwartz, B. F. (2013). Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave. *International Journal of Speleology*, 42(3), 203-214. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.42.3.4>
- Valentine JW (1969) Niche diversity and niche size patterns in marine fossil. *Journal of Paleontology* 43(4):905-915.
- Whittaker RH, Niering WA (1965) Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. *Ecology* 46(4):429-452. <https://doi.org/10.2307/1934875>
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of biogeography* 28(4):453-470. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x>
- Wynne, J. J., Howarth, F. G., Sommer, S., & Dickson, B. G. (2019). Fifty years of cave arthropod sampling: Techniques and best practices. *International Journal of Speleology*, 48(1), 33–48. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.1.2231>
- Yasuhara M, Deutsch CA (2023) Tropical biodiversity linked to polar climate. *Nature* 614:626-628. <https://doi.org/10.1038/d41586-023-00392-8>
- Zagmajster M, Malard F, Eme D, Culver DC (2018) Subterranean Biodiversity Patterns from Global to Regional Scales. *In: Moldovan O, Kováč Ľ, Halse S (eds) Cave Ecology. Ecological Studies, Springer, Cham.* https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8_9
- Zhang Y, Chen X, Ge F, Zhang H, Zhao Y (2017). Microbial diversity in two distinct types of cave: lava cave and limestone cave. *Frontiers in microbiology*, 8, 1119. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01119>

Explorando os fatores estruturantes de comunidades de invertebrados em cavernas africanas: insights iniciais sobre a composição da fauna cavernícola

Artigo elaborado de acordo com as normas da revista Biodiversity and Conservation

Lais de Oliveira Furtado^{1*}, Rodrigo Lopes Ferreira¹, Marconi Souza-Silva¹

¹ - Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Departamento de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Naturais, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil. Av. Dr. Sylvio Menicucci, Caixa Postal 3037, CEP 37200-900.

* corresponding author: laiz_furtado@yahoo.com.br

Oliveira, LF ORCID identifier is 0000-0001-6747-35801 Ferreira, RL ORCID identifier is 0000-0003-3288-4405 Souza-Silva, M ORCID identifier is 0000-0002-3184-5319

Agradecimentos

Agradecemos aos pesquisadores Grzegorz Kopij (Namíbia), Gerhard Du Preez (África do Sul), Mohammed Messouli, Soumia Moutaouakil, Hamid (Marrocos), Laban Njoroge, Wanja M. Kinuthia, Lawrence Wagura (Quênia) pela ajuda em campo nas coletas e na localização e sugestão de cavernas. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Rodrigo Lopes Ferreira agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Tecnológico e Desenvolvimento Científico (CNPq) para a pesquisa concessão nº 308334/2018-3. Guilherme Prado (Pseudoscorpiones), Giovanna Monticelli Cardoso (Isópodes) e Leopoldo Bernardi (Acari) pela ajuda na identificação da fauna. VALE/SA pelo apoio financeiro. Paulo dos Santos Pompeu e Luiz Fernando Silva Magnago pelas sugestões durante o acompanhamento da tese.

Explorando os fatores estruturantes de comunidades de invertebrados em cavernas africanas: insights iniciais sobre a composição da fauna cavernícola

Resumo

A identificação dos padrões de variações na composição das espécies desempenha um papel crucial no planejamento de estratégias de conservação. Essas variações são influenciadas por fatores como distância geográfica, disponibilidade de recursos, características físicas dos habitats e interações entre espécies. Compreender essas variações é crucial para o planejamento de estratégias de conservação, identificando áreas prioritárias para proteção. No entanto, os estudos nesse campo são limitados, especialmente em cavernas. Assim, esse estudo teve o objetivo de identificar os fatores locais e regionais que influenciam as variações na composição de comunidades cavernícolas em diferentes escalas. Foram amostradas 37 cavernas localizadas em quatro países do continente africano (África do Sul, Marrocos, Namíbia e Quênia). As coletas de dados bióticos e abióticos foram realizadas em diferentes escalas de análise setores(mesoescalas) e quadradrantes (microescalas). Os resultados mostraram que diferentes variáveis ambientais influenciaram a composição dos invertebrados em cavernas, tanto em macroescala, destacando-se a influência das ecorregiões, quanto em escala regional, com variáveis de recursos tróficos, microclima, disponibilidade de abrigos e distância entre cavernas. Além disso, características locais específicas das cavernas, como umidade, hardpan e presença de fezes de animais, também desempenham um papel significativo na formação das comunidades. Com esse trabalho enfatizamos a importância de compreender a composição das comunidades de invertebrados em ambientes subterrâneos e quais fatores influencia a distribuição dessas espécies para a conservação desses habitats e destacamos a necessidade de análises em várias escalas para obter informações mais abrangentes sobre esses ecossistemas.

Palavras-chave: cavernas, composição de espécies, África, escalas.

Introdução

A composição das comunidades de invertebrados pode apresentar variações em diferentes escalas espaciais, abrangendo desde o âmbito global até microescala. Essas variações são influenciadas por uma série de fatores ambientais, tais como distância geográfica, disponibilidade de recursos, interações entre espécies e características físicas dos habitats e microhabitats (Kneitel e Chase, 2004; Vellend, 2010).

A identificação dos padrões de variações na composição das espécies desempenha um papel crucial no planejamento de estratégias de conservação. Ao compreender como as espécies se distribuem no ambiente, é possível identificar áreas prioritárias para ações de proteção (Wilson, 1988; Myers et al. 2000; Margules e Pressey, 2000). Além disso, o conhecimento da composição das espécies é fundamental para compreender suas exigências de habitat, funções ecológicas e os impactos ambientais nas comunidades. Essas informações direcionam medidas eficazes de conservação, assegurando a proteção tanto das espécies quanto de seus ecossistemas (Kneitel e Chase, 2004; Cardoso et al. 2011; Souza-Silva et al. 2015).

No entanto, os estudos sobre a composição e distribuição de espécies em habitats subterrâneos, como cavernas, são ainda limitados, especialmente em regiões tropicais que abrigam uma grande diversidade biológica (Deharveng e Bedos 2012, Culver et al. 2021, Ferreira et al. 2023). As cavernas são habitats únicos com características ambientais peculiares, como escuridão permanente, oligotrofia e estabilidade ambiental nas condições de temperatura e umidade, abrigando uma grande diversidade de fauna, principalmente invertebrados, incluindo espécies altamente especializadas às condições de habitat (troglóbios) (Sket 2008; Culver e Pipan 2019).

A maioria dos estudos que investigam os efeitos dos fatores ambientais na composição de espécies em ambientes subterrâneos baseia-se em preditores presentes no ambiente epígeo, como clima e vegetação, e em uma única escala de análise, limitando a compreensão dos padrões de distribuição de espécies em escalas espaciais mais refinadas (Christman e Culver 2001; Zagamajster et al. 2014, Bregović e Zagamajster 2016; Mendes-Rabelo et al. 2020). Como consequência, as explicações sobre o papel dos fatores ambientais intrínsecos das cavernas, como a disponibilidade de recursos e de micro-habitats, na composição de espécies em diferentes escalas espaciais ainda se mostram incipientes.

Nos ambientes subterrâneos, uma variedade de características ambientais pode determinar a composição das espécies. Fatores como disponibilidade de recursos alimentares, presença de corpos de água, condições microclimáticas, gradientes de luminosidade e tipos

variados de substratos podem afetar a distribuição temporal e espacial das espécies. Além disso, a conectividade subterrânea ou subsuperficial pode dificultar a dispersão de espécies entre diferentes sistemas subterrâneos (Mammola et al. 2020; Souza-silva et al. 2021; Savie et al. 2022). Assim, a distância geográfica e conectividade entre habitats subterrâneos também desempenham papel importante na determinação da composição das espécies, já que áreas próximas tendem a ter composições faunísticas mais semelhantes do que áreas distantes, devido à limitação da dispersão em distâncias maiores, resultando em maior substituição de espécies (Mammola et al. 2020; Savie et al. 2022). Portanto, a determinação da escala adequada de análise é uma questão central na ecologia de comunidades (Turner, 1990; Canedoli et al. 2022). A determinação da escala relevante de análise depende de objetivos específicos e do ecossistema em estudo. Diferentes questões exigem escalas de análise distintas, e muitas vezes é necessário adotar uma abordagem multiescalar (Cardoso et al. 2022).

Abordagens que se concentram em estudos de cavernas e seus micro-habitats podem ser úteis para responder a perguntas relacionadas aos requisitos ou adaptações de espécies específicas (Ficetola et al., 2018; Pacheco et al., 2020), mas uma análise em escala mais ampla é necessária para abordar questões macroecológicas e compreender como as conexões entre múltiplos elementos determinam os processos que ocorrem em todo o sistema (Canedoli et al., 2022; Cardoso et al., 2022).

Adicionalmente, é importante considerar as variações nas condições ambientais em diferentes escalas, resultando em uma heterogeneidade tanto nos ambientes subterrâneos como em seu entorno. Essa heterogeneidade pode levar a diferenças na composição de espécies. Regiões com maior heterogeneidade ambiental permitem o uso diferencial de habitats, que é um dos principais fatores que influenciam a coexistência de espécies (Tews et al., 2004; Stein et al., 2014; MacArthur e Levins, 1967; Tilman, 1982; Chesson, 2000a; Mehrabi et al., 2014; Canedoli et al., 2022; Cardoso et al., 2022). Diferentes locais apresentam variáveis distintas e filtros ambientais que influenciam a formação de agrupamentos específicos de espécies, resultando em diferenças na composição de espécies (Canedoli et al., 2022; Cardoso et al., 2022; Savie et al., 2022).

Os principais estudos que buscaram elucidar os efeitos de diferentes fatores ambientais sobre a composição de espécies nos ambientes subterrâneos foram realizados em regiões temperadas e focam principalmente em espécies troglóbias, ou seja, aquelas que vivem exclusivamente em habitats cavernícolas (Zagmajster et al. 2018). Por outro lado, são escassas as pesquisas que tentam entender as influências de fatores ambientais na dinâmica de toda a comunidade, considerando tanto as espécies troglóbias quanto as não troglóbias (associadas a

habitats subterrâneos, mas não exclusivas desses ambientes) simultaneamente (Lunghi e Manenti, 2020).

Assim, esse estudo teve como objetivo investigar a similaridade da fauna cavernícola e identificar as variáveis tróficas, físicas e microclimáticas que influenciam as variações na composição de espécies nesses ambientes em diferentes escalas. Esperamos que a similaridade na composição seja baixa nas escalas de amostragem, devido à heterogeneidade ambiental presente entre as amostras. Portanto, fatores locais relacionados à heterogeneidade de habitat e à distância geográfica entre as cavernas serão determinantes na composição das comunidades de invertebrados em escalas espaciais distintas.

Metodologia

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em cavernas distribuídas em distintas ecorregiões do continente Africano, distribuídas na África do Sul, Marrocos, Namíbia e Quênia (Figura 1) (<https://ecoregions.appspot.com/>).

Amostramos cavernas em 10 ecorregiões: *Highveld grasslands* (HG), *Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets* (MADW), *Mediterranean dry woodlands and steppe* (MDWS), *Mediterranean woodlands and forests* (MWF), *Angolan Mopane woodlands* (AMW), *Kalahari xeric savanna* (KXS), *Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets* (NACT), *Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic* (NZIC), *East african montane forests* (EAMF), *East african mangroves* (EAM).

Na África do Sul amostramos invertebrados e variáveis ambientais, em outubro de 2019, em cavernas carbonáticas situadas na ecoregião "*Highveld grasslands*", a uma altitude variando de 1477 a 1555 metros, com temperatura média anual de 16 °C e precipitação média anual variando de 625 a 711 mm, em regiões com clima subtropical úmido com invernos secos e semiárido (Köppen 1936).

No Marrocos, as amostragens foram realizadas em fevereiro e março de 2020, em cavernas carbonáticas, localizadas em 3 diferentes ecoregiões: *Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets*, *Mediterranean dry woodlands and steppe* e *Mediterranean woodlands and forests*. As temperaturas variam de 12°C a 18°C e precipitação de 168 a 424 mm, apresentando climas mediterrâneo de verão quente, semiárido frio e árido quente (Köppen 1936).

Na Namíbia, as amostragens foram realizadas na primeira quinzena de novembro de

2018 em cavernas carbonáticas das ecorregiões: *Angolan Mopane woodlands e Kalahari xeric savana*. O clima da região é semiárido quente e árido quente (Köppen 1936), com temperatura média anual variando de 19,3°C a 22°C e a precipitação de 1303 a 1577 mm.

No Quênia, as amostragens ocorreram em janeiro de 2020 em cavernas carbonáticas e vulcânicas situadas nas ecorregiões de *Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets*, *Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic*, *East African montane forests e East African mangroves*. As regiões apresentam clima tropical e semiárido quente (Köppen 1936), com variação de temperatura e precipitação.

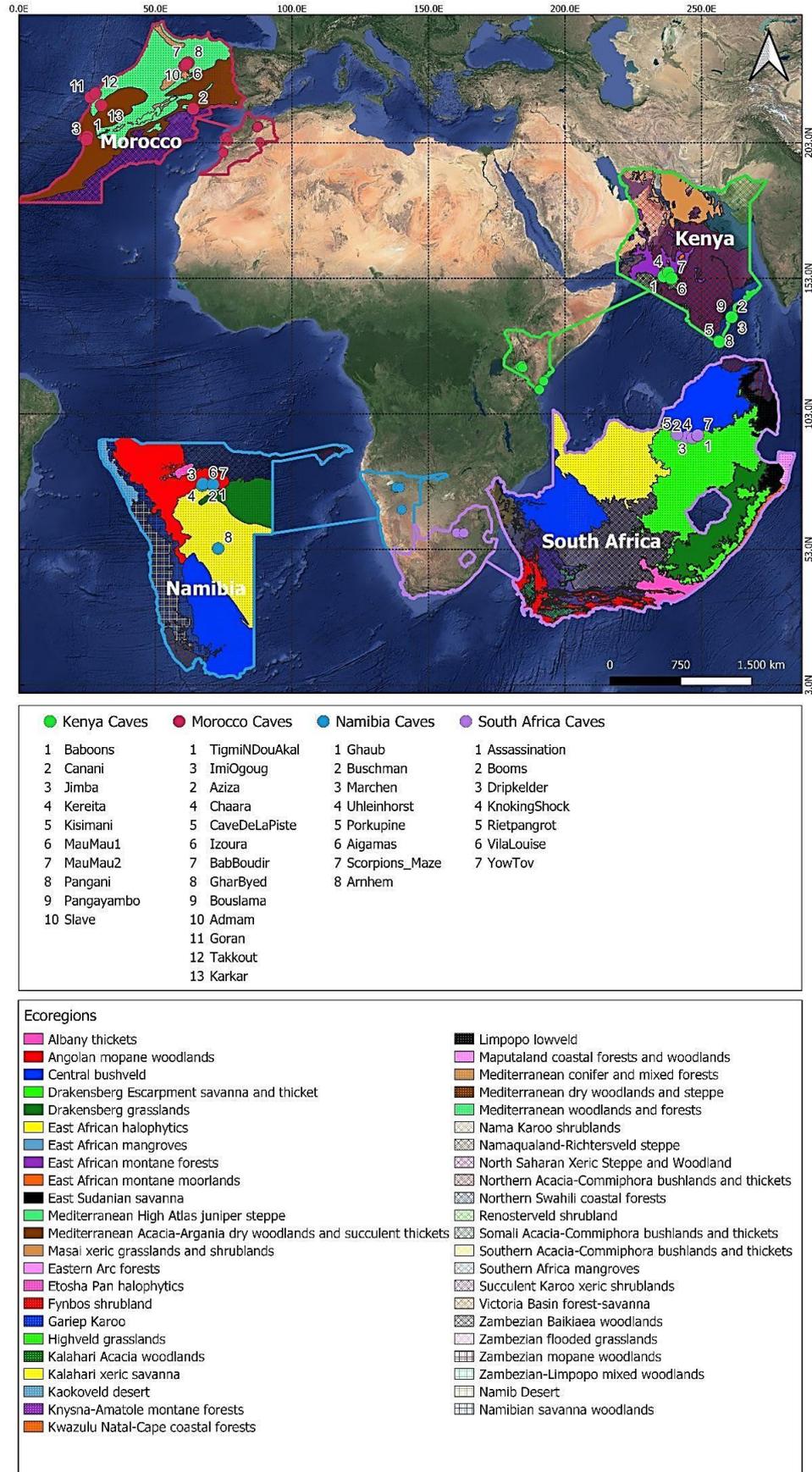


Figura 1. Localização das cavernas e das ecorregiões no Marrocos (pontos rosas), Quênia (pontos verdes), Namíbia (pontos azuis) e África do Sul (pontos verdes), onde foram conduzidas as amostragens de invertebrados e coletadas variáveis ambientais.

Desenho amostral

A coleta de dados bióticos e abióticos foi realizada em duas escalas distintas: mesoescala (setores) e microescala (quadrantes), no interior das cavernas, durante uma única visita a cada uma delas. O método amostral consistiu na divisão do piso da caverna em setores discretos, cada um medindo 10x3 metros. Dentro de cada setor, foram estabelecidos três quadrantes de 1m²: dois localizados nas extremidades e um no centro (Figura 2). O número de setores e quadrantes atribuídos em cada caverna variou de acordo com o tamanho e as dimensões específicas de cada uma delas.

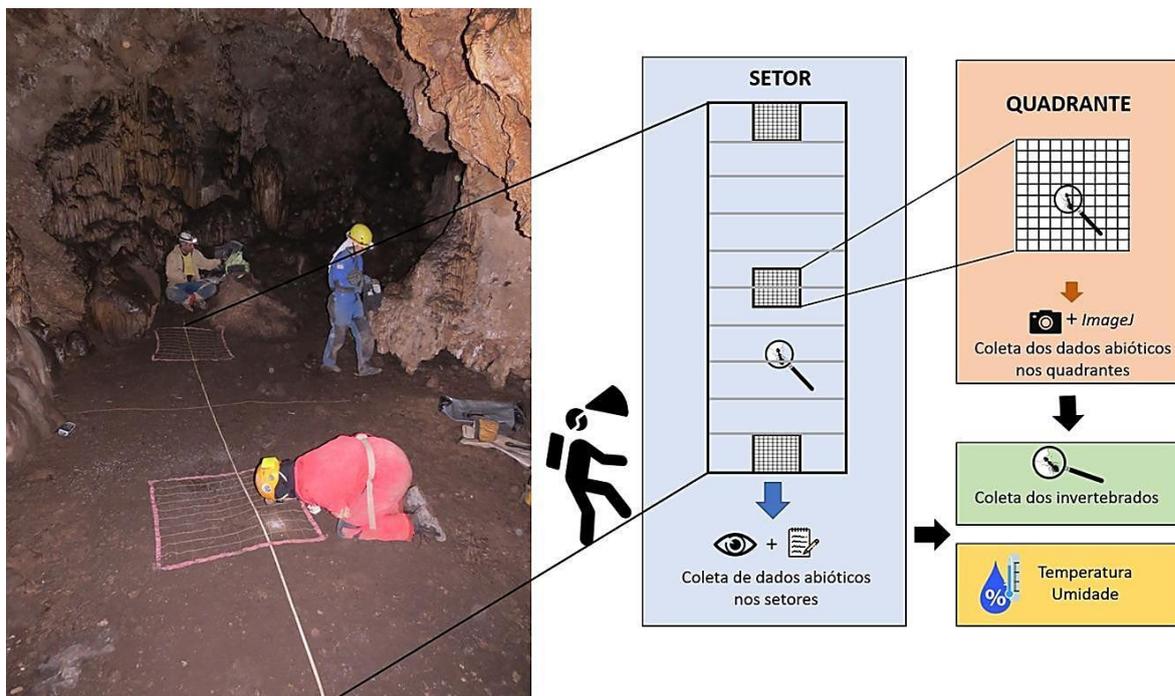


Figura 2. Desenho esquemático da amostragem dos dados abióticos e bióticos nos setores (mesoescala) e quadrantes (microescala) no interior das cavernas.

Amostragem de dados bióticos

Amostragem de invertebrados foi feita no interior dos setores e quadrantes utilizando o método *Direct Intuitive Search* (Wynne et al. 2019). Fizemos uma busca visual exaustiva com o auxílio de pinças e pincéis, seguida pela fixação dos espécimes em álcool 70% (Sharratt et al. 2000; Wynne et al. 2019). A amostragem era concluída apenas quando todos os invertebrados haviam sido amostrados ou contabilizados em ambas as escalas de análise (Sharratt et al., 2000). O tempo de amostragem nos setores e quadrantes variaram de acordo com a heterogeneidade do habitat (Sharratt et al. 2000, Souza-Silva et al. 2021).

