



ANAIS do 36º Congresso Brasileiro de Espeleologia

Brasília-DF, 20-23 de Abril de 2022



O artigo a seguir é parte integrando dos Anais do 36º Congresso Brasileiro de Espeleologia (CBE) disponível gratuitamente em www.cavernas.org.br.

Sugerimos a seguinte citação para este artigo:

FERREIRA, A. H. S. R.; SILVA, M. S.; FERREIRA, R. L.. Partição da diversidade beta em assembléias de invertebrados terrestres na caverna Salitre, Cordisburgo, MG. In: MOMOLI, R. S.; STUMP, C. F.; VIEIRA, J. D. G.; ZAMPAULO, R. A. (org.) CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 36, 2022. Brasília. *Anais...* Campinas: SBE, 2022. p.069-077. Disponível em: <http://www.cavernas.org.br/anais36cbe/36cbe_069-077.pdf>. Acesso em: *data do acesso*.

Esta é uma publicação da Sociedade Brasileira de Espeleologia.

Consulte outras obras disponíveis em www.cavernas.org.br

PARTIÇÃO DA DIVERSIDADE BETA EM ASSEMBLEIAS DE INVERTEBRADOS TERRESTRES NA CAVERNA SALITRE, CORDISBURGO, MG

*PARTITION OF BETA DIVERSITY IN TERRESTRIAL INVERTEBRATES ASSEMBLAGE ON
SALITRE CAVE, CORDISBURGO, MG*

Alicia Helena Souza Rodrigues Ferreira (1); Marconi Souza Silva (1); Rodrigo Lopes Ferreira (1).

1. Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (www.biologiasubterranea.com.br), Departamento de Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Lavras, Cx Postal 3037, Campus Universitário, CEP 37200-900, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

Contatos: aliciahsrferreira@gmail.com; marconisilva@ufla.br; drops@ufla.br.

Resumo

Avaliamos a influência de variações espaço temporais da temperatura, umidade do ar e distância da entrada da caverna Salitre (MG) sobre a composição, riqueza e turnover das espécies de invertebrados terrestres. Em dois eventos amostrais em 31 setores de 25m ao longo da caverna, foram observados 3.938 indivíduos pertencentes a 18 ordens e distribuídos em 142 espécies. No período chuvoso, foram encontradas 101 espécies contra 68 no período seco do ano. Foram observadas diferenças na composição de espécies entre os períodos seco e chuvoso, com 68% de substituição. Uma elevada substituição de espécies foi observada para os períodos de chuva ($\beta_{\text{sorttotal}} = 0.94$, $\beta_{\text{sim}} = 0.90$, $\beta_{\text{nes}} = 0.035$) e de seca ($\beta_{\text{sorttotal}} = 0.94$, $\beta_{\text{sim}} = 0.91$, $\beta_{\text{nes}} = 0.025$), desde a entrada até regiões mais profundas da caverna. Apenas para o período chuvoso, o DistLM indicou a distância da entrada e a umidade do ar como os fatores que afetaram a distribuição espacial dos invertebrados. Entretanto, para o período de seca, a similaridade foi determinada apenas pela umidade do ar. A riqueza de espécies correlacionou-se negativamente com a distância da entrada e positivamente com a temperatura durante o período chuvoso. No período de seca, nenhuma das variáveis preditoras indicou relação com a riqueza. Variações espaço-temporais nas condições de temperatura e umidade que ocorrem principalmente perto da entrada da caverna promovem maior variação na composição de espécies.

Palavras-Chave: Riqueza de espécies; Composição; Cavernas; Comunidade.

Abstract

We measured the effects of spatio-temporal variations of temperature, air humidity and distance from the entrance of Salitre Cave (MG), on invertebrate assemblage. We evaluated the influence of those environmental parameters on the species composition, richness, and turnover of terrestrial invertebrate species. In two sample events over 31 sectors of 25m long along the cave were recorded 3,938 invertebrates belonging to 18 orders and 142 morphotypes. In the rainy season, 101 morphotypes were found, compared to 68 in the dry season. It was observed differences in species composition and richness between the dry and wet seasons with 68% of temporal beta-diversity. A greater spatial replacement of species was observed both in rainy season ($\beta_{\text{sorttotal}} = 0.94$, $\beta_{\text{sim}} = 0.90$, $\beta_{\text{nes}} = 0.035$) and dry season ($\beta_{\text{sorttotal}} = 0.94$, $\beta_{\text{sim}} = 0.91$, $\beta_{\text{nes}} = 0.025$) in relation to nesting from the entrance to the deeper parts of the cave. Only during the rainy season, the DistLM indicates the distance from the entrance and air humidity as the main factor affecting the spatial distribution and similarity of invertebrates. However, the similarity was determined only by air humidity during the dry season. The GLM analysis indicates that richness correlated negatively with distance from the entrance and positively with temperature during the rainy season. In the dry season, none of the predictor variables indicated specific relationships for richness. Spatio-temporal variations in temperature and humidity conditions that happen mainly near the cave entrance promote a high turnover of species, revealing a high environmental instability in the interface between caves and epigeal habitats.

Keywords: Species richness; Composition; Cave; Communities.

1. INTRODUÇÃO

Compreender os padrões locais de estrutura (diversidade alfa) e dinâmica espacial e temporal (diversidade beta) de comunidades tem sido um dos grandes paradigmas da ecologia de comunidades, uma vez que diversos elementos físicos do ambiente e interações inter e intraespecíficas influenciam na distribuição delas ao longo de gradientes temporais e espaciais (Harms et al. 2000; Crist et al. 2003; Stireman, 2008). A diversidade alfa (α) permite comparar a riqueza de espécies entre diferentes comunidades, entretanto, não possibilita comparar a composição das espécies. Neste caso, medidas de diversidade beta (β) têm sido utilizadas na tentativa de buscar entender os processos determinantes da similaridade da dinâmica temporal e espacial (Buckley et. al 2021).

Nesse contexto, as características inerentes aos ambientes de cavernas como ausência permanente de luz, estabilidade nas condições de temperatura e umidade e escassez de recursos alimentares (Poulson e White 1969; Peck 1974), atuam como filtros na determinação da estrutura das comunidades de invertebrados promovendo um gradiente de recursos e condições que variam desde a entrada até as regiões mais profundas (