Os espécimes de invertebrados amostrados foram triados, morfotipados (Oliver e Beattie, 1996a, 1996b) e identificados até o menor nível taxonômico acessível com o auxílio de

chaves de identificação e consulta a especialistas. Todo o material encontra-se depositado na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA/UFLA).

Determinação de troglóbios e troglomorfismos

A identificação de espécies potencialmente troglóbias envolveu a avaliação da presença de traços troglomórficos, como olhos reduzidos ou ausentes, despigmentação e apêndices alongados, conforme descrito por Christiansen (1962). Além disso, buscou-se a experiência de especialistas taxonômicos em vários táxons para auxiliar no reconhecimento de características troglomórficas específicas (as contribuições desses especialistas são reconhecidas). Por fim, os espécimes foram depositados na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA), do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea da Universidade Federal de Lavras (www.biologiasubterranea.com.br).

Amostragem de dados abióticos

Cada setor foi subdividido em 10 seções de um metro, e a porcentagem de diferentes substratos e recursos (como guano, detritos animais e vegetais, sedimentos finos, cascalho, blocos, espeleotemas, entre outros) foi estimada visualmente em cada setor, seguindo a metodologia descrita por Souza-Silva et al. (2021). É importante notar que o mesmo pesquisador conduziu a caracterização de todos os transectos para minimizar o erro do observador.

As proporções de cada substrato foram calculadas em laboratório pela soma das medidas diretas de cada sessão, e a cobertura média do substrato foi determinada para todo o setor. Na microescala, foram realizadas fotografias digitais de cada quadrante (4000 x 3000 pixels) em campo, na altura do peito do pesquisador, utilizando-se uma câmera Canon Powershot SX60HS posicionada o mais próximo possível de um ângulo de 90°. Estas fotografias foram posteriormente analisadas usando o software *ImageJ* 1.53K para caracterizar e medir os substratos presentes.

Características de habitat avaliados em cada escala de amostragem

De acordo com a metodologia proposta por Souza-Silva et al. (2021), avaliamos as características físicas, tróficas e microclimáticas (variáveis ambientais) dos setores e quadrantes em várias classes.: Guano (GA), Fezes (FZ), Carcaça (CRC), Raízes (RZ), Folhiço (acúmulo de folhas > 10mm - FL), Detritos vegetais (<10mm - DTV), Galho fino (11 até 30mm de largura - GALF), Galho médio (31 até 50mm de largura - GALM), Galho grosso (65 até 250mm de largura - GALG), Troncos (>250mm de largura - TRO), Termiteiros (TM), Curso d'Água

(ST), Poças d'Água (WP), Gotejamento de água (DP), Criptógamos (CR) (Briófitas, samambaias), Fanerógamas (FG) (Mono ou dicotiledônias), Algas (AL), Biofilme (BF), Actinomicetos (ACT), Basidiomicetos (BAM), Fungo filamentosos (FF), Outro tipo de substrato orgânico (OTO), Rocha Lisa - mais larga que um carro - (RL), Rocha Rugosa - mais larga que um carro - (RR), Piso tipo Concreto ou Asfalto (RC), Matakão Largo (1000 até 4000mm) (Caixa d'água até um carro) - (XB), Matakão Médio (500 - 1000) - (Garrafão 5 litros até caixa d'água) - (MB), Matakão pequeno (250 - 500) - (Bola de basquete até microondas) - (SB), Paralelepípedo (64 até 250mm) - (Bola de tênis até bola de basquete) - (CB), Cascalho Grosso (16 até 64mm) - (Jabuticaba até bola de tênis) - (CAG), Cascalho Fino (2 até 16mm - Joaninha até jabuticaba) - (CAF), Areia (0.06 até 2mm - Arenosa até o tamanho de joaninha) - (ARE), Silte/Argila/Lama - (Não arenosa)(SEF), Hardpan - (argila firme, consolidada) (HP), Espeleotemas (ES).

Além das variáveis citadas acima, obtivemos dados de microclima, temperatura (TEM) e umidade (UMI) com o auxílio de um termo-higrômetro digital posicionado dentro da porção mediana dos setores, ao nível do solo (precisão $\pm 1^\circ\text{C}$ para temperatura e $\pm 5\%$ para umidade relativa). Assim, dividimos caverna em secas (temperatura média $< 80^\circ\text{C}$) e úmidas (temperatura média $> 80^\circ\text{C}$).

A variável Distância da Entrada (DEE) de cada unidade amostral foi obtida utilizando uma trena a laser em relação à maior entrada mais próxima da caverna. A variável distância geográfica entre as cavernas (DIST) foi obtida através do registro das coordenadas geográficas da entrada das cavernas por meio de um GPS Garmin 64s, com datum WGS84. A variável altitude (ALT) foi acessada usando informações disponíveis no software Google Earth Pro© (Google LLC 2019) e as ecorregiões foram acessadas pela sobreposição das coordenadas geográficas das entradas principais das cavernas *shapefile* contendo os limites propostos por Olson et al. (2001) para as ecorregiões do mundo (<https://ecoregions.appspot.com/>).

Análise de dados

Análises dos dados abióticos

Dados de abundância foram conseguidos através da porcentagem de área ocupada por cada elemento dos substratos nos setores e quadrantes. A Análise de Similaridade (ANOSIM) foi utilizada para verificar diferenças na composição (abundância transformada pela raiz quadrada) dos elementos do substrato no piso das cavernas entre regiões amostradas, a partir de uma matriz de distância euclidiana, usando “ecorregião” como fator de agrupamento. O

Escalonamento Multidimensional não Métrico (MDS) juntamente com *bootstrap* foram utilizados para visualização da distribuição da similaridade, entre setores e entre quadrantes nas cavernas, usando “ecorreção” como fator de agrupamento.

Também apresentamos uma representação visual da matriz de dados ambientais (componentes do substrato) de acordo com sua distribuição dentro e entre as unidades amostrais (setor e quadrante) e em relação a distância da entrada. A composição dos componentes do substrato foi reordenada em cluster utilizando o Índice de Associação de Whittaker (Whittaker 1952; Clarke et al. 2014). Todas estas análises e imagens foram feitas no *software* Primer7 com expansão PERMANOVA (<https://www.primer-e.com/our-software/primer-version-7/>), usamos setores e quadrantes como unidades amostrais, e as análises foram feitas separadamente para cada unidade.

Análise dos dados bióticos

Para avaliar possíveis efeitos das diferentes escalas amostrais, setores e quadrantes (meso e microescalas respectivamente), nas análises que seguem, os dados de composição e valores de abundância foram obtidos separadamente para setores e quadrantes. Espécies que tiveram somente uma ocorrência foram excluídas. Os 'uniques', ou seja, as espécies com uma única ocorrência foram excluídas da análise, essa exclusão dos 'uniques' também foi motivada pela sua baixa representatividade e ocorrência nos nossos conjuntos de dados. Essas espécies únicas foram encontradas em apenas uma amostra, o que torna difícil tirar conclusões robustas sobre sua distribuição e influência nos padrões observados. Ao remover os 'uniques', podemos direcionar nossa análise para as espécies mais “comuns” e abundantes, que desempenham um papel mais significativo na estrutura das comunidades ecológicas que estamos investigando.

Além disso, é importante ressaltar que os valores relacionados a fauna, obtidos nos setores incluem também os valores encontrados nos três quadrantes, pois esse foram dispostos dentro das limitações dos setores.

Análises de similaridade espacial da fauna

Investigamos a similaridade na composição da comunidade entre as ecorregiões usando o Índice Bray-Curtis e Análise de Similaridade (ANOSIM). Os valores de abundância foram transformados em raiz quadrada (Clarke et al. 2014). Escalonamento multidimensional não métrico (MDS) associado a uma análise *bootstrap* foi realizada para mostrar o grau de dispersão dentro das diferentes ecorregiões (Clark et al. 2014). Além disso, como medida indireta de beta diversidade, a Análise de Dispersão Multivariada com Permutação (PERMDISP) baseada em

uma análise permutacional de variância (PERMANOVA) com 999 permutações, foi usada para verificar diferenças significativas na composição da comunidade entre as ecorregiões de amostragem. A PERMDISP permite comparar se existe heterogeneidade nas variâncias entre ecorregiões (Clarke et al. 2014). A análise de Porcentagens de Similaridade (SIMPER), foi utilizada para identificar os táxons responsáveis pelos agrupamentos amostrais (Clarke et al. 2014). Todas as análises e imagens foram realizadas usando o Primer versão 7 (<http://www.primer-e.com>).

Influência das variáveis ambientais na composição da fauna

Para avaliar a influência das variáveis na composição das espécies, primeiro foi feita uma Análise de Coordenadas Principais (PCA), para identificar as variáveis com maiores valores de explicação. Essa análise foi aplicada com o objetivo de reduzir a dimensionalidade dos dados e identificar os principais padrões de variabilidade presentes no conjunto de variáveis analisadas. Inicialmente, foi realizada a padronização das variáveis para evitar possíveis vieses de escala. Executamos essa análise no pacote *vegan* R (Oksanen et al. 2013).

Em seguida fizemos modelo linear baseado em distância (DistLM) individual (testes marginais) e conjunta (testes sequenciais), com matriz de similaridade baseada no índice de Bray Curtis e abundância transformada em raiz quadrada (Clarke et al. 2014). Utilizamos o procedimento *Forward* e o critério de seleção do modelo AICc, no qual modelos com valores menores de AICc são os melhores para amostras pequenas, após 999 permutações (Anderson et al. 2008). Para montar os modelos, usamos as variáveis resultantes da PCA e as variáveis DIST, TEM, UMI e ALT mesmo se essas fossem eliminadas de acordo com o resultado da PCA. Essas análises foram feitas no *software* Primer 7 com expansão Permanova.

Com base nas variáveis também obtivemos variáveis de diversidade, classificadas aqui como: Diversidade de Substratos (DIVS), Diversidade de Abrigo (DIVA) e Diversidade de Recursos (DIVR), os valores de diversidade foram obtidos através do Índice de Shannon-Weaver (Cardoso et al. 2022; Pellegrini et al. 2016; Souza-Silva et al. 2021, Furtado et al. 2022). DIVS compreende: GA, FZ, CRC, RZ, SER, DTV, GALF, GALM, GALG, TM, WP, DP, FG, ACT, BAM, OTO, RL, RR, RC, XB, MB, SB, CB, CAG, CAF, ARE, SEF, HP, ES, OTI. Na DIVA contém: SER, DTV, GALF, GALM, GALG, XB, MB, SB, CB, CAG, CAF e HP e na DIVR: GA, FZ, CRC, RZ, SER, DTV, FG, ACT, BAM e OTO. A variável DIVS, DIVA E DIVR são classificadas aqui como variáveis ligadas a heterogeneidade de habitat. A latitude e longitude foram integradas e transformadas na variável DIST, usando a função Indicator no software Primer 7 com expansão Permanova.

Realizamos análises separadas para investigar a influência das variáveis em diferentes escalas. Inicialmente, conduzimos uma análise em nível continental, utilizando uma matriz com todas as cavernas. Nessa análise, consideramos todas as variáveis do substrato nas cavernas e incluímos a ecorregião e cavernas secas (umidade < 80°C) e úmidas (umidade >80°C) como preditores adicionais. Essa abordagem nos permitiu examinar a influência das variáveis em uma escala mais ampla, considerando a variedade de cavernas em todo o continente. Posteriormente, realizamos uma análise em escala regional, focando apenas nas cavernas localizadas dentro de cada ecorregião. Dessa forma, podemos identificar especificamente a influência das variáveis nessa escala mais restrita, levando em conta as características e particularidades de cada região ecológica. Essa abordagem nos proporcionou uma compreensão mais refinada dos padrões e das relações entre as variáveis em cada ecorregião específica. Essas análises em diferentes escalas nos permite examinar tanto os padrões continentais quanto as particularidades regionais, contribuindo para uma compreensão mais abrangente da influência das variáveis em nosso estudo, sempre feita separadamente para setores e quadrantes, no *software* Primer 7 com expansão Permanova (<https://www.primer-e.com/our-software/primer-version-7/>).

Resultados

Caracterização da estrutura de habitat no piso das cavernas Componentes do substrato

Nas diferentes ecorregiões e escalas, foram identificados padrões distintos em relação aos principais componentes do substrato. No caso dos setores analisados (Figura 3A), foi observada uma predominância de hardpan, sedimento fino e guano. Nos quadrantes investigados (Figura 3B), foram encontrados predominantemente sedimento fino, blocos de tamanho médio (64 até 250mm) e cascalho grosso (16 até 64mm). Essas observações evidenciam variações nos componentes do substrato tanto dentro da mesma ecorregião quanto entre as diferentes ecorregiões analisadas, indicando possíveis diferenças na formação e composição desses ambientes.

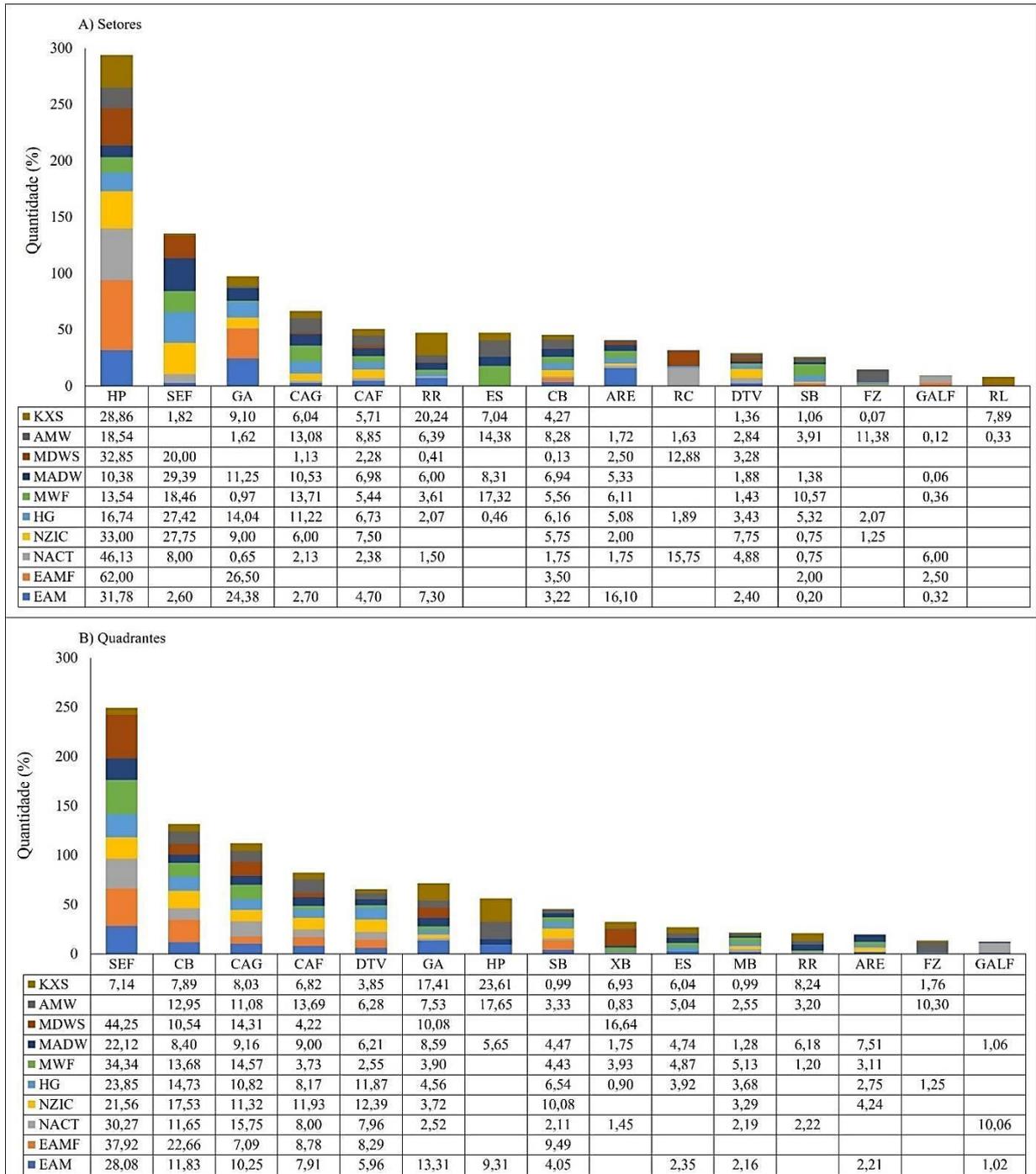


Figura 3. Porcentagem média de área ocupada por elementos do substrato no interior de setores e quadrantes (B) em cada ecorregião. Ecorregião: HG (Highveld grasslands), MADW (Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets), MDWS (Mediterranean dry woodlands and steppe), MWF (Mediterranean woodlands and forests), AMW (Angolan Mopane woodlands), KXS (Kalahari xeric savanna), NACT (Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets), NZIC (Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic), EAMF (East african montane forests), EAM (East african mangroves). Substratos: HP (Hardpan - argila firme, consolidada), SEF (Silte/Argila/Lama - Não arenosa), CB (Paralelepípedo (64 até 250mm), CAG (Cascalho Grosso - 16 até 64mm) - GA (Guano), CAF (Cascalho Fino - 2 até 16mm), FZ (Fezes), DTV (Detritos vegetais <10mm), RR (Rocha Rugosa - mais larga que um carro), ES (Espeleotemas), ARE (Areia (0.06 até 2mm), RC (Piso tipo Concreto ou Asfalto), SB (Matacão pequeno 250 – 500mm), GALF (Galho fino - 11 até 30mm de largura), RL (Rocha Lisa - mais larga que um carro), XB (Matacão Largo 1000 até 4000mm), MB (Matacão Médio-500 – 1000).

As proporções dos componentes dos substratos no piso e suas relações com a distância da entrada estão representadas nas figuras abaixo para os setores e quadrantes (Figura 4). Nos setores, houve formação de dois agrupamentos principais de elementos do substrato. Sedimento fino, areia, hardpan e blocos de vários tamanhos estão mais associados com a distância da entrada. Enquanto outros agrupamentos (esquerda e acima de WP) predominou substratos orgânicos localizados mais próximos da entrada. Nos quadrantes há formação de número maior de agrupamentos, mas assim como nos setores, os substratos predominantemente associados com a distância da entrada também são elementos inorgânicos (Figura 4).

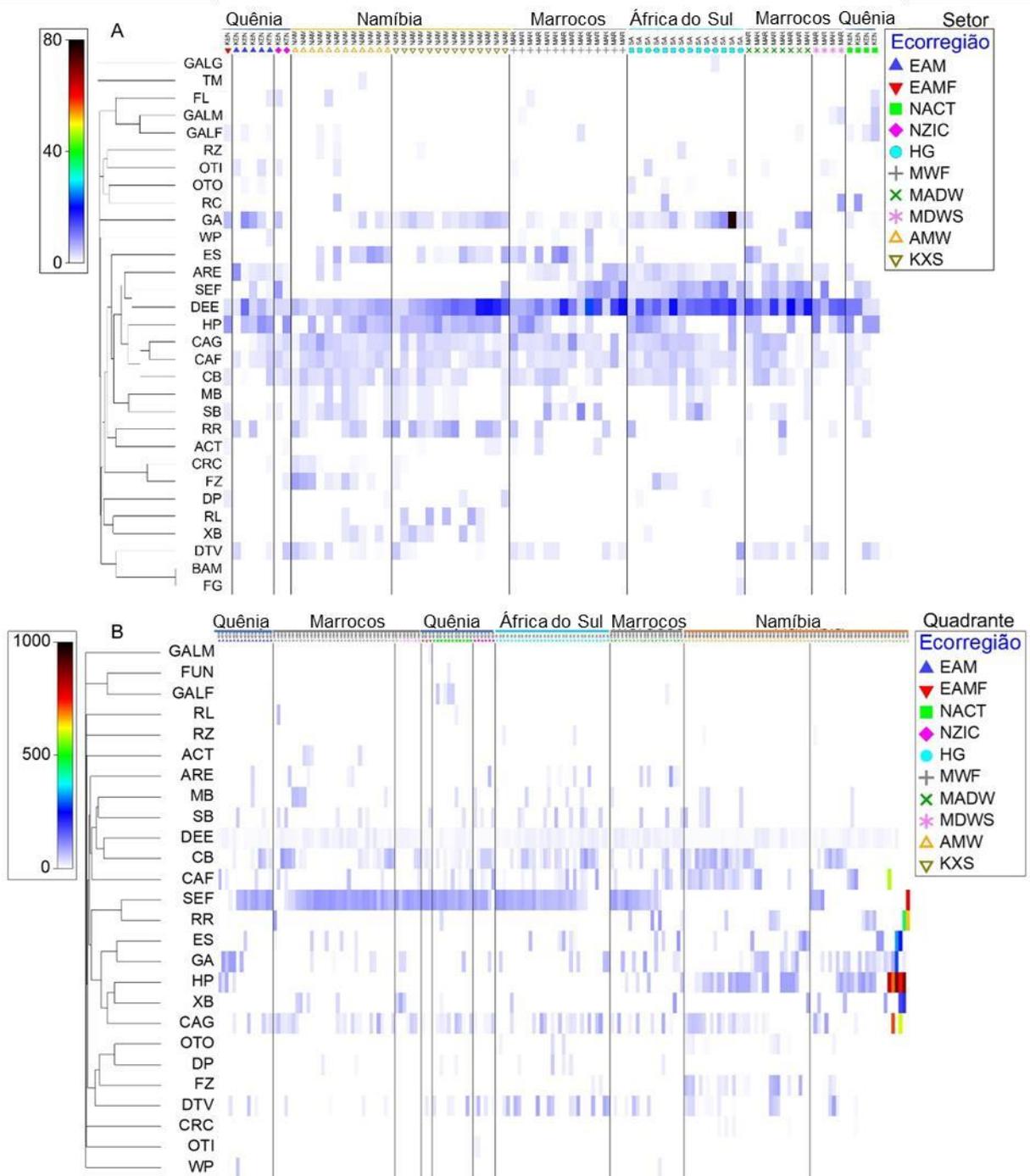


Figura 4. Variações na distribuição e porcentagem de área ocupada (valores de 0 a 80 e 0 a 1000) dos componentes do substrato no piso das cavernas e suas associações com a distância da entrada (DEE) nos setores (A) e quadrantes (B). O dendrograma à esquerda agrupa as unidades amostrais de acordo com o índice de associação de Whittaker. A parte superior mostra as ecorregiões (Highveld grasslands (HG), Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets (MADW), Mediterranean dry woodlands and steppe (MDWS), Mediterranean woodlands and forests (MWF), Angolan Mopane woodlands (AMW), Kalahari xeric savanna (KXS), Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets (NACT), Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic (NZIC), East african montane forests (EAMF), East african mangroves (EAM)). O dendrograma à esquerda agrupa os substratos do piso das cavernas com base no índice de associação.

A análise de similaridade (ANOSIM), baseada em matriz de distância Euclidiana, revelou diferença significativa na composição dos substratos apenas para algumas ecorregiões analisadas par a par, tanto nos setores e quadrantes (Tabela 1). A figura 7 mostra a similaridade dos elementos dos substratos dentro das ecorregiões e sua dispersão entorno da média.

Tabela 1. Diferenças composicional dos substratos no piso das cavernas em setores e quadrantes em cavernas de ecorregiões da África. Valores de R maiores representam maior dissimilaridade entre as amostras e nível de significância ($p < 0,05$). HG (*Highveld grasslands*), MADW (*Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets*), MDWS (*Mediterranean dry woodlands and steppe*), MWF (*Mediterranean woodlands and forests*), AMW (*Angolan Mopane woodlands*), KXS (*Kalahari xeric savanna*), NACT (*Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets*) NZIC (*Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic*), EAMF (*East african montane forests*), EAM (*East african mangroves*).

Testes par a par			
	Grupos	R	Nível de significância
Setor	NACT, MADW	0,32	0,042
	NZIC, KXS	0,159	0,25
	HG, KXS	0,13	0,002
	MWF, KXS	0,125	0,001
	AMW, KXS	0,143	0,006
Quadrante	EAM, NZIC	0,305	0,029
	NZIC, MADW	0,304	0,051
	NZIC, MDWS	0,332	0,001
	HG, MWF	0,054	0,004
	HG, AMW	0,054	0,008
	MWF, AMW	0,035	0,018

Composição faunística e similaridade espacial

No total foram amostradas 37 cavernas, 76 setores e 230 quadrantes, entretanto, somente 172 quadrantes apresentaram fauna e foram usados nas análises. Foram registrados 4015 indivíduos, distribuídos em 520 morfoespécies, pertencentes a 40 ordens e a pelo menos 276 famílias. Entre as ecorregiões, *East African mangroves* exibiu a maior riqueza média de espécies, seguida por *East African montane forests*, *Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets* e *Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic* (todas ecorregiões presentes no Quênia) tanto em termos de setores quanto de quadrantes. Em ambas as escalas Araneae, Coleptera, Diptera e Acari foram às ordens mais ricas.

A ANOSIM revelou diferença significativa na composição da fauna cavernícola entre algumas ecorregiões em ambas as escalas. Nos setores, as ecorregiões que apresentam maior similaridade foram *Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets* (Quênia) e

Mediterranean woodlands and forests (Marrocos), *East African mangroves* (Quênia) e *Mediterranean woodlands and forests* (Marrocos) e *Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets* (Quênia) e *Highveld grasslands* (África do Sul). Menores similaridades ocorreram entre *East African mangroves* (Quênia) e *Kalahari xeric savana* (Namíbia), *Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets* (Quênia) e *Kalahari xeric savana* (Namíbia) e *Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic* (Quênia) e *Kalahari xeric savana* (Namíbia) (setores: $R_{\text{global}} = 0,113$; $p \leq 0,05$) (Tabela 2 e Figura 5A).

Nos quadrantes, as ecorregiões que apresentam maior similaridade foram *Mediterranean woodlands and forests* (Marrocos) com *Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets* (Marrocos), *East African montane forests* (Quênia) com *Mediterranean woodlands and forests* (Marrocos) e *Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets* (Marrocos) com *East African montane forests* (Quênia). As menores similaridades foram *East African montane forests* (Quênia) com *Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic* (Quênia), *East african mangroves* (Quênia) com *Mediterranean dry woodlands and steppe* (Marrocos) e *East African mangroves* (Quênia) com *East African montane forests* (Quênia) (quadrantes: $R_{\text{global}} = 0,06$; $p \leq 0,05$) (Tabela 3 e Figura 5B). A figura 6 mostra a similaridade da fauna dentro das ecorregiões e sua dispersão entorno da média.

Tabela 2. Diferenças significativas na composição da fauna amostradas nos setores entre as ecorregiões (ANOSIM). Em que valores maiores representam maior dissimilaridade entre as amostras analisados e * diferença significative entre a similaridade da fauna ($p < 0,05$). HG (*Highveld grasslands*), MADW (*Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets*), MDWS (*Mediterranean dry woodlands and steppe*), MWF (*Mediterranean woodlands and forests*), AMW (*Angolan Mopane woodlands*), KXS (*Kalahari xeric savanna*), NACT (*Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets*) NZIC (*Northern Zanzibar- Inhambane coastal forest mosaic*), EAMF (*East african montane forests*), EAM (*East african mangroves*).

	ECORREGIÃO	EAM	EAMF	NACT	NZIC	HG	MWF	MADW	MDWS	AMW	KXS
Setor	EAM	1									
	EAMF	-0,08	1								
	NACT	*0,278	-0,5	1							
	NZIC	0,454	-1	-0,035	1						
	HG	*0,214	0,196	*0,173	0,129	1					
	MWF	*0,138	0,065	*0,113	0,065	*0,181	1				
	MADW	*0,289	0,107	*0,235	0,103	*0,252	0,023	1			
	MDWS	0,5	0	*0,416	0	*0,278	0,027	-0,002	1		
	AMW	*0,663	0,651	*0,666	0,624	*0,442	*0,300	*0,406	*0,597	1	
	KXS	*0,693	0,681	*0,69	*0,673	*0,489	*0,369	*0,488	*0,639	*0,508	1

Tabela 3. Diferenças significativas na composição da fauna amostradas nos quadrantes entre as ecorregiões (ANOSIM). Em que valores maiores representam maior dissimilaridade entre as amostras analisados e * diferença significative entre a similaridade da fauna ($p < 0,05$). HG (*Highveld grasslands*), MADW (*Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets*), MDWS (*Mediterranean dry woodlands and steppe*), MWF (*Mediterranean woodlands and forests*), AMW (*Angolan Mopane woodlands*), KXS (*Kalahari xeric savanna*), NACT (*Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets*) NZIC (*Northern Zanzibar- Inhambane coastal forest mosaic*), EAMF (*East african montane forests*), EAM (*East african mangroves*).

		Teste par a par (R -1 a 1)									
	ECORREGIÃO	EAM	EAMF	NACT	NZIC	HG	MWF	MADW	MDWS	AMW	KXS
Quadrante	EAM	1									
	EAMF	*0,473	1								
	NACT	*0,372	0,092	1							
	NZIC	0,098	*0,5	*0,255	1						
	HG	*0,195	*0,129	*0,104	*0,16	1					
	MWF	*0,147	*0,074	*0,094	*0,086	*0,113	1				
	MADW	*0,231	*0,083	*0,127	*0,112	*0,134	*0,074	1			
	MDWS	*0,484	*0,375	*0,315	*0,444	*0,167	*0,085	*0,109	1		
	AMW	*0,259	*0,213	*0,22	*0,221	*0,187	*0,146	*0,179	*0,219	1	
	KXS	*0,302	*0,242	*0,248	*0,254	*0,193	*0,142	*0,185	*0,25	*0,155	1

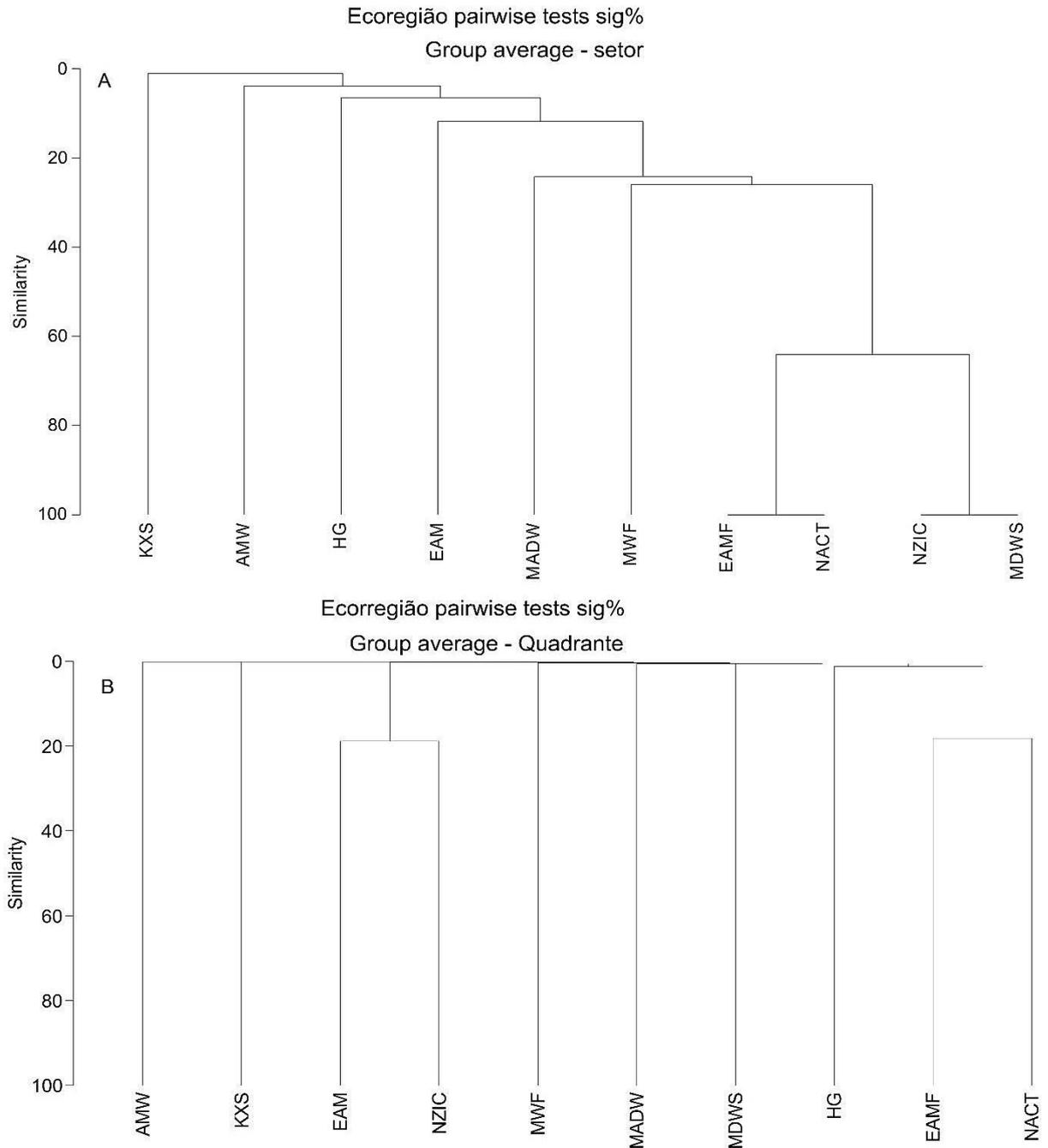


Figura 5. Dendrograma de similaridade mostrando a formação de grupos de acordo com a similaridade da fauna através da ANOSIM entre as ecoregiões para os setores (A) e quadrantes (B) de cavernas na África.

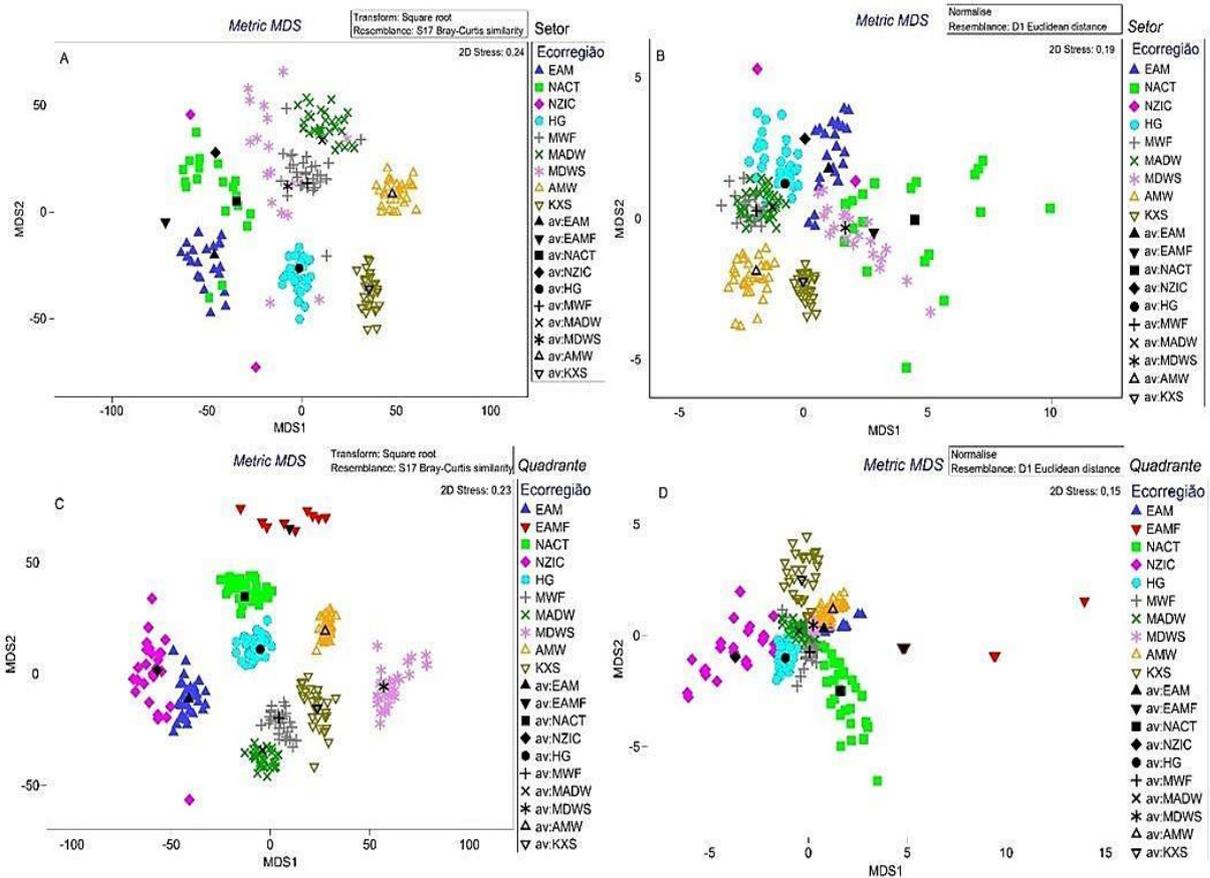


Figura 6. Multidimensional escala (MDS) associado análise de bootstrap mostrando a dispersão em torno da média (av) na similaridade da fauna (A e C) e dos componentes dos substratos (B e D) nos setores e quadrantes de cavernas em dez ecorregiões da África. A dispersão dos pontos indica a variação na composição da fauna e nos substratos dentro de cada ecorregião. Ecorregiões com pontos mais dispersos têm maior variabilidade enquanto ecorregiões com pontos mais agrupados são mais homogêneas.

Homogeneidade de dispersão na similaridade espacial da fauna

A PERMDISP geral mostrou diferença significativa na distribuição da fauna entre as ecorregiões, tanto nos setores (F PERMDISP = 9,7037; p : 0,025) quanto nos quadrantes (F PERMDISP = 7,2689, p : 0,004). Porém, quando analisadas par a par, somente algumas ecorregiões mostraram diferenças significativas (Tabela 4). A dispersão variou entre diferentes ecorregiões (Tabela 5).

Tabela 4. Resultados dos testes de homogeneidade de dispersão (PERMIDISP) na composição de espécies de comunidades de invertebrados terrestres de cavernas em distintas ecorregiões da África. *Mediterranean acacia-argania dry woodlands and succulent thickets* (MADW), *Mediterranean woodlands and forests* (MWF), *Mediterranean dry woodlands and steppe* (MDWS), *Highveld grasslands* (HG), *Kalahari xeric savana* (KXS), *Angolan mopane woodlands* (AMW), *Northern Acacia-Commiphora bushlands and thickets* (NACT), *Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic* (NZIC), *East African mangroves* (EAM) e *East African montane forests* (EAMF).

COMPARAÇÕES POR PARES			
	Grupo	t	P(perm)
Setor	EAM x MWF	4,2339	0,009
	EAM x MADW	3,2712	0,039
	NACT x MDWS	1,8448	0,027
	NZIC x MADW	5,2461	0,046
	HG x KXS	3,0396	0,01
	MWF x AMW	2,9703	0,012
	MWF x KXS	3,752	0,004
	MADW x KXS	2,4988	0,049
Quadrante	EAM x HG	2,7073	0,026
	EAM x MWF	3,3353	0,012
	EAM x MADW	3,1502	0,006
	EAMF x MWF	4,8457	0,023
	EAMF x MADW	5,1701	0,034
	NACT x MADW	2,958	0,018
	NZIC x HG	3,8865	0,042
	NZIC x MWF	4,2615	0,028
	NZIC x MADW	3,9679	0,014
	HG x MDWS	3,8582	0,019
	HG x KXS	2,5268	0,019
	MWF x MDWS	4,2669	0,017
	MWF x KXS	3,2255	0,003
	MADW x MDWS	4,0295	0,002
	MADW x KXS	2,6198	0,01

Tabela 5. Valores médios da homogeneidade de dispersão (PERMIDISP) na composição de espécies de comunidades de invertebrados de cavernícolas em distintas ecorregiões da África. Número de amostras (n), Média e Desvio padrão (SD).

	Grupo	n	Média	SD
Setor	EAM	5	55,77	2,6759
	EAMF	1	0	0
	NACT	4	57,344	2,1102
	NZIC	2	50	0
	HG	14	63,925	1,257
	MWF	14	66,347	1,1665
	MADW	8	64,499	1,3213
	MDWS	4	61,237	0
	AMW	12	56,265	3,4145
	<u>KXS</u>	<u>14</u>	<u>53,095</u>	<u>3,3339</u>
	EAM	15	61,211	1,6521
	EAMF	3	48,47	8,1135
	NACT	11	61,845	1,5629
	NZIC	6	53,663	5,5075

Quadrante	HG	31	66,148	0,98688
	MWF	33	67,325	0,98312
	MADW	20	66,703	0,86807
	MDWS	7	55,03	4,3684
	AMW	34	64,652	0,97802
	<u>KXS</u>	<u>27</u>	<u>61,699</u>	<u>1,5095</u>

As espécies que mais contribuíram para a dissimilaridade variaram de acordo com a ecorregião e escala. Nos setores de EAM foram as espécies: Orthoptera sp3 (16,9%), Mogoplistidae sp2 (12,6%), Orthoptera sp4 (5,19%), Myrmicinae sp2 (5,18%) e Pseudoscorpiones sp2 (5,18%). Em NACT foram Coriniidae sp1 (45,28%), Mycetophilidae sp3 (16,75%) e Linyphiidae sp3 (16,62%). Em HG Annelida sp1, Annelida sp4, Diptera sp8, Acari sp13 e Biantidae sp2. Em MWF Acari sp2 (63,96%) e Staphylinidae sp1 (8,17%). MADW Ochyroceratidae, Scolopendridae, Homoptera sp1 e Adoniscus sp2. Em AMW Blattodea sp12, Agraecina sp1, Larva coleoptera sp1 e Phalangopsidae sp2.

Nos quadrantes de EAM foram Blattodea sp1 (39,51%), Nocticolidae sp1(11,6%), Formicidae sp4 (9,33%), Acari sp4 (6,35%) e Polydesmida sp6 (4,93%). Em AMF foram Araneae sp7 (52,29%) e Entomobryomorpha sp1(27,95%). Em NACT Mycetophilidae sp3 (50,15%), Loxoceles sp1 (11,6%) e Entomobryomorpha sp1 (8,47%). Em NZIC Blattodea sp1 (44,77%), Ochyroceratidae (22,96) e Acari sp14 (14,3%). Em HG Psocoptera sp3 (54,79%), Biantidae sp2 (12,3%) e Araneae sp45 (10,59%). Em MWF Adoniscus sp8 (75,94%). Em MADW Ptinidae sp2 (31,15%), Linyphiidae sp1 (20,95%), Collembola sp20 (10,18%). Em MDWS Eviulisoma jeekelosoma (52,06%) e Acari sp30 (20,33%). Em AMW Ptinidae sp3 (36%), Pholcidae sp16 (14,6%), Loxoceles sp5 (11,96%) e Withiidae sp1 (10,65%). Em KXS Niambia ghaubensis (54,63%), Psocoptera sp5 (11,95%) e Psyllipsacus ramburi (11,02%). As diferentes contribuições de cada espécie em cada ecorregião estão evidenciadas na tabela 6.

Tabela 6. Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER), mostrando quais espécies mais contribuíram para a diferença entre as ecorregiões.

Ecorregião	Species	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
EAM Similaridade média: 11,75	Orthoptera sp3	1,69	1,99	0,97	16,9	16,9
	Mogoplistidae sp2	1,61	1,48	0,62	12,6	29,5
	Orthoptera sp4	0,6	0,61	0,62	5,19	34,69
	Myrmicinae sp2	0,6	0,61	0,62	5,18	39,87
	Pseudoscorpiones sp2	0,6	0,61	0,62	5,18	45,05
	Formicidae sp20	0,89	0,44	0,32	3,71	48,76
	Hemiptera sp1	0,88	0,38	0,32	3,23	51,99
	Linyphiidae sp3	0,75	0,34	0,32	2,87	54,85
	Gastropoda sp2	0,81	0,31	0,32	2,67	57,52
	Acari sp19	0,73	0,31	0,32	2,64	60,16
	Pseudoscorpiones sp1	0,63	0,31	0,32	2,62	62,78
	Coleoptera sp3	0,81	0,3	0,32	2,59	65,37
	Carabidae sp20	0,95	0,27	0,32	2,33	67,7
	Staphylinidae sp21	0,89	0,25	0,32	2,12	69,82
	Araneae sp35	1,16	0,25	0,32	2,12	71,93
NACT Similaridade média: 6,33	Coriniidae sp1	1,4	2,87	0,9	45,28	45,28
	Mycetophilidae sp3	1,14	1,06	0,41	16,75	62,03
	Linyphiidae sp3	1,16	1,05	0,41	16,62	78,65
HG Similaridade média: 7,10	Annelida sp1	1,12	2,39	0,33	33,58	33,58
	Annelida sp4	1,12	1,26	0,24	17,77	51,34
	Diptera sp8	0,43	0,67	0,26	9,37	60,71
	Acari sp13	0,34	0,56	0,18	7,93	68,65
	Biantidae sp2	0,35	0,39	0,1	5,52	74,17
MWF Similaridade média: 3,72	Acari sp2	1,16	2,38	0,18	63,96	63,96
	Staphylinidae sp1	0,26	0,3	0,1	8,17	72,14
MADW Similaridade média: 3,26	Ochyroceratidae	0,98	1,12	0,19	34,43	34,43
	Scolopendridae	0,47	0,52	0,19	15,94	50,38
	Homoptera sp1	0,48	0,41	0,19	12,65	63,02
	Adoniscus sp2	0,85	0,31	0,19	9,37	72,39
AMW Similaridade média: 19,96	Blattodea sp12	1,1	5,52	0,79	32,53	32,53
	Agraecina sp1	1,55	4,22	0,66	24,87	57,4
	Larva coleoptera sp1	1,12	1,83	0,39	10,82	68,22
	Phalangopsidae sp2	0,86	1,27	0,4	7,47	75,69
KXS Similaridade média: 22,72	Acari sp5	1,37	4,94	0,51	21,74	21,74
	Acari sp9	0,85	4,16	0,63	18,29	40,03
	Simulidae sp1	0,85	3,03	0,49	13,34	53,37
	Milichiidae sp8	0,82	2,9	0,52	12,77	66,15
	Uropygi sp1	0,81	2,15	0,41	9,45	75,59

Fatores ambientais determinantes na composição da fauna em distintas escalas - Macroecala

A análise de DistLM revelou, em seus testes sequenciais, que a composição da fauna cavernícola nos setores foi significativamente determinada pelas ecorregiões *Angolan mopane*

woodlands (Namíbia), *Highveld grasslands* (África do Sul) e *Kalahari Xeric Savana* (Namíbia) (Tabela 7) em uma escala macro. Além disso, a composição da fauna nos quadrantes foi predominantemente influenciada por ecorregiões como *Kalahari xeric savana*, *Angolan mopane woodlands*, *Highveld grasslands*, *Mediterranean dry woodlands and steppe*, *East african mangroves* e *Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic*, bem como por outras variáveis ligadas à paisagem em ampla escala, como distância entre cavernas e altitude. Também foram observadas influências de variáveis locais das cavernas, como hardpan, umidade, fezes e actinomicetos (Tabela 8).

Tabela 7. Modelos lineares baseados em distância (DistLM) com teste sequencial utilizado para analisar a relação das variáveis ambientais com a composição de espécies nos setores para o grupo de ecorregiões analisadas juntas. Preditoras (variáveis ambientais); KXS (Kalahari Xeric Savana), AMW (Angolan mopane woodlands) e HG (Highveld grasslands); $p < 0,005$.

SEQUENTIAL TESTS						
Preditoras	AICc	SS(trace)	Pseudo-F	P valor	Prop. (R ²)	Cumul(R ²).
KXS	659,53	24224	5,2957	0,001	0,065141	0,065141
AMW	657,48	18287	4,1643	0,001	0,049177	0,11432
HG	657,05	11013	2,5601	0,001	0,029616	0,14393

Tabela 8. Modelos lineares baseados em distância (DistLM) com teste sequencial utilizado para analisar a relação das variáveis com a composição de espécies nos quadrantes para o grupo de ecorregiões analisadas juntas. Preditoras (variáveis ambientais): KXS (Kalahari Xeric Savana), HG (Highveld grasslands), AMW (Angolan mopane woodlands), MDWS (Mediterranean dry woodlands and steppe), MWF (Mediterranean woodlands and forests), EAM (East african mangroves) e NZIC (Northern Zanzibar-Inhambane coastal forest mosaic), DIST (distância entre cavernas), ALT (altitude). Variáveis locais das cavernas como HP (harpan), umidade (UMI), fezes (FZ) e actinomicetos (ACT); $p < 0,005$.

SEQUENTIAL TESTS						
Preditoras	AICc	SS(trace)	Pseudo-F	P	Prop. (R ²)	Cumul. (R ²)
DIST	1585,6	40482	4,2755	0,001	0,044409	0,044409
KXS	1582	26316	5,7008	0,001	0,028869	0,073278
ALT	1579,3	21433	4,7377	0,001	0,023512	0,09679
HP	1577,1	18570	4,1766	0,001	0,020372	0,11716
HG	1575	18400	4,2119	0,001	0,020185	0,13735
UMI Cav	1573,5	15184	3,5243	0,001	0,016657	0,154
AMW	1572,5	13110	3,0782	0,001	0,014381	0,16839
MDWS	1571,5	12923	3,0697	0,001	0,014177	0,18256
FZ	1570,5	12774	3,0698	0,001	0,014014	0,19658
MWF	1569,8	11708	2,8429	0,001	0,012843	0,20942
MADW	1569,4	10513	2,5758	0,001	0,011533	0,22095
EAM	1569,1	9768,3	2,4128	0,001	0,010716	0,23167

NZIC	1567,8	13672	3,4244	0,001	0,014998	0,24667
ACT	1567,7	9194,6	2,3206	0,001	0,010087	0,25675

Escala regional (unidades amostrais na mesma ecorregião)

Nos setores, a análise de DistLM revelou em seus testes sequenciais que a composição da fauna cavernícola localizadas em East african mangroves (Quênia) teve influência de detrito vegetal. Em Kalahari xeric savana (Namíbia) de diversidade de abrigo, diversidade de recurso, CAG, umidade, distância entre cavernas, actinomicetos, distância da entrada e hardpan. Para os quadrantes houve influência na composição da fauna apenas de fezes em Highveld grasslands (Tabela 9).

Tabela 9. Modelos lineares baseados em distância (DistLM) com teste sequencial utilizado para analisar a relação das variáveis predictoras com a composição de espécies nos setores e quadrantes em escala regional. Ecoregion (ecorreição); DIST (distância entre cavernas). Variáveis locais das cavernas como DTV (detrito vegetal), DIVR (diversidade de recurso), DIVA (diversidade de abrigo), CAG (Cascalho fino - 2 até 16mm), HP (argila consolidada), umidade nos setores (UMI), fezes (FZ) e actinomicetos (ACT) e DDE (distância da entrada) $p < 0,005$.

	Ecorregião	Predictora	AIC	SS(trace)	Pseudo-F	P	R2	País
Setor	EAM	DTV	42,078	5547,1	1,6399	0,003534	0,79486	Quênia
		DIVR+DIVA	113,42	6118,8	2,2373	0,00023	0,27492	
		CAG	113,57	6414,9	2,1947	0,00039	0,15461	
	KXS	UMI	113,27	7156,4	2,5013	0,00013	0,17249	Namíbia
		DIST	112,49	6176,7	2,4131	0,00019	0,14887	
		ACT	111,44	5506	2,4308	0,00017	0,13271	
		DDE	110,8	3900,3	1,8721	0,00083	0,094006	
Quadrante	HG	HP	109,28	4164,9	2,2844	0,0005	0,10038	África do Sul
		FZ	265,07	7155,5	1,4935	0,00028	0,048977	

Discussão

Os resultados obtidos neste estudo destacam a variação nos tipos de substratos e suas porcentagens em diferentes escalas de análise. Além disso, indo de acordo com nossa hipótese a similaridade da fauna variou significativamente entre a maioria das regiões consideradas, revelando ser influenciadas por diversas variáveis ambientais específicas. Porém, diferente do esperado as variáveis que predominaram não foram somente as consideradas de heterogeneidade de habitat e à distância geográfica. Em macroescala, considerando todas as cavernas analisadas em conjunto, destacou-se a influência de variáveis ligadas à paisagem, como as ecorregiões tanto nos setores quanto nos quadrantes, mas também observamos que a

fauna dos quadrantes foram influenciadas por variáveis locais. Ao analisar em escala regional, ou seja, análise com as cavernas localizadas na mesma ecorregião separadamente, observou-se influência significativa das variáveis coletadas em apenas duas das ecorregiões (EAM e KXS). Essas variáveis estão relacionadas a recursos tróficos, heterogeneidade ambiental, disponibilidade de abrigos, fatores climáticos e distância entre cavernas. No que diz respeito aos quadrantes, apenas a fauna das cavernas em ecorregião HG foi influenciada pela presença de FZ. Diante disto, é provável que a composição da fauna presente nas cavernas do continente africano pode variar significativamente devido a uma série de fatores ambientais que atuam em diferentes escalas, como distância da entrada, distância geográfica e diferentes altitudes, que causam variações na disponibilidade de umidade nas cavernas, proporção de substratos do solo e disponibilidade de recursos orgânicos além de outros fatores que não foram coletados nesse trabalho.

Similaridade da fauna e a influência das variáveis em macroescala

Como esperado, neste estudo foram observadas diferenças significativas na composição das comunidades entre as regiões. A diferença na similaridade entre as cavernas das diferentes ecorregiões pode ser atribuída à separação geográfica entre elas, caracterizada por uma alta heterogeneidade espacial nos ambientes externos, além da presença de barreiras biológicas, climáticas e físicas. Esses fatores ganham especial relevância ao considerar a ampla escala de análise (Mammola et al. 2020; Souza-Silva et al. 2020; Savie et al. 2022). A distância entre as cavernas pode influenciar a dispersão e, conseqüentemente, a colonização das espécies de invertebrados, uma vez que cavernas mais próximas tendem a apresentar uma maior troca de espécies, resultando em uma composição de fauna mais semelhante. Por outro lado, cavernas distantes podem exibir uma composição de fauna mais distinta devido ao isolamento geográfico de diferentes rotas de dispersão. O mesmo efeito pode ser observado em relação à variação da composição da fauna em relação à altitude (Souza-Silva et al. 2020). Cavernas localizadas em altitudes mais elevadas estão sujeitas a adversidades externas mais intensas quando comparadas às cavernas situadas em altitudes mais baixas (Souza-Silva et al. 2020). Essas adversidades incluem variações significativas de insolação, temperatura, umidade e ventos. Em resposta a essas condições instáveis, os invertebrados terrestres buscam refúgio nas cavernas, procurando abrigo contra as flutuações extremas que ocorrem nos habitats externos adjacentes (Manenti et al. 2015; Prous et al. 2015).

A movimentação em direção às cavernas devido à instabilidade ambiental epígea pode levar a mudanças na riqueza de espécies e na composição das comunidades biológicas entre

cavernas em diferentes altitudes. Isso ressalta a importância das cavernas como refúgios para os invertebrados em resposta às variações climáticas e ambientais extremas encontradas em altitudes mais elevadas. Compreender as interações entre a adversidade ambiental, a ocupação das cavernas por invertebrados e as mudanças na composição das comunidades é essencial para uma compreensão abrangente da ecologia subterrânea em diferentes altitudes.

Além disso, o continente africano apresenta uma ampla variedade de fisionomias vegetacionais e climáticas, que vão desde florestas tropicais até savanas xéricas, desertos e montanhas (Gunn, 2004). Essa diversidade ambiental resulta de fatores geológicos e climáticos complexos que moldaram a paisagem ao longo de milhões de anos, gerando uma área com alta heterogeneidade ambiental (Bramblett et al. 2012). Essa heterogeneidade ambiental pode criar barreiras que limitam a dispersão das espécies de invertebrados e influenciam o pool de espécies em diferentes áreas do continente. A composição de espécies em uma caverna pode ser determinada pelo pool de espécies presente na superfície, que representa os potenciais colonizadores das cavernas (Mendes-Rabelo et al. 2021).

As barreiras biológicas acontecem quando as espécies ficam expostas a interações fora dos seus limites de tolerância, como competição com melhores competidores, predações, parasitismos e doenças. Nas barreiras geológicas os componentes minerais têm efeito na estrutura e na química do solo, limitando o desenvolvimento de plantas, distribuição de invertebrados e microrganismos que vivem no solo. As barreiras climáticas são determinantes significativos da distribuição e sobrevivência das espécies, sendo um dos maiores fatores limitantes da área de ocorrência, onde mudanças nos padrões de temperatura e precipitação podem levar à alterações na distribuição das espécies, podendo ser relevante para populações que estão fora dos seus limites de tolerância. Barreiras físicas como altas cadeias de montanha, rios, desertos, áreas alagadas ou muito modificadas podem dificultar a dispersão de espécies (Begon et al. 2009). Assim, muitos organismos possuem sua distribuição limitada, principalmente pela sua fisiologia, se adaptando em locais com condições ambientais específicas. Principalmente se tratando de animais cavernícolas que apresentam estreita relação com esses ambientes (Culver e Pipan, 2019).

Outro fator paisagístico relevante na determinação da composição de espécies cavernícolas são as ecorregiões. Apesar de terem sido criadas com base em comunidades epígeas (Olson et al. 2001), elas já se mostraram ter influência significativa na determinação de espécies cavernícolas em regiões temperadas e tropicais (Niemiller e Zigler, 2013; Alvarenga et al. 2020). Assim, essas também podem influenciar a composição e fauna, uma vez que, fatores diretamente ligados ao habitat epígeos, podem influenciar também a fauna subterrânea,

principalmente em escalas mais amplas. Muitas espécies que habitam as cavernas são originalmente espécies de habitat epígeo, encontrando nas cavernas recursos alimentares, abrigo e condições favoráveis ao seu desenvolvimento (Mendes-Rabelo et al. 2021). Evidenciando que cavernas representem uma fração da biodiversidade observada nos ecossistemas superficiais, os padrões de composição das comunidades subterrâneas podem variar de forma significativa, levando a identidades faunísticas distintas. Essas variações são influenciadas por diferentes atributos do ambiente externo, como ecorregiões e essas podem se destacar por possuírem uma composição de substrato significativamente diferente das outras, o que pode estar relacionado a fatores geológicos, climáticos ou outros e apresentar espécies únicas.

Similaridade e influência das variáveis ligadas a heterogeneidade de habitat

Além das barreiras de escala continental presentes entre as diferentes regiões amostradas (desertos, cadeias de montanhas, florestas e rios) que influenciam a similaridade da fauna e dos substratos do piso das cavernas, as condições e recursos das cavernas localizadas em uma mesma região (mesma ecorregião) também desempenham um papel na diferenciação da composição da fauna e dos componentes do substrato.

Estudos anteriores demonstraram que mesmo em cavernas consideradas próximas, as comunidades subterrâneas exibem alta variação na composição das espécies (Simões et al. 2015; Zagnajster et al. 2018; Mammola et al. 2020). Isso ocorre devido à distribuição restrita de muitas espécies cavernícolas (Simões et al. 2015; Souza-Silva et al. 2011, 2020; Jaffé et al. 2018; Mammola et al. 2020). Portanto, é importante destacar que as cavernas podem ser mais heterogêneas do que se presumia, e a fauna que as habita está intimamente relacionada às características ambientais em diferentes escalas. Essa constatação é consistente com os resultados do nosso estudo, onde observamos alta heterogeneidade entre as cavernas localizadas na mesma região (Tabela 5 e 6).

Mesmo sendo influenciadas por ecorregiões que foram delimitadas com base em características da superfície, dentro dos habitats subterrâneos podem existir características nos padrões compositivos devido às diferenças específicas das cavernas (Alvarenga et al. 2021). Nossos resultados mostram que em escala regional, há presença de variáveis ligadas ao habitat intrínseco das cavernas, isso pode ser devido ao fato que a fauna encontrada são mais específicas e intimamente relaciona com o microhabitat (Pacheco et al. 2020). Esses fatores são interconectados, sendo plausível assumir uma forte influência da heterogeneidade do microhabitat, sugerindo distintas condições ambientais em meso e micro escala ao longo das

cavernas (Cardoso et al. 2022). Assim, a diferença composicional entre cavernas na mesma região pode ser devido ao fato que variações nas características do substrato e microclimáticas promovam elevado grau de heterogeneidade ao longo das cavernas e reduzindo a similaridade da fauna (Humphreys et al. 1991; Souza-Silva et al. 2017).

Influência das características locais: físicas, tróficas e microclimáticas das cavernas

A influência da distância da entrada sobre a composição da fauna pode ser atribuída às limitações impostas pela presença de um gradiente de condições e recursos que se estende desde a entrada até as áreas mais profundas das cavernas, resultando em diferentes micro-habitats ocupados por espécies distintas (Moseley, 2009; Tobin et al. 2013; Lunghi et al. 2014; Prous et al. 2015; Mammola and Isaia, 2018; Lunghi and Manenti, 2020).

A distribuição dessas espécies dentro da caverna pode ser influenciada por fatores como disponibilidade de recursos orgânicos, competição com outras espécies e a presença de barreiras físicas que limitam sua dispersão (Prous et al. 2015; Souza-Silva et al. 2021). Além disso, as características físicas e microclimáticas das cavernas podem criar microambientes distintos que favorecem diferentes espécies (Pellegrini et al., 2016; Pacheco et al. 2020; Nicolosi et al. 2021; Furtado Oliveira et al. 2022).

As espécies de caverna podem ser restritas a um determinado tipo de habitat (Mammola et al. 2015; Nicolosi et al. 2021; Souza-Silva et al. 2021), ou podem ter uma distribuição ampla, ocorrendo em diversos tipos de habitats dentro da caverna (Peck, 1975; Ferreira e Martins, 2001). Algumas espécies de caverna são altamente especializadas e adaptadas a condições específicas encontradas apenas nesse tipo de ambiente (Sket, 2008), dependendo de alta umidade, reduzida luminosidade ou escuridão total (Souza-Silva et al. 2021). Por outro lado, existem espécies de caverna com ampla tolerância de habitat, que podem ser encontradas em diferentes partes desse ambiente, ocupando uma variedade de nichos ecológicos (Prous et al. 2004; Tobin et al. 2013; Mammola et al. 2017; Kozel et al. 2019; Lunghi and Manenti, 2020; Souza-Silva et al., 2021).

Assim, a influência da distância da entrada sobre a composição da fauna pode ser devido ao fato da presença de um gradiente de condições e recursos desde a entrada até áreas mais profundas das cavernas, que criam distintos micro habitats ocupado por distintas espécies (Moseley 2009; Tobin et al. 2013; Lunghi et al. 2014; Prous et al. 2015; Mammola e Isaia 2018; Lunghi e Manenti 2020).

Em relação a influência da umidade na composição da fauna, estudos tem mostrado que ambientes mais úmidos em cavernas podem suportar uma maior diversidade de espécies, como

invertebrados, fungos e bactérias, em comparação com ambientes secos (Culver e Pipan, 2009; Moldovan et al. 2014) e conseqüentemente mais espécies de invertebrados (Souza-Silva et al. 2021). Isso ocorre pelo fato que a presença de umidade atua como um recurso fundamental para a sobrevivência desses organismos, e conseqüentemente aumentar a disponibilidade de recursos, o que aumenta a riqueza (Howarth, 1983; Simões et al. 2015; Souza-Silva et al. 2021). Muitos invertebrados de cavernas apresentam alto grau de especialização em relação as condições de umidade, o que as faz selecionar áreas mais estáveis nas cavernas, que geralmente estão localizadas em áreas mais profundas e são normalmente oligotróficos (Novak et al. 2012; Tobin et al. 2013).

A influência da porcentagem de hardpan sobre a composição da fauna nas cavernas pode dever-se ao fato de ela afetar a disponibilidade de microhabitats e recursos para os organismos. Algumas espécies podem preferir áreas mais homogêneas com maior presença de hardpan, enquanto outras podem preferir locais mais heterogêneos com menos hardpan (Souza-Silva et al. 2021). Isso pode levar a variações na composição da fauna dentro de uma caverna ou entre cavernas, com diferentes características de habitat e predominância de um único tipo de substrato (Souza-Silva et al. 2021, Furtado-Oliveira et al. 2022).

A influência da porcentagem de fezes de animais na composição da fauna de invertebrados nas cavernas, pode dever-se ao fato que estes elementos orgânicos representam importante fontes de recursos alimentares, abrigo e locais para reprodução (Ferreira e Martins 1999; Ferreira. 2019). Além disto, estes elementos permitem uma intrincada rede de interações capaz de moldar não somente as interações entre as espécies, mas toda a estrutura das comunidades (Souza-Silva et al. 2011; Ferreira 2019). Uma ampla diversidade de invertebrados como, minhocas, moluscos, colêmbolos, aranhas, ácaros, besouros e outros organismos, alimentam-se desses resíduos e desempenham um papel fundamental na ciclagem destes detritos, que são presas para outras espécies.

Além disso, as fezes de animais que utilizam cavernas também contribuem para a manutenção da diversidade e abundância dos invertebrados (Ferreira et al. 1999; Pichorim 2002; Souza-Silva et al. 2011). Morcegos e animais terrestres depositam fezes nas cavernas, fornecendo uma fonte adicional de nutrientes para os organismos invertebrados. As fezes podem conter restos de alimentos não digeridos e microrganismos que servem de alimento para os invertebrados. Além disso, as fezes podem fornecer micro habitats úmidos e protegidos, que são essenciais para a sobrevivência de certas espécies de invertebrados (Souza-Silva et al. 2011). Portanto, o guano e as fezes de animais desempenham um importante papel na estruturação de comunidades das cavernas, sustentando teias alimentares e contribuindo para a diversidade e

abundância dos invertebrados subterrâneos. Esses resíduos orgânicos são uma fonte de nutrientes essenciais e fornecem condições favoráveis para a sobrevivência e reprodução de várias espécies (Ferreira et al. 2019).

Considerações finais

Constatamos que existe diferença de similaridade entre as espécies de diferentes regiões, tanto em escala local quanto em escala regional. Esses resultados indicam que as comunidades presentes nessas cavernas são distintas, apesar das cavernas serem geralmente consideradas ambientes subterrâneos homogêneos e mais simplificados em comparação com os ambientes de superfície. Além disso, com esse estudo podemos perceber que microescalas são mais sensível para detecção de fatores ambientais que influencia a fauna, enquanto áreas maiores, como setores, conseguem amostrar maior riqueza de espécies. Essas descobertas ressaltam a importância dos fatores locais e de diferentes substratos na promoção da diversidade biológica e dos ecossistemas.

À medida que exploramos as comunidades, é crucial reconhecer que cada espécie responde de maneira única às influências do habitat. Portanto, nosso objetivo é compreender parcialmente o nicho de cada espécie, mas dentro do contexto da comunidade, com vistas ao conhecimento aplicado à conservação. Essas descobertas têm implicações significativas para a conservação e manejo desses ecossistemas subterrâneos únicos.

Para desenvolver estratégias mais efetivas de preservação da biodiversidade das cavernas africanas, é fundamental aprofundar nosso entendimento sobre como as comunidades respondem aos fatores ambientais, considerando adequadamente a escala de estudo. Isso envolve a identificação e proteção de habitats críticos, a promoção da conectividade entre diferentes micro-habitats e a garantia da disponibilidade de recursos essenciais para a sobrevivência das espécies a longo prazo. Essas medidas de conservação são essenciais para preservar a riqueza biológica e a singularidade dos ecossistemas subterrâneos das cavernas africanas. Através desses esforços, poderemos assegurar a manutenção desses ambientes únicos e a sobrevivência das espécies que neles habitam.

No entanto, é importante destacar que, apesar dos resultados significativos encontrados, este estudo possui algumas limitações. Por exemplo, certos fatores ambientais relevantes podem não ter sido coletados ou considerados nesta análise, o que poderia influenciar ainda mais as variações observadas. Sugerimos que futuras pesquisas explorem essas lacunas, incorporando uma gama mais ampla de variáveis e escalas, a fim de obter uma visão mais completa e precisa

da interação entre substratos, fauna, variáveis ambientais e interações biológicas.

Referências

- Alvarenga D, Sousa-Silva M, Ferreira RL (2020). "Trogloregions: Delimiting subterranean faunistic identities in Afrotropics and Neotropics." <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-53597/v1>
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008). PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. Massey University, Albany Campus, Auckland: New Zealand.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. (2009). *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Artmed editora.
- Bregović P, Zgmajster M. (2016). Understanding hotspots within a global hotspot – identifying the drivers of regional species richness patterns in terrestrial subterranean habitats. *Biodiversity and Conservation*, 9(4), 268-281. doi:10.1007/s10531-016-1065-1
- Canedoli C, et al. "Integrating landscape ecology and the assessment of ecosystem services in the study of karst areas." *Landscape Ecology* (2022): 1-19. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01351-2>
- Cardoso P. (2012). Diversity and community assembly patterns of epigean vs. troglobiont spiders in the Iberian Peninsula. *International Journal of Speleology*, 41(1), 83-94.
- Cardoso P, Erwin TL, Borges PA, New, TR. (2011). The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological conservation*, 144(11), 2647-2655. DOI: 10.1016/j.biocon.2011.07.024.
- Cardoso RC, Ferreira RL, Souza-Silva M (2022) Multi-spatial analysis on cave ecosystems to predict the diversity of subterranean invertebrates. *Basic and Applied Ecology* 65:111-122. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.11.007>
- Clarke KR, Gorley RN, Somerfield PJ, Warwick RM (2014). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 3rd edn. PRIMER-E, Plymouth.
- Culver DC, Pipan T. (2009). *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats*. Oxford University Press.
- Culver DC, Pipan T. (2019). *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press.
- Culver, DC et al. (2021). An overview of subterranean biodiversity hotspots. *Diversity*, 13(10), 487. doi:10.3390/d13100487
- Christiansen KA (1962). Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*

- Mem. 2, 76-78.
- Christman MC, Culver DC (2001). The relationship between cave biodiversity and available habitat. *Journal of Biogeography*, 28(3), 367-380. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00528.x>
- Bento DM et al. (2021). Subterranean “oasis” in the Brazilian semiarid region: neglected sources of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 30, 3837-3857. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02273-0>
- Deharveng L, Bedos A (2012). Diversity patterns in the tropics. In: *Encyclopedia of caves*. Academic Press, pp. 238-250
- Ferreira RL, Martins RP(1999). "Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves." *Tropical zoology* 12.2: 231-252. <https://doi.org/10.1080/03946975.1999.10539391>
- Ferreira RL, Martins RP. "Cavernas em risco de extinção." (2001).
- Ferreira RL, Horta LCS (2001). Natural and human impacts on invertebrate communities in Brazilian caves. *Revista Brasileira de Biologia*, 61, 7-17. DOI: 10.1590/S0034-71082001000100002
- Ferreira RL, Thais GP (2019). "Species-area model predicting diversity loss in an artificially flooded cave in Brazil." *International Journal of Speleology* 48.2: 4. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.2.2244>
- Ferreira RL, Berbert-Born M, Souza-Silva M (2023) The Água Clara Cave System in Northeastern Brazil: The Richest Hotspot of Subterranean Biodiversity in South America. *Diversity*, 15:761. <https://doi.org/10.3390/d15060761>
- Furtado Oliveira L et al. "Recreational caving impacts of visitors in a high-altitude cave in Bolivian Andes: main effects on microhabitat structure and faunal distribution." *International Journal of Speleology* 51.2 (2022): 2. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.51.2.2418>
- Google LLC. 2019. Google Earth Pro. Google LLC, Mountain View.
- Humphreys WF (1991). "Experimental re-establishment of pulse-driven populations in a terrestrial troglobite community." *The Journal of Animal Ecology*: 609-623. <https://doi.org/10.2307/5301>
- Jaffé R et al. "Conserving relics from ancient underground worlds: assessing the influence of cave and landscape features on obligate iron cave dwellers from the Eastern Amazon." *PeerJ* 6 (2018): e4531.
- Kneitel JM, Jonathan MC. "Trade- offs in community ecology: linking spatial scales and

- species coexistence." *Ecology letters* 7.1 (2004): 69-80. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00551.x>
- Kozel P, Pipan T, Mammola S, Culver DC, Novak T. (2019). Distributional dynamics of a specialized subterranean community oppose the classical understanding of the preferred subterranean habitats. *Invertebrate Biology*, 138(3), e12254
- Koppen W (1936). *Das geographische System de Klimate. Handbuch der klimatologie.*
- Lewinsohn TM, Freitas AVL, Prado PI (2005). Conservation of terrestrial invertebrates and their habitats in Brazil. *Conservation Biology*, 19(3), 640-645. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2005.00114.x
- Lunghi E, Manenti R, Ficetola GF (2014). Do cave features affect underground habitat exploitation by non-troglobite species? *Acta Oecologica*, 55, 29-35. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.09.007>
- Lunghi E, Raoul M. "Cave communities: From the surface border to the deep darkness." *Diversity* 12.5 (2020): 167. <https://doi.org/10.3390/d12050167>
- Malard F, et al. (2009). Diversity patterns of stygobiotic crustaceans across multiple spatial scales in Europe. *Freshwater Biology*, 54(4), 756-776. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02123.x>
- Malmqvist B (2002). Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater biology*, 47(4), 679-694.
- Mammola S, Isaia M (2018). Day–night and seasonal variations of a subterranean invertebrate community in the twilight zone. *Subterranean Biology*, 27, 31-51. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.27.28909>
- Mammola S (2019). Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. *Ecography*, 42(7), 1331-1351. 10.1111/ecog.03905
- Mammola S, Amorim IR, Bichuette ME, Borges PA, Cheeptham N, Cooper SJ...Cardoso P (2020). Fundamental research questions in subterranean biology. *Biological Reviews*, 95(6), 1855-1872. <https://doi.org/10.1111/brv.12642>
- Mammola S, Cardoso P, Angyal D, Balázs G, Blick T, Brustel, H., ... Isaia M (2019). Local-versus broad-scale environmental drivers of continental β -diversity patterns in subterranean spider communities across Europe. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1914), 20191579. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1579>
- Mammola S, Chiappetta N, Giachino PM, Antić D, Zapparoli M, Isaia M (2020). Exploring the homogeneity of terrestrial subterranean communities at a local spatial scale. *Ecological Entomology*, 45(5), 1053–1062. <https://doi.org/10.1111/een.12883>

- Manenti R, Lunghi E, Ficetola FG. "Cave exploitation by an usual epigeal species: a review on the current knowledge on fire salamander breeding in cave." *Biogeographia* 32.1 (2017): 31-46. <https://dx.doi.org/10.21426/B632136017>
- Margules CR, Robert LPr. "Systematic conservation planning." *Nature* 405.6783 (2000): 243-253.
- Matthaei CD, Townsend CR (2000). Long-term effects of local disturbance history on mobile stream invertebrates. *Oecologia*, 125, 119-126.
- Moldovan, OT, Popa I, Giurginca A, Moldovan M (2014). Influence of some environmental factors on invertebrate communities in Romanian caves. *North-Western Journal of Zoology*, 10(1), 141-150.
- Moldovan OT, Kovac L, Halse S (2018). *Cave ecology*. Basel, Switzerland: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-98852-8>.
- Moseley Max (2009). "Size matters: scalar phenomena and a proposal for an ecological definition of 'cave'." *Cave and Karst Science* 35.3: 89-94.
- Nicolosi G, Mammola S, Costanzo S, Sabella G, Cirrincione R, Signorello G, Isaia M. (2021). Microhabitat selection of a Sicilian subterranean woodlouse and its implications for cave management. *International Journal of Speleology*, 50(1), 53-63.
<https://doi.org/10.5038/1827-806X.50.1.2370>
- Niemiller ML, Kirk SZ (2013). "Patterns of cave biodiversity and endemism in the Appalachians and Interior Plateau of Tennessee, USA." *PLoS One* 8.5: e64177. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064177>
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H, Oksanen MJ (2013). Package 'vegan'. *Community Ecology Package*, Version, 2(9), 1–295.
- Oliver I, Beattie AJ (1996a). Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology*, 10(1), 99-109. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10010099.x>
- Oliver I, Beattie A J (1996b). Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications*, 6(2), 594-607. <https://doi.org/10.2307/2269394>
- Olson DM et al. "Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity." *BioScience* 51.11 (2001): 933-938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Pacheco GSM, Souza-Silva M, Cano E, Ferreira RL (2020). The role of microhabitats in

- structuring cave invertebrate communities in Guatemala. *International Journal of Speleology*, 49(2): 161-169. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.49.2.2333>
- Peck SB (1976). The effect of cave entrances on the distribution of cave-inhabiting terrestrial arthropods. *International Journal of Speleology*, 8(4), 309-321.
<http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.8.4.1>
- Pellegrini TG, Sales LP, Aguiar P, Ferreira RL (2016). Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. In *Subterranean Biology* (Vol. 18, pp. 17–38). Pensoft Publishers. <https://doi.org/10.3897/SUBBTBIOL.18.8335>
- Pichorim M (2002). "The breeding biology of the Biscutate Swift (*Streptoprocne biscutata*) in southern Brazil." *Ornitologia Neotropical* 13.1 (2002): 61-84.
- Prous X, Ferreira RL, MartinsvRP (2004). Ecotone delimitation: Epigeal–hypogean transition in cave ecosystems. *Austral Ecology*, 29(4), 374-382. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01373.x>
- Prous X, Ferreira RL, Jacobi CM (2015). The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. *International Journal of Speleology*, 44,177-189.
- Rabelo LM, Souza-Silva M, Ferreira R L (2018). Priority caves for biodiversity conservation in a key karst area of Brazil: comparing the applicability of cave conservation indices. *Biodiversity and conservation*, 27, 2097-2129. DOI: 10.1007/s10531-018-1565-x.
- Rasband WS (1997). ImageJ (Version 1.51). US National Institutes of Health, Bethesda, MD. Recuperado de <https://imagej.nih.gov/ij/>
- Schneider K, Christman MC, Fagan WF (2011). The influence of resource subsidies on cave invertebrates: Results from an ecosystem-level manipulation experiment. *Ecology*, 92(3), 765–776. DOI: 10.1890/10-0157.1
- Sharratt NJ, Picker MD, Samways MJ (2000) The invertebrate fauna of the sandstone caves of the Cape Peninsula (South Africa): patterns of endemism and conservation priorities. *Biodiversity & Conservation* 9:107-143. <https://doi.org/10.1023/A:1008968518058>
- Simões MH, Souza-Silva M, Ferreira RL (2015) Cave physical attributes influencing the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. *Subterr Biol* 16:103–121. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.16.5470>
- Sket B (2008). Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History*, 42(21-22), 1549–1563. DOI: 10.1080/00222930801995762
- Souza-Silva M Martins RP, Ferreira RL (2011). Trophic dynamics in a neotropical limestone cave. *Subterranean Biology*, 9, 127-138. doi: 10.3897/subtbiol.9.2515
- Souza-Silva M, Martins RP, Ferreira, RL (2015). Cave conservation priority index to adopt a

- rapid protection strategy: a case study in Brazilian Atlantic rain forest. *Environmental Management*, 55, 279-295. <https://doi.org/10.1007/s00267-014-0414-8>
- Souza-Silva M, Cerqueira RFV, Pellegrini TG, Ferreira RL (2021). Habitat selection of cave-restricted fauna in a new hotspot of subterranean biodiversity in Neotropics. *Biodiversity and Conservation*, 30(14), 4223–4250. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02302-8>
- Souza-Silva M, Iniesta LFM, Ferreira, RL (2020). Cave lithology effect on subterranean biodiversity: A case study in quartzite and granitoid caves. *Acta Oecologica*, 108(103645), 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103645>
- Silva, M. S., Ratton, P., de Almeida Zampaulo, R., & Ferreira, R. L. (2017). Is an outstanding environment always preserved? When the most diverse cave in subterranean species becomes one of the most endangered in a landscape. *Revista Brasileira de Espeleologia*, 2, 22-48.
- Sovie AR, Benjamin WT, Farmer B. "Understanding karst landscape evolution through ecosystems: cave connectivity and isolation." *Carbonates and Evaporites* 37.1 (2022): 8. <https://doi.org/10.1007/s13146-021-00751-4>
- Stoch F, Galassi DMP (2010). Stygobiotic crustacean species richness: a question of numbers, a matter of scale. Fifty years after the ‘‘Homage to Santa Rosalia’’: Old and new paradigms on biodiversity in aquatic ecosystems, 217-234.
- Tobin BW, Hutchins BT, Schwartz BF (2013). Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave. *International Journal of Speleology*, 42(3), 203-214. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.42.3.4>
- Turner MG. "Spatial and temporal analysis of landscape patterns." *Landscape ecology* 4 (1990): 21-30. <https://doi.org/10.1007/BF02573948>
- Vellend M. "Conceptual synthesis in community ecology." *The Quarterly review of biology* 85.2 (2010): 183-206.
- Wynne JJ, Howarth FG, Mammola S, Ferreira RL, Cardoso P, Lorenzo TD, Zhao Y (2021). A conservation roadmap for the subterranean biome. *Conservation Letters*, 14(5), e12834. DOI: 10.1111/conl.12834
- Wynne JJ, Howarth FG, Sommer S, Dickson BG (2019). Fifty years of cave arthropod sampling: Techniques and best practices. *International Journal of Speleology*, 48(1), 33–48. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.1.2231>
- Wilson E O (1988). *Biodiversity*. National Academy, Washington.
- Whittaker RH (1952). "A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky

- Mountains." *Ecological monographs*: 22.1 2-44. <https://doi.org/10.2307/1948527>
- Whittaker RH (1960). *Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California*. *Ecological monographs*, 30(3), 279-338.
- Zagmajster M et al. (2014). Geographic variation in range size and beta diversity of groundwater crustaceans: insights from habitats with low thermal seasonality. *Global ecology and biogeography*, 23(10), 1135-1145.

Duplamente invisíveis: lacunas de conhecimento na ocorrência de espécies troglóbias no continente africano

Artigo elaborado de acordo com as normas da revista Artigo elaborado de acordo com as normas da revista International Journal of Speleology

Lais de Oliveira Furtado*¹

ORCID: 0000-0001-6747-35801 (laiz_furtado@yahoo.com.br) Rodrigo Antônio Castro

Souza (rodrigodesouzaac@gmail.com)²ORCID: 0000-0002-3439-9991

Rodrigo Lopes Ferreira ¹

ORCID: 0000-0003-3288-4405 (drops@dbi.ufla.br)Marconi Souza-Silva¹

ORCID: 0000-0002-3184-5319 (marconisilva@dbi.ufla.br)

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

² - Laboratório de Macroecologia e Conservação da Biodiversidade, Departamento de Botânica e Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Mato Grosso, Brasil, CEP 78060-900

* laiz_furtado@yahoo.com.br

Resumo

A compreensão da distribuição da biodiversidade é crucial para ecólogos, biogeógrafos e conservacionistas, mas ainda enfrenta desafios resultantes da falta de conhecimento e lacunas na compreensão das distribuições geográficas de muitas espécies. Os habitats subterrâneos abrigam uma fauna peculiar e diversa, mas ainda são pouco estudados e enfrentam dificuldades de acesso e pesquisa. O continente africano, com sua ampla diversidade de ecossistemas, também apresenta uma rica biodiversidade subterrânea, embora ainda pouco explorada. Esse estudo busca listar e analisar as espécies troglóbias africanas e verificar se o conhecimento científico sobre essas espécies é influenciado por fatores de acessibilidade. A hipótese é de que haja maior conhecimento em locais mais acessíveis, próximos a centros urbanos e na região norte do continente, devido à proximidade do continente europeu. Os resultados confirmaram que áreas próximas a cidades e rodovias influenciam o registro de espécies troglóbias devido à maior acessibilidade e logística. A pesquisa científica sobre fauna subterrânea ainda é limitada devido à dificuldade de acesso e condições extremas desses ambientes. Regiões menos desenvolvidas e com conflitos tendem a ser negligenciadas em termos de pesquisa. A falta de incentivos e recursos também contribui para as lacunas de conhecimento. O estudo destaca a importância de expandir pesquisas abrangentes em diferentes regiões e grupos taxonômicos, a fim de compreender melhor e conservar a biodiversidade subterrânea, especialmente diante das ameaças globais emergentes, como as mudanças climáticas e a perda de habitat.

Palavras-chave: Lacunas de conhecimento, troglóbios, estigóbios, África.

Introdução

Compreender a distribuição da biodiversidade no espaço e no tempo representa um dos principais desafios para ecólogos, biogeógrafos e conservacionistas (Oliveira et al., 2016). Uma compreensão sólida das distribuições das espécies é crucial para a compreensão das causas que determinam os padrões atuais de biodiversidade (Gaston, 2000) e para orientar estratégias eficazes de conservação e planejamento (Kujala et al., 2018; Meyer et al., 2015).

No entanto, o conhecimento sobre a biodiversidade se distribui de forma desigual ao longo do espaço geográfico (Hughes et al., 2021) e enfrenta desafios persistentes conhecidos como deficiências Linneanas e Wallaceanas (Lomolino, 2004; Whittaker et al., 2005; Brown & Lomolino, 1998). A deficiência Linneana refere-se à grande porcentagem de espécies que ainda não foram formalmente descritas, enquanto a deficiência Wallaceana abrange a compreensão limitada das distribuições geográficas da maioria dos táxons. Essas limitações no conhecimento da biodiversidade representam obstáculos significativos que precisam ser superados para uma melhor compreensão e conservação efetiva dos ecossistemas (Bottrill et al., 2009; Wilson & Law, 2016).

Os habitats subterrâneos estão entre os ambientes terrestres menos conhecidos do nosso planeta (Ficetola et al., 2019). Cavernas apresentam possibilidades para estudos da biodiversidade, sendo considerados ecossistemas mais simplificados e estáveis quando comparados aos ambientes de superfície, representando, assim, ambientes mais similares em largas escalas (Gunn, 2004). Associados a esses habitats existe uma fauna peculiar e diversa, com diferentes ordens taxonômicas e até mesmo classes, ocorrendo em cavernas com apenas alguns quilômetros de distância (Culver et al., 2013). Muitos táxons subterrâneos podem apresentar elevado endemismo, e merecem atenção especial de conservação, e isso inclui a necessidade de entender os processos e impulsionadores subjacentes por trás da biodiversidade subterrânea e dos seus padrões (Gunn, 2004).

Culver e Holsinger (1992) estimaram que devem existir entre 50.000 e 100.000 espécies estritamente cavernícolas em todo o mundo, a maioria das quais ainda não foi descritas, especialmente nos trópicos (Culver et al., 2021). Algumas explicações possíveis para a carência de estudos nesses ambientes é a falta de conhecimento sobre a ocorrência e inacessibilidade intrínseca desses ecossistemas (Ficetola et al., 2019; Mammola et al., 2019). A falta de

informações consistentes sobre a distribuição geográfica de cavernas, gera lacunas que também impactam diretamente os esforços de conservação da fauna nestes ecossistemas (Ficetola et al., 2019; Mammola et al., 2019). Atualmente, surgiu um termo para descrever essa deficiência no conhecimento, denominada “lacuna Racovitzana”, em homenagem ao naturalista Romeno Emil Racoviță, considerado o “fundador” da Biologia subterrânea moderna (Tabacaru et al., 2018, Ficetola et al., 2019). Além disso, impedimentos à pesquisa também contribuem para a falta de informação sobre esses locais (Mammola et al., 2021). Todos esses fatores dificultam a implementação de ações de conservação com boa relação custo-benefício, principalmente nos países em desenvolvimento, como é o caso da maioria dos países do continente africano.

A África abrange uma ampla gama de latitudes, desde temperadas até tropicais, e possui uma grande diversidade de ecossistemas, o que a torna um continente extremamente diversificado em termos de biodiversidade. Embora poucas áreas tenham sido exploradas do ponto de vista bioespeleológico, os resultados obtidos até o momento revelam uma considerável diversidade subterrânea (Gunn, 2004).

As pesquisas bioespeleológicas nesse continente tiveram início nas primeiras décadas do século XX, concentrando-se principalmente no leste (Etiópia, Quênia e Somália), norte (especialmente Marrocos) e sul da África (Namíbia e África do Sul), além de Madagascar. Os pesquisadores exploraram esses territórios e coletaram uma quantidade significativa de material zoológico. Dois zoólogos franceses, C. Alluaud e R. Jeannel, foram pioneiros na pesquisa e descrição da fauna subterrânea africana. Em 1911 e 1912, visitaram países africanos, coletando espécimes de animais invertebrados endêmicos de cavernas (troglóbios), sendo os primeiros a identificar os estigobiontes (cavernícolas aquáticos obrigatórios) da África (Gunn, 2004).

Os resultados de suas pesquisas foram publicados na obra *Biospeologica* (Jeannel & Racovitza, 1914), que apresenta a primeira revisão das diversas cavernas africanas e sua fauna. Na década de 1950, pesquisadores franceses conduziram extensas pesquisas em Madagascar, enquanto pesquisadores franceses e marroquinos retomaram recentemente as atividades de pesquisa no norte da África. Na África Austral, pesquisadores da Namíbia e da África do Sul também têm se dedicado aos estudos de fauna cavernícola. No início do século XX e posteriormente, na década de 1970, pesquisadores italianos coletaram dados e apresentaram aspectos bioespeleológicos da Etiópia e da Somália. No entanto, a pesquisa bioespeleológica em outras partes do continente tem sido esporádica e dispersa (Gunn, 2004).

As cavernas africanas abrigam vários grupos de animais, com muitos troglófilos e troglógenos, mas apenas alguns troglóbios. Já os estigobiontes, estigófilos e estigógenos são mais numerosos, principalmente em áreas cársticas, desenvolvidas no calcário depositado

durante as invasões marinhas do Cretáceo, há aproximadamente 100 milhões de anos. Em alguns casos, como os anfípodas e isópodos do leste e sul da África, esses grupos são aparentemente os únicos representantes taxonômicos da região (Gunn, 2004).

Embora o continente ainda não tenha sido amplamente explorado do ponto de vista bioespeleológico, a lista de animais subterrâneos africanos é relativamente extensa, mas pode certamente ser ampliada quando se considera a enorme área do continente (Gunn, 2004). Aqui, compilamos uma lista de espécies troglóbias (terrestres e aquáticas) africanas levantada a partir da literatura disponível, e testamos se o conhecimento de distribuição destas é enviesado por fatores de acessibilidade. Nós hipotetizamos que haverá maior conhecimento da ocorrência de espécies troglóbias em locais mais acessíveis, isto é, próximos a centros urbanos e estradas.

Metodologia

Compilação dos dados de distribuição de espécies troglóbias terrestres e aquáticas

Seguindo metodologia proposta por Mammola et al. (2022), conduzimos uma revisão sistemática da literatura para reunir uma lista de espécies restritas ao ambiente subterrâneo, incluindo sistemas subterrâneos terrestres, de água doce e marinhas.

A priori trabalhos clássicos como: *An annotated checklist of freshwater stygobiotic crustaceans of Africa and Madagascar* (Tuekam Kayo et al., 2012) e *Enciclopedia Biospeologica* (Juberthie & Decu, 2001), foram incluídos. Em seguida, cruzamos o banco de dados das listas de espécies com uma revisão sistemática feita na plataforma *Web of Science* dividida em três passos:

i) Busca exploratória: diferentes termos de pesquisa foram utilizados para refinar o procedimento de busca na literatura e, com base nesse ensaio exploratório, refinamos os termos de pesquisa para minimizar o número de referências irrelevantes (Mammola et al., 2022). O uso de termos de pesquisa amplos como: habitat subterrâneo, água subterrânea, cave-dwelling, obligate subterranean, aquatic obligate subterranean resultou em um elevado número de artigos científicos. Por exemplo, uma busca com o termo “habitat subterrâneo” rendeu mais de 50 artigos, muitos dos quais não apresentaram dados relevantes para nossa pesquisa, referindo-se a assuntos arqueológicos, paleontológicos, medicinais, animais vertebrados ou outras regiões que não estão localizadas no continente africano.

ii) Termos-chave: utilizamos as palavras chaves troglobiotic, troglobiont, stygobiotic, stygobiont. Cada palavra-chave foi usada separada e adicionamos o país para uma busca mais detalhada, exemplo: *Morocco troglobiotic*, *Morocco troglobiont*, *Morocco*

stygobiotic, *Morocco stygobiont*. Assim, a pesquisa com estes termos foi realizada para cada país da África independentemente.

iii) Triagem e compilação dos dados: realizamos a triagem inicial fazendo seleções independentes com base em títulos e resumos. Se fosse evidente que um determinado estudo não apresentava dados sobre fauna estritamente subterrânea, o artigo não era contabilizado.

Posteriormente, examinamos os textos completos das referências retiradas da triagem para determinar se elas abordavam a temática de nossa pesquisa. Durante a etapa de inclusão dos dados dos artigos, as espécies, localidades e suas coordenadas (quando disponíveis) eram adicionadas à lista. Observações adicionais relevantes também eram incluídas. No entanto, os dados que continham informações inconsistentes, como a falta de informações sobre a ocorrência da espécie ou ocorrências duvidosas, espécies de outros países, foram excluídos da análise.

Fatores de Acessibilidade

Para representar os fatores de acessibilidade com potencial relação ao viés no conhecimento da distribuição de troglóbios (nossa variável resposta), utilizamos as informações referentes a: *i*) distância de centros urbanos (km); *ii*) distância de estradas (rodovias federais, estaduais e outras estradas) (km); *iii*) aeroportos (km) e *iv*) e distância de rios navegáveis (km) (hidrovias, rios de médio porte e lagos). A partir da utilização de camadas ‘shapefile’ disponíveis na plataforma Natural Earth (<https://www.naturalearthdata.com/>)

Análise de Dados

Nós utilizamos de uma estrutura bayesiana proposta por Zizka et al. (2020) que comparam a distribuição estatística de distância observada em um conjunto de dados (dados de ocorrência de espécies troglóbias) com uma distribuição esperada simulada por amostragens aleatórias (Zizka et al., 2020) dentro de nossa área de estudo. Primeiramente, avaliamos o peso posterior (a força do viés) gerado pela presença de cada fator de acessibilidade testado dentro da nossa área de estudo. Em seguida, avaliamos a relação da taxa de amostragem (número de troglóbios conhecidos por ‘grid’) em função da distância (km) para cada fator de acessibilidade, de acordo com o modelo bayesiano construído. Além disso, realizamos projeções espaciais dos efeitos combinados entre os fatores de acessibilidade que apresentam maior vieses e as taxas de amostragem estimadas para os registros de ocorrência de espécies.

Para construção dos modelos e mapas, utilizamos o continente africano (área de estudo) como limite de corte para todos os fatores de acessibilidade, onde trabalhamos com uma resolução espacial de grids de ~50 x 50 km (0.5°). Resoluções mais finas foram desconsideradas

em função de muitas ocorrências terem sido oriundas de coordenadas aproximadas e localidades descritivas. Além disso, resoluções muito precisas demandam um elevado tempo de processamento e memória computacional (Zizka et al., 2020). Os ‘shapefiles’ e os dados de ocorrências das espécies foram convertidos para o sistema de coordenadas geográficas com datum WGS84 antes das filtragens e análises. Todas as análises foram realizadas em ambiente R (R Development Core Team, 2022). Os modelos bayesianos de vieses de distribuição das cavernas foram construídos usando o pacote ‘sampbias’ (Zizka et al., 2020). Os mapas foram feitos através dos softwares QGIS 3.4 (Free, 2022) e Inkscape (Inkscape Team, 2022).

Por fim, analisamos nosso conjunto de dados utilizando três categorias: i) analisando espécies em geral (troglóbias terrestres e aquáticas em conjunto), ii) considerando somente espécies troglóbias terrestres e iii) considerando somente espécies troglóbias aquáticas (estigóbias).

Para verificar as densidades de distribuição das ocorrências de espécies troglóbias e estigóbias, construímos mapa de Kernel utilizando a técnica de análise de densidade de Kernel (Kernel Density). Para delimitar as áreas de influência, foi utilizado buffer com um intervalo de 200 quilômetros para cada buffer, levando em consideração a escala continental. A sobreposição das áreas foi calculada utilizando a ferramenta Intersect do ArcGIS. Os tamanhos das áreas foram gerados automaticamente e expressos em metros quadrados (m²) e posteriormente convertidos para quilômetros quadrados (km²) (McCoy et al., 2001). Foram elaborados três mapas: um considerando somente as espécies troglóbias, outro considerando somente as estigóbias e um geral, considerando todos os registros.

Resultados

No total, identificamos 369 espécies troglóbias, 95 em *AN ANNOTATED CHECKLIST OF FRESHWATER STYGOBIOTIC CRUSTACEANS OF AFRICA AND MADAGASCAR*, 255 na *Encyclopaedia Biospeologica*, 19 no *Web of Science*. Desse último 35 foram considerados relevantes para inspeção de texto completo com base na triagem de títulos e resumos, dos quais 19 estudos satisfizeram nossos critérios de inclusão (citava ou descrevia espécies troglóbias e estigóbias, continha a localidade tipo e/ou região de ocorrência e ainda não haviam aparecido nas outras listas consultadas).

Das 369 espécies troglóbias, 71% ocorrem em ambientes aquáticos e 29% terrestres (Figura 1), pertencentes a 6 filos: Arthropoda (347), Mollusca (16), Platyhelminthes (3), Annelida (2) e Onychofora (1). E 17 classes, Malacostraca (190), Copepoda (50), Insecta (36),

Arachnida (32), Gastropoda (16), Maxillopoda (14), Collembola (5), Diplopoda (5), Ostracoda (4), Crustacea (3), Trepaxonemata (3), Turbellaria (3), Chilopoda (2), Clitellata (2), Entognatha (2), Myriapoda (1) e Udeonychophora (1). Isopoda (71), Amphipoda (69), Harpacticoida (36), Bathynellacea (27), Coleoptera e Cyclopoida (23) foram as ordens mais ricas (Figura 1).

Dos 59 países do continente africano, 32 apresentaram ocorrência de espécies troglóbias. Os países que apresentam maior riqueza foram: Marrocos (92), Madagascar (64), Argélia (45), África do Sul (34), Namíbia (16). O mapa de Kernel, foi notado uma maior densidade de ocorrências de espécies troglóbias, tanto terrestres quanto aquáticas, na região norte do continente, em Madagascar, Namíbia e África do Sul. Regiões centrais do continente não possuem nenhuma ocorrência (Figura 2).

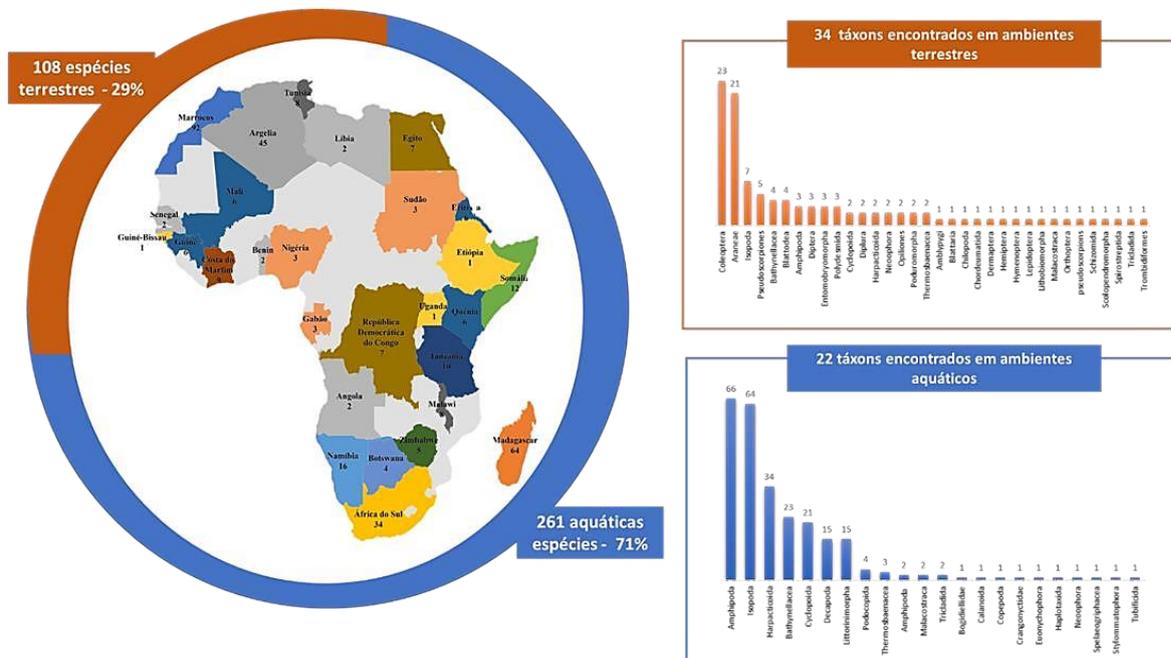


Figura 1: registro de ocorrência de espécies troglóbias por país e riqueza de táxons nos ambientes aquáticos e terrestres.

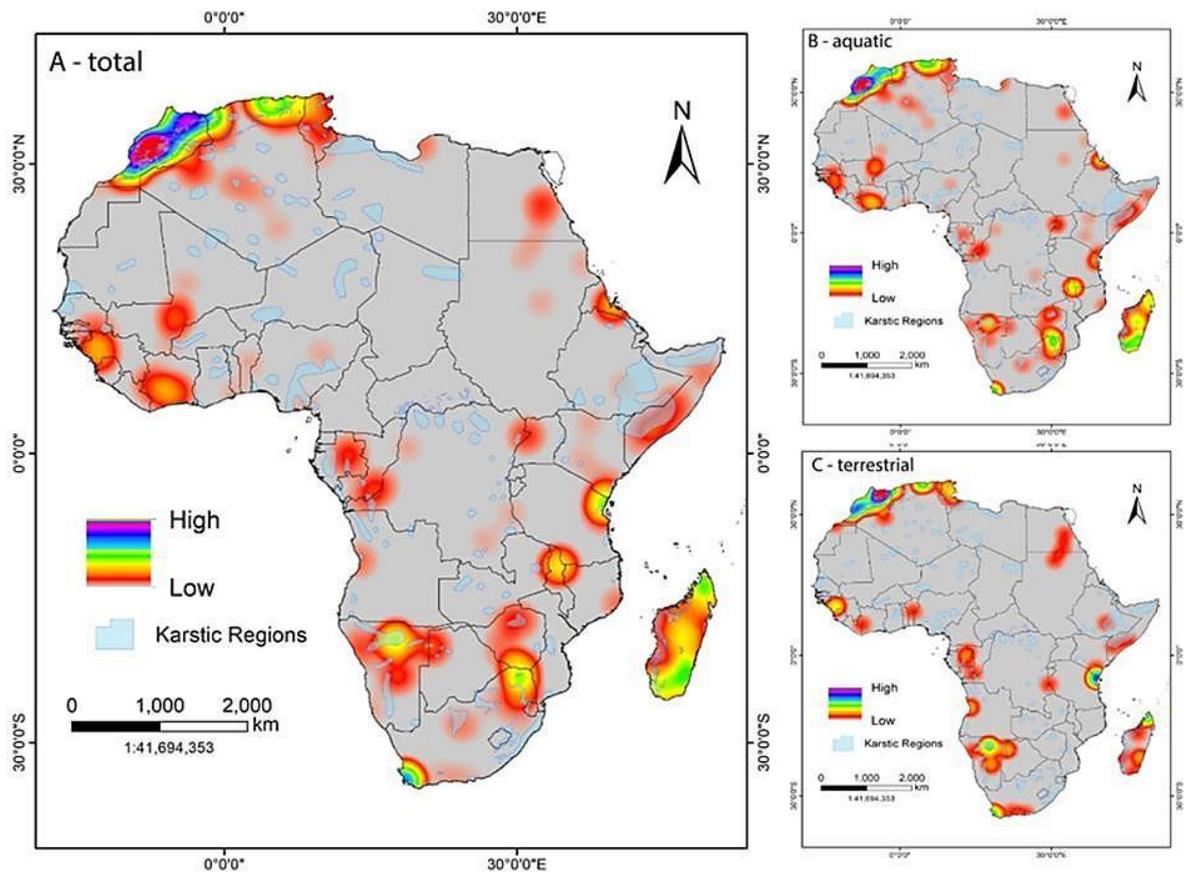


Figura 2: densidade de Kernel para áreas de ocorrência das espécies estritamente cavernícolas por país. A: Espécies em ambientes terrestres e aquáticos. B: Espécies troglóbias exclusivamente em ambientes aquáticos. C: Espécies troglóbias exclusivamente em ambientes terrestres. As cores indicam a frequência de ocorrência, variando de alta (rosa) a baixa (vermelha). Observa-se uma predominância de ocorrência de espécies nas regiões norte do continente, Madagascar e África do Sul, mesmo em diferentes ambientes.

Fatores de Acessibilidade e Infraestrutura

O modelo geral (estigóbios+troglóbios) apresentara maior peso para o fator distância de “centros urbanos” (cities) e “estradas” (roads), indicando vieses dessas variáveis na presença de espécies troglóbias. Já o fator “aeroporto” (airport) mostrou fraco viés sobre a presença dessas espécies. Em relação ao fator “rios” (rivers), não houve relevância para a ocorrência das espécies em nenhum dos grupos analisados (geral) (Figura 3A). A taxa de amostragem da ocorrência de espécies geral, também apresentou um viés moderado para locais próximos a centro urbanos (cities) e estradas (roads), baixo viés para aeroportos (airport) e nenhum para rios (rivers) (Figura 3B).

Esse resultado também foi observado na análise específica para espécies estigóbias, revelando um peso significativo para o fator de distância em relação a "centros urbanos" e "estradas", indicando vieses associados a esses fatores. O fator "aeroporto" e apresentou viés menos proeminente, e "rios" não demonstrou relevância na ocorrência das espécies nesse grupo (Figura 4A e 4B). Em relação à análise exclusiva das espécies terrestres, os fatores com maior

peso foram novamente "estradas" e "centros urbanos", sendo que, neste modelo, a rodovia apresentou o maior peso (Figura 5A e 5B).

A projeção espacial entre os dois fatores de maior viés centros urbanos e estradas (cities e roads) e o efeito sobre a ocorrência de espécies exibem variações com áreas enviesadas que possuem alto número de amostras e áreas de lacunas, ou seja, sub amostradas para o continente africano. Para todos os grupos de análises, existem um viés amostral principalmente na região norte e sul do continente, e na Ilha de Madagascar (Figura 3C; 6A,B). Por outro lado, maiores lacunas sobre a ocorrência de espécies troglóbias estão localizadas na região do deserto do Saara, o que fica mais evidente na projeção das espécies troglóbias terrestres (Figura 6B).

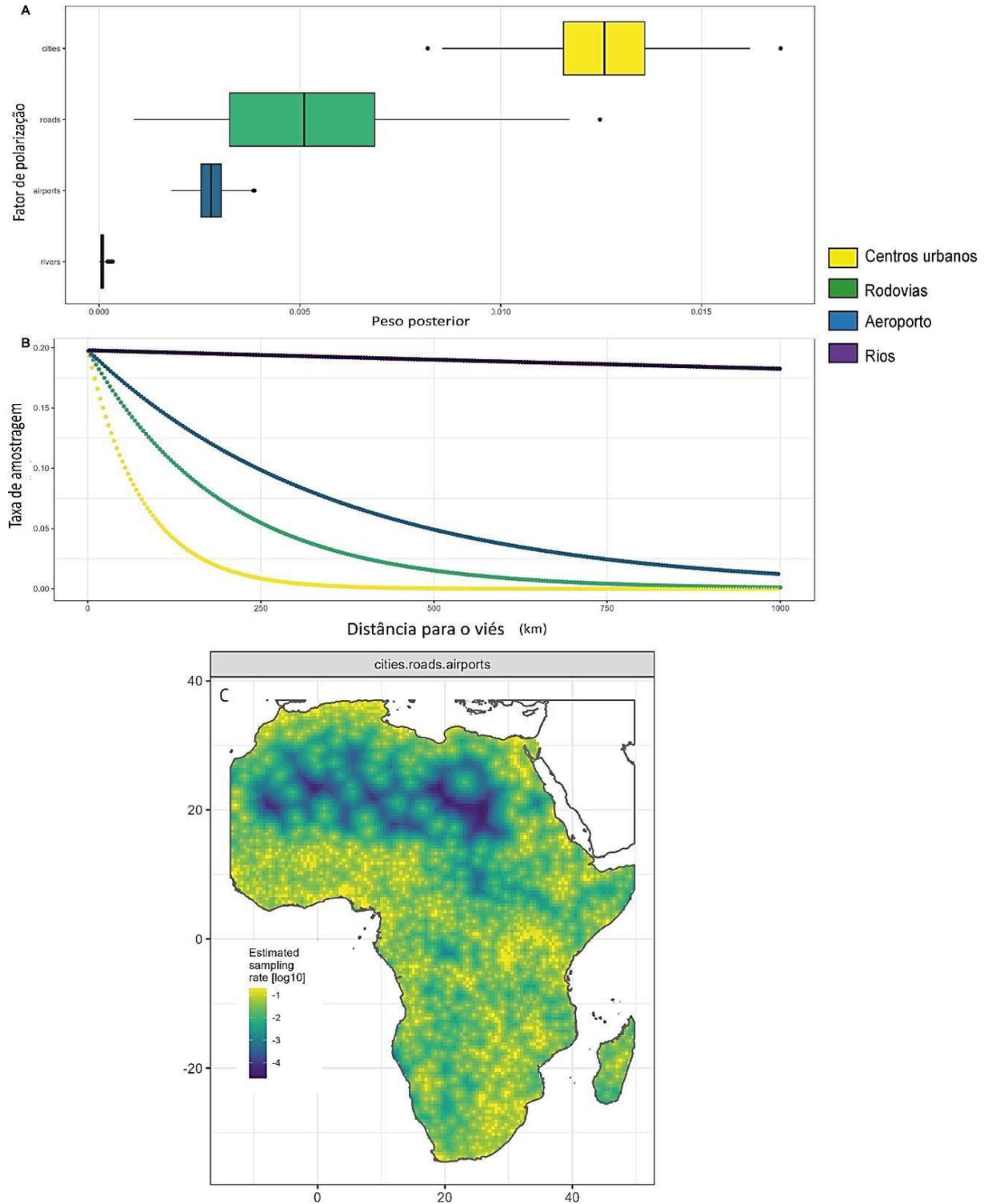


Figura 3: A) Resultados dos modelos bayesianos de distância testando a força do viés de diferentes fatores de acessibilidade sob a ocorrência de espécies troglóbias; B) relação da taxa de amostragem (n° de ocorrência de espécies por grid) em função da distância para cada fator de viés testado no presente estudo. C) Projeção espacial do viés de registros de espécies troglóbias e estigóbias em função dos fatores de maior efeito (Centros Urbanos e Rodovias) dentro do continente africano. As cores mostram a projeção das taxas de amostragem transformadas em \log_{10} conforme os modelos construídos. Regiões destacadas em amarelo indicam superamostragens (vieses) e as em azul subamostragens (lacunas).

ESTIGÓBIOS

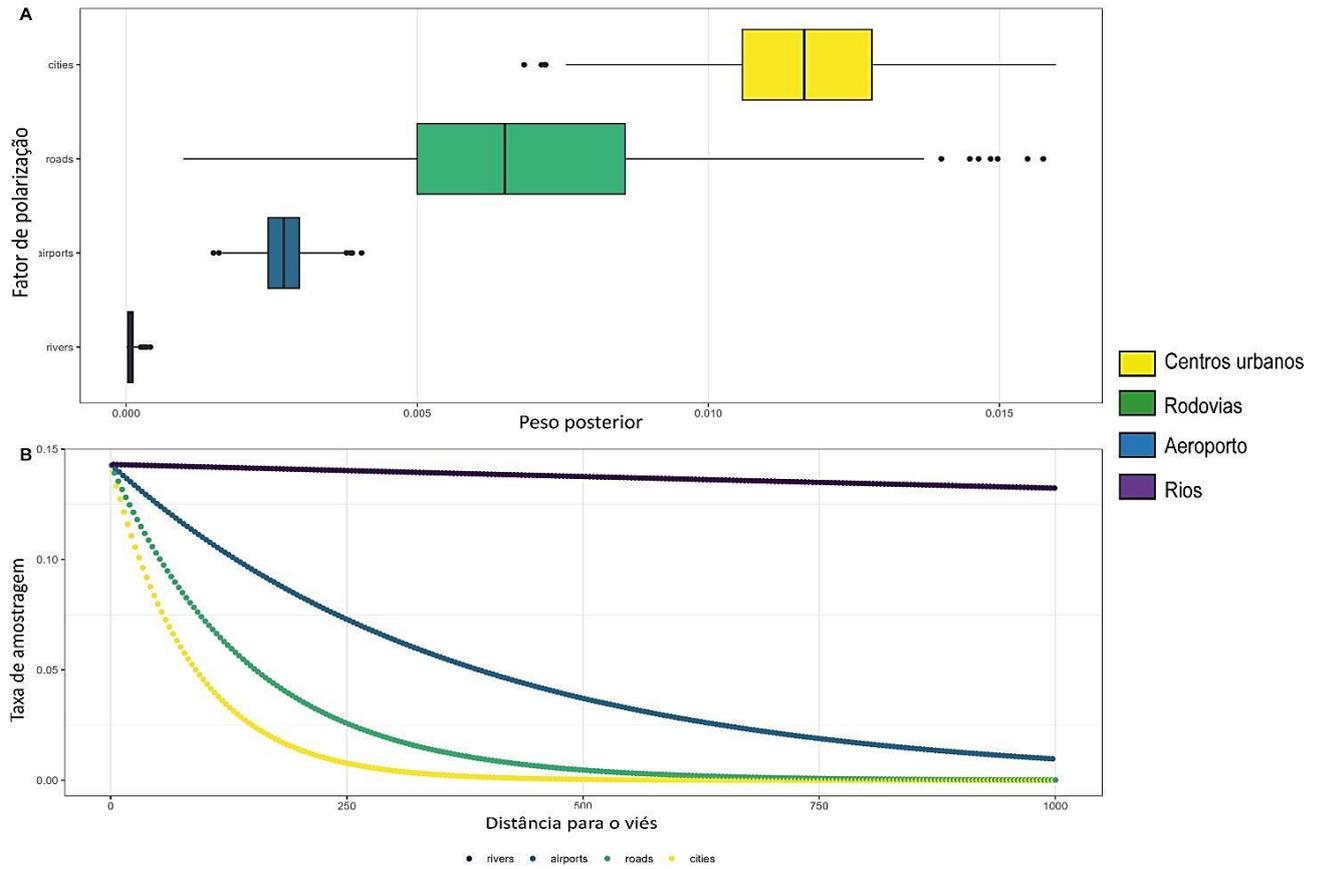


Figura 4: A - Resultados dos modelos bayesianos de distância testando a força do viés de diferentes fatores de acessibilidade sob a ocorrência de espécies estigóbias; B) relação da taxa de amostragem (nº de ocorrência de espécies por grid) em função da distância para cada fator de viés testado no presente estudo.

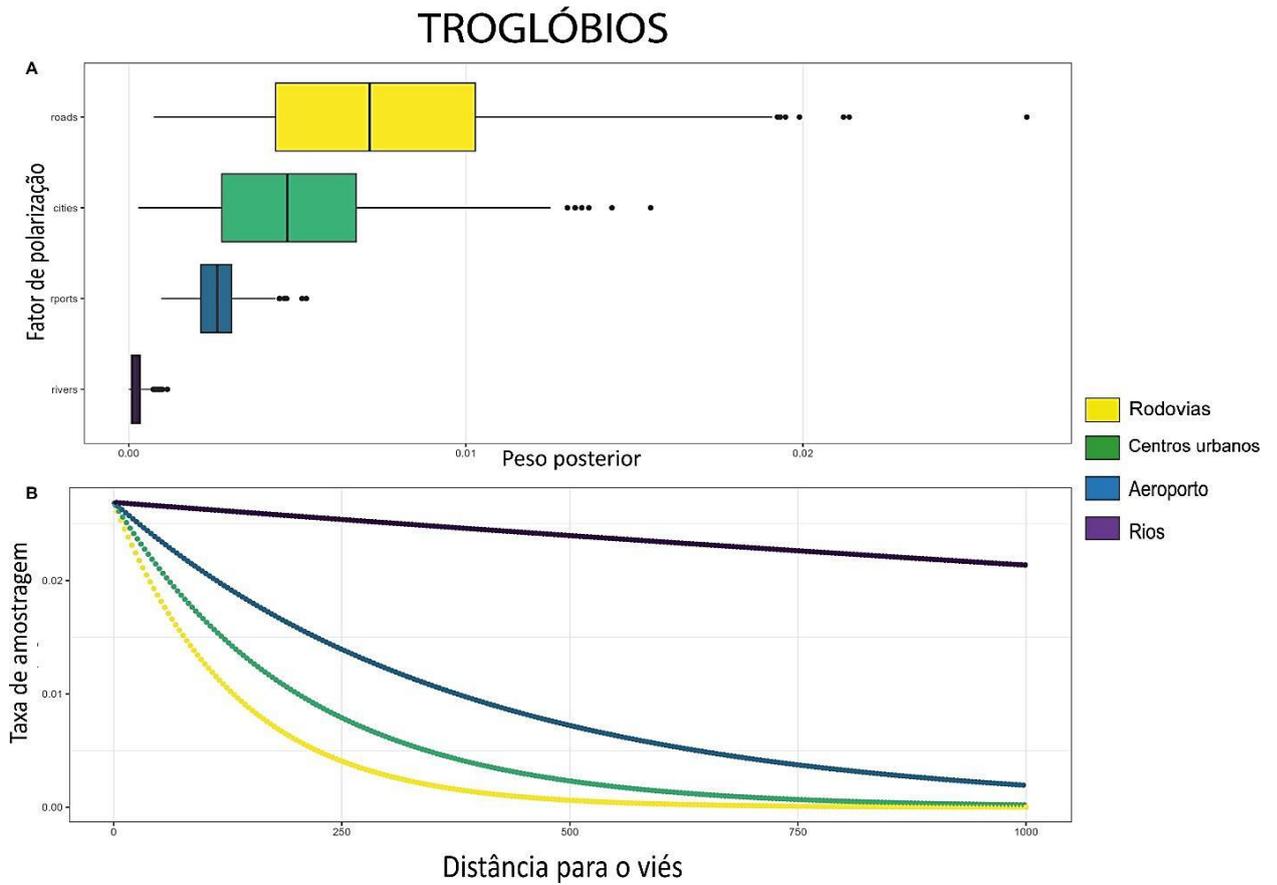


Figura 5: A - Resultados dos modelos bayesianos de distância testando a força do viés de diferentes fatores de acessibilidade sob a ocorrência de espécies troglóbias; B) relação da taxa de amostragem (nº de ocorrência de espécies por grid) em função da distância para cada fator de viés testado no presente estudo.

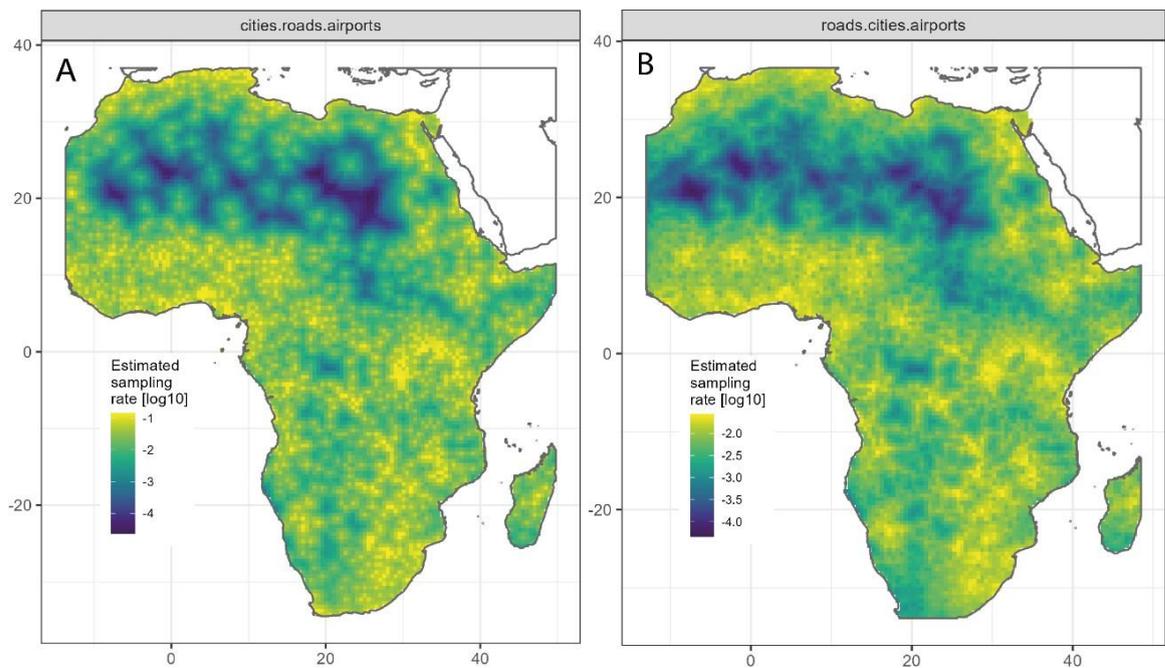


Figura 6: Projeção espacial do viés de registros de espécies troglóbias e stigóbias em função dos fatores de maior efeito (Centros Urbanos e Rodovias) dentro do continente africano. As cores mostram a projeção das taxas de amostragem transformadas em log10 conforme os modelos construídos. Regiões destacadas em amarelo indicam superamostragens (vieses) e as em azul subamostragens (lacunas).

Discussão

Neste estudo, procuramos investigar a presença de espécies troglóbias e sua relação com certos vieses. Nossos resultados confirmaram a hipótese de que áreas próximas a cidades e rodovias influenciam o registro de espécies troglóbias, tanto terrestres quanto aquáticas. A proximidade desses locais facilita a busca e a exploração, devido à maior acessibilidade e logística proporcionadas pela presença de estradas. Além disso, o processo de expansão urbana aumenta o conhecimento das áreas circundantes, o que pode levar à descoberta de habitats subterrâneos nas proximidades e, conseqüentemente, ao conhecimento bioespeleológico. No entanto, é importante ressaltar que, em relação à sua extensão, a fauna subterrânea do continente africano ainda é negligenciada.

A acessibilidade do local está altamente correlacionada com o número de espécimes encontrados em uma determinada área, e a maioria desses espécimes é encontrada nas proximidades de estradas, cidades e rios (Reddy & Da, 2003; Kadmon et al., 2004). Vários fatores contribuem para esses vieses, incluindo a acessibilidade física, como a distância em relação às estradas e as condições do terreno, como o declive (Botts et al., 2011; Yang et al., 2014; Kadmon et al., 2004; Engemann et al., 2015; Lin et al., 2015). Além disso, em termos de escalas espaciais, a maioria das observações de espécies ocorre em áreas urbanas ou em suas proximidades, ao longo de estradas, trilhas, rios e perto de assentamentos humanos. Portanto, a acessibilidade da área está fortemente relacionada ao número de espécimes encontrados, e é nas proximidades de estradas e cidades que a maioria desses espécimes é encontrada (Reddy & Da, 2003; Kadmon et al., 2004). A coleta de amostras pode ser mais abrangente para certos grupos funcionais ou taxonômicos que receberam maior atenção, e esses vieses também podem variar espacialmente. A combinação desses vieses, tanto espaciais quanto taxonômicos, pode afetar a estimativa precisa da riqueza de espécies (Mateo et al., 2013).

A pesquisa em relação aos ambientes subterrâneos apresenta uma lacuna ainda maior quando comparada às espécies de ambientes superficiais. As cavernas e outros habitats subterrâneos são mais difíceis de acessar, o que dificulta a realização de estudos nesses locais. Além disso, esses ambientes apresentam condições extremas e a singularidade dos organismos subterrâneos representa desafios consideráveis na busca por pesquisas. Diversos obstáculos, como a limitação relacionada à exploração dos habitats subterrâneos e a dificuldade de acesso à fauna cavernícola, juntamente com a raridade da maioria das espécies subterrâneas, têm dificultado as tentativas de pesquisa e, frequentemente, resultam em baixa ocorrência de

espécies (Mammola et al., 2021).

Também é relevante notar que as regiões localizadas principalmente no norte do continente e em países mais desenvolvidos apresentam um maior número de registros de espécies troglóbias. Essa disparidade pode ser atribuída a fatores socioeconômicos, como investimentos em pesquisa nacional e a história da pesquisa científica nessas áreas (Meyer et al., 2015; Daru et al., 2018; Zizka et al., 2020). Essa disparidade também pode ser influenciada por fatores históricos, como a preferência de pesquisadores por certos grupos, como os aquáticos. No entanto, é interessante observar que a riqueza de táxons terrestres é maior, o que destaca a importância de expandir as pesquisas para outros grupos de fauna subterrânea. Essas observações ressaltam a necessidade de esforços contínuos para promover pesquisas mais abrangentes em diferentes regiões e grupos taxonômicos, a fim de obter uma visão mais completa da biodiversidade subterrânea e evitar vieses geográficos e taxonômicos.

Além disso, questões políticas, como conflitos armados e direitos democráticos, também podem influenciar esses vieses (Rydén et al., 2020). Esses fatores socioeconômicos e políticos desempenham um papel importante na contribuição de pesquisas científicas.

Em nossos resultados, fica evidente que a maioria das pesquisas sobre fauna cavernícola africana foi conduzida por pesquisadores europeus, especialmente franceses, o que pode ser atribuído à proximidade geográfica do norte da África com países europeus (Gunn, 2004). Além disso, notamos que regiões na África do Sul, Namíbia e Madagascar apresentam um número significativamente maior de registros em comparação com outros países. Isso pode ser resultado de fatores relacionados ao índice de desenvolvimento humano, que proporciona uma base mais sólida para pesquisas abrangentes e enfatiza questões socioambientais (Gunn, 2004). A escassez de pesquisas científicas em países subdesenvolvidos pode ser atribuída a uma série de fatores, como investimentos limitados em pesquisa, falta de recursos humanos qualificados, infraestrutura inadequada e a priorização de questões imediatas (Hoffmann, 2022).

O planejamento e a gestão de pesquisas ambientais também são influenciados pelos custos da conservação e pelas demandas das partes interessadas, como a população local, proprietários de terras, governos, formuladores de políticas, gerentes, profissionais e cientistas (Braunisch et al., 2012). Os trópicos globais enfrentam desafios significativos, como alta pobreza, insegurança alimentar, mudanças climáticas e perda de biodiversidade. Eles também sofrem pressões econômicas, políticas e ambientais particularmente intensas, tornando-os uma das regiões mais urgentes na agenda global de conservação e desenvolvimento (Barlow et al., 2018). No entanto, nos países tropicais, há uma discrepância entre os fluxos de financiamento e a necessidade conjunta de conservação e desenvolvimento, com países altamente biodiversos

e de baixo desenvolvimento recebendo menos financiamento em comparação a outros países (Reed et al., 2020). Reed et al. (2020) concluem que outros fatores parecem ter mais influência na alocação de financiamento do que a biodiversidade e o status de desenvolvimento humano. Esses fatores podem incluir estabilidade de governança, conflitos sociopolíticos, desigualdade, alianças políticas ou militares, legados coloniais ou até mesmo outras metas de conservação, como a mitigação das mudanças climáticas (Hoffmann, 2022).

Essa combinação de elementos resulta em uma lacuna significativa no desenvolvimento científico desses países (Souza et al., 2020). Essas informações são amplamente conhecidas e discutidas na literatura científica, bem como em relatórios de organizações internacionais, como a UNESCO (Organização das Nações Unidas para a Educação, a Ciência e a Cultura) e a ONU (Organização das Nações Unidas).

Em relação a Madagascar esse país se destaca nesse estudo, com uma alta ocorrência de registros de espécies. Isso pode ser atribuído à fama global do país por sua biodiversidade, que desperta grande interesse em pesquisas ambientais, especialmente devido ao alto endemismo de espécies tanto na superfície quanto em ambientes subterrâneos (Wendland et al., 2010). Esse contexto reflete o foco das pesquisas em Madagascar, abrangendo tanto os ecossistemas epígeos quanto os subterrâneos.

É importante destacar que áreas não urbanizadas podem ser remotas e de difícil acesso, o que demandaria mais tempo e recursos financeiros para a exploração e amostragem de espécies troglóbias. Isso resulta em custos econômicos mais elevados e requer maiores esforços humanos nas atividades de prospecção bioespeleológica. Esses fatores, portanto, explicam as lacunas de distribuição, ou seja, a subamostragem em algumas regiões, como a maior lacuna encontrada próximas ao deserto do Saara. Além disso, muitos países do continente enfrentam conflitos, o que dificulta o incentivo e o suporte para pesquisas em determinadas áreas. Os países com maiores conflitos estão justamente ligados a áreas de lacuna, como o Sudão e a Líbia, que, além dos conflitos, também estão localizados próximos ao deserto (da Silva, 2017). Baseados em nossos resultados, fica evidente que a fauna subterrânea do continente africano ainda é negligenciada. É importante destacar a existência de várias regiões que permanecem pouco exploradas, resultando em lacunas significativas em nosso conhecimento (Ficetola et al., 2019). Essas áreas possivelmente receberam menos atenção em termos de pesquisa devido à falta de acesso e incentivos insuficientes para educação e pesquisa. Regiões afrotropicais e neotropicais são particularmente negligenciadas, e seria ideal um maior esforço para conhecer melhor a fauna desses locais, uma vez que eles podem contribuir para funções ecossistêmicas e para a conservação dos habitats circundantes (Wynne et al., 2021;

Asase et al.,2021; Griebler & Lueders, 2009; Sánchez-Fernández et al., 2021).

Além disso, ameaças globais emergentes, como as mudanças climáticas e a perda de qualidade de habitat, exigem esforços intensificados para prever e evitar consequências negativas para o ambiente subterrâneo. É crucial conhecer melhor essa fauna para preservar esses ecossistemas e garantir sua proteção diante dessas ameaças (Mammola et al., 2019). É fundamental direcionar recursos e atenção para preencher as lacunas de conhecimento, a fim de promover uma compreensão mais abrangente da fauna subterrânea africana e desenvolver estratégias eficazes para sua conservação.

Agradecimentos: À Capes Fundação (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelos 48 meses de bolsa. Rodrigo Lopes Ferreira agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Tecnológico e Desenvolvimento Científico (CNPq) para a pesquisa concessão nº 302925/2022-8 VALE/SA pelo apoio financeiro. Paulo dos Santos Pompeu e Luiz Fernando Silva Magnago pelas sugestões durante o acompanhamento da tese. Rafael Costa Cardoso ajudou na confecção de mapas.

Declaração de autoria: VJP, CAH, and DM designed and directed the study. OAD performed the measurements, JÁ carried out the simulations. OAD, PBO, HJ analyzed the data. CAN wrote the paper with input from all authors.

Referências

- Asase, A., Mzumara- Gawa, T.I., Owino, J.O., Peterson, A.T. and Saupe, E., 2022. Replacing “parachute science” with “global science” in ecology and conservation biology. *Conservation Science and Practice*, 4(5), p.e517.
- Barlow, J., França, F., Gardner, T. A., Hicks, C. C., Lennox, G. D., Berenguer, E., ... & Graham, N. A. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 559(7715), 517-526.
- Botts, E.A., Erasmus, B.F., Alexander, G.J., 2011. Geographic sampling bias in the South African Frog Atlas Project: implications for conservation planning. *Biodiversity and Conservation*, 20(1), 119-139.
- Braunisch, V., Home, R., Pellet, J., & Arlettaz, R. (2012). Conservation science relevant to action: a research agenda identified and prioritized by practitioners. *Biological Conservation*, 153, 201-210.
- Brown, J.H., Lomolino, M.V., 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates Publishers, 691p.

- Culver, D.C., Deharveng, L., Pipan, T., Bedos, A., 2021. An Overview of Subterranean Biodiversity Hotspots. *Diversity*, 13(10), 487.
- Culver, D.C., Trontelj, P., Zagamajster, M., Pipan, T., 2013. Paving the way for standardized and comparable subterranean biodiversity studies. *Subterranean Biology*, 10: 43-50.
- Daru, B.H., Park, D.S., Primack, R.B., Willis, C.G., Barrington, D.S., Whitfeld, T.J., Whitfeld, T.J.S., Seidler, T.G., Sweeney, P.W., Foster, D.R., Ellison, A.M., Davis, C.C., 2018. Widespread sampling biases in herbaria revealed from large-scale digitization. *New Phytologist*, 217(2), 939-955.
- Da Silva, I.C., 2017. Política Externa na África Austral: Guerra, Construção do Estado e Ordem Regional (África do Sul, Angola, Moçambique, Zimbábue e Namíbia). CEBRAFRICA/UFRGS, Porto Alegre, 390p.
- Dennis, R.L.H., Thomas, C.D., 2000. Bias in butterfly distribution maps: the influence of hot spots and recorder's home range. *Journal of Insect Conservation*, 4, 73–77.
- Donizeti, L.S., Zambalde, A.L., Mesquita, D.L., Souza, T.A., Silva, N.L.C., 2020. A perspectiva dos pesquisadores sobre os desafios da pesquisa no Brasil. *Educação e Pesquisa*, 46, e221628
- Engemann, K., Enquist, B.J., Sandel, B., Boyle, B., Jørgensen, P.M., Morueta-Holme, N., Peet, R.K., Violle, C., Svenning, J.C., 2015. Limited sampling hampers "big data" estimation of species richness in a tropical biodiversity hotspot. *Ecology and Evolution*, 5(3),807-20.
- Ficetola, G. F., Canedoli, C., Stoch, F., 2019. The Racovitza impediment and the hidden biodiversity of unexplored environments. *Conservation Biology*, 33(1), 214-216.
- Free QA. Open Source Geographic Information System. <https://www.qgis.org/en/site/>. [acessado em: 01 jul. 2022].
- Gaston, K.J., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Griebler, C. and Lueders, T., 2009. Microbial biodiversity in groundwater ecosystems. *Freshwater biology*, 54(4), pp.649-677.
- Gunn, J., 2004. *Encyclopedia of caves and karst science*. Taylor and Francis Group, New York and London, 1940p.
- Hoffmann, S., 2022. Challenges and opportunities of area-based conservation in reaching biodiversity and sustainability goals. *Biodiversity and Conservation*, 31, 325-352.
- Inkscape Team. Inkscape: A vector drawing tool. <https://www.inkscape.org>. [acessado em: 12 fev, 2022].
- Juberthie, C., Decu V., 2001. *Encyclopaedia Biospeologica*, Tome III. Société Internationale

de Biospéologie, 1374p.

- Kadmon, R., Farber, O., Danin, A., 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications*, 14, 401–413.
- Kayo, A.T., Marmonier, P., Togouet, S.H.Z., Nola, M., Piscart, C., 2012. An annotated checklist of freshwater stygobiotic crustaceans of Africa and Madagascar. *Crustaceana*, 85(12-13), 1613-1631.
- Kujala, H., Moilanen, A., Gordon, A., 2018. Spatial characteristics of species distributions as drivers in conservation prioritization. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1121–1132.
- Lin, Y-P., Deng, D., Lin, W-C., Lemmens, R., Crossman, N.D., Henle, K., Schmeller, D.S., 2015. Uncertainty analysis of crowd-sourced and professionally collected field data used in species distribution models of Taiwanese moths. *Biological Conservation*, 181, 102–110.
- Lomolino, M.V., 2004. Conservation biogeography. *Frontiers of Biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 293-296.
- Mammola S., Lunghi, E., Bilandžija, H., Cardoso, P., Grimm, V., Schmidt, S.I., Hesselberg, T., Martínez, A., 2021. Collecting eco- evolutionary data in the dark: Impediments to subterranean research and how to overcome them. *Ecology and evolution*, 11(11),5911-5926.
- Mammola S., Cardoso, P., Culver, D.C., Deharveng, L., Ferreira, R.L., Fišer, C., Galassi, D.M.P., Griebler, C., Halse, S., Humphreys, W.F., Isaia, M., Malard, F., Martinez, A., Moldovan, O.T., Niemiller, M.L., Pavlek, M., Reboleira, A.S.P.S., Souza-Silva, M., Teeling, E.C., Wynne, J.J., Zgamaister, M, 2019. Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems. *BioScience*, 69(8) 641-650.
- Mammola, S., Meierhofer, M.B., Borges, P.A.V., Colado, R., Culver, D.C., Deharveng, L., Delić, T., Di Lorenzo, T., Dražina, T., Ferreira, R.L., Fiasca, B., Fišer, C., Galassi, D.M.P., Garzoli, L., Gerovasileiou, V., Griebler, C., Halse, S., Howarth, F.G., Isaia, M., Johnson, J.S., Komerički, A., Martínez, A., Milano, F., Moldovan, O.T., Nanni, V., Nicolosi, G., Niemiller, M.L., Pallarés, S., Pavlek, M., Piano, E., Pipan, T., Sanchez-Fernandez, D., Santangeli, A., Schmidt, S.I., Wynne, J.J., Zgamaister, M., Zakšek, V., Cardoso, P, 2022. Towards evidence-based conservation of subterranean ecosystems. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 97, 1476–1510.
- McCoy, J., Johnston, K., Kopp, S., Borup, B., Willison, J., Payne, B., 2004. *ArcGIS 9: using ArcGIS spatial analyst*. Esri Press, 238p.
- Meyer, C., Kreft, H., Guralnick, R., Jetz, W. (2015) Global priorities for an effective

- information basis of biodiversity distributions. *Nature Communications*, 6, 8221.
- Natural Earth. Rivers + lake centerlines. <https://www.natureearthdata.com/downloads/10m-physical-vectors/10m-rivers-lake-centerlines/>. [acessado em: 07 nov, 2022].
- Oliveira, U., Paglia, A.P., Brescovit, A.D., de Carvalho, C.B., Silva, D.P., Rezende, D. et al., 2016. The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. *Diversity and Distributions*, 22, 1232–1244.
- R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R foundation for statistical computing. <https://www.Rproject.org/>. [acessado em 2 nov 2022].
- Reed, J., Oldekop, J., Barlow, J., Carmenta, R., Geldmann, J., Ickowitz, A., Narulita, S., Rahman, S.A., van Vianen, J., Yanou, M. and Sunderland, T., 2020. The extent and distribution of joint conservation-development funding in the tropics. *One Earth*, 3(6), pp.753-762.
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., Kidd, K.A., MacCormack, T.J., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Smol, J.P., Taylor, W.W., Tockner, K., Vermaire, J.C., Dudgeon, D., Cooke, S.J., 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews*, 94, 849-873.
- Rydén, O., Zizka, A., Jagers, S. C., Lindberg, S. I., & Antonelli, A. 2020. Linking democracy and biodiversity conservation: Empirical evidence and research gaps. *Ambio*, 49, 419-433.
- Sánchez-Fernández, D., Galassi, D.M., Wynne, J.J., Cardoso, P. and Mammola, S., 2021. Don't forget subterranean ecosystems in climate change agendas. *Nature Climate Change*, 11(6), pp.458-459.
- Tabacaru, I.G., Danielopol, D.L., Juvara-Balș, I., 2018. In memory of Emil G. Racovitza (1868-1947)-his ideas reverberate in our scientific research. *Travaux de l'Institut de Spéologie Émile Racovitza*, 57, 3-33.
- Vinck, D., 2010. *The Sociology of Scientific Work: The Fundamental Relationship between Science and Society* (PRIME Series on Research and Innovation Policy in Europe). Cheltenham: Edward Elgar, 278 p.
- Wendland, K.J., Honzák, M., Portela, R., Vitale, B., Rubinoff, S., Randrianariso, J., 2010. Targeting and implementing payments for ecosystem services: Opportunities for bundling biodiversity conservation with carbon and water services in Madagascar. *Ecological economics*, 69(11), 2093-2107.

- Wynne, J. J., Howarth, F. G., Mammola, S., Ferreira, R. L., Cardoso, P., Lorenzo, T. D., ... & Zhao, Y. (2021). A conservation roadmap for the subterranean biome. *Conservation Letters*, 14(5), e12834.
- Yang, W., Ma, K., Kreft, H., 2014. Environmental and socio- economic factors shaping the geography of floristic collections in China. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1284-1292.
- Zizka, A., Rydén, O., Edler, D., Klein, J., Aronsson, H., Perrigo, A., Silvestro, D., Jagers, S.C., Lindberg, S.I., Antonelli, A., 2020. Exploring the impact of political regimes on biodiversity. *V-Dem Working Papers*, 98, 1-13.

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Embora as cavernas sejam frequentemente consideradas ambientes simples, nossa pesquisa revela a diversidade de invertebrados, com a riqueza e composição de espécies variando significativamente em diferentes escalas e ecorregiões. Além disso, identificamos diferenças nas características do habitat, onde algumas ecorregiões se destacam pela presença de substrato distinto e diversos microhabitats que favorecem a diversidade biológica. No entanto, observamos que as respostas das comunidades a esses fatores variam entre regiões e escalas de análise, destacando a importância de considerar a heterogeneidade ambiental. Tanto fatores abióticos quanto bióticos exercem influência nesse contexto, e a escolha adequada das escalas de amostragem é fundamental para uma compreensão abrangente dos padrões de diversidade.

Em nossos estudos, confirmamos a relação negativa entre a distância da entrada da caverna e a riqueza de espécies, influenciada por fatores que criam gradientes nesses habitats e afetam a fauna. Além disso, investigamos a relação entre a riqueza de espécies e a distância da linha do Equador, constatando que, como na maioria das espécies epígeas, quanto mais distante do Equador, menor é a riqueza de espécies. Essa constatação reforça a interconexão entre os ambientes subterrâneos e o ambiente externo.

Outra questão relevante evidenciada em nossa pesquisa é a relação entre a acessibilidade e a fauna subterrânea africana. A falta de acesso, incentivos para pesquisa e recursos financeiros resultou em muitas regiões pouco exploradas. Especialmente em áreas afrotropicais e neotropicais, é essencial dedicar esforços para compreender melhor sua fauna, o que é fundamental para a conservação dos ecossistemas e para protegê-los de ameaças como mudanças climáticas e perda de habitat.

Nossas descobertas têm implicações significativas para a conservação desses ambientes, particularmente em países com legislação escassa sobre a proteção ambiental das cavernas. A compreensão de como as comunidades respondem aos fatores ambientais, juntamente com a escolha adequada das escalas de amostragem, nos permite desenvolver estratégias mais eficazes para preservar a biodiversidade das cavernas africanas. Assim, é de extrema importância proteger habitats críticos, promover a conectividade entre microhabitats e garantir recursos essenciais para a sobrevivência das espécies a longo prazo.

Em síntese, ao preencher as lacunas de conhecimento e desenvolver estratégias adequadas, estaremos impulsionando uma compreensão abrangente da fauna subterrânea africana, auxiliando sua conservação. Essa abordagem é crucial para a preservação desses

ecossistemas únicos e para a proteção das espécies que neles habitam. Esperamos que nosso trabalho contribua significativamente para a valorização e proteção desses ecossistemas preciosos e inspire esforços contínuos em prol de sua conservação para as gerações futuras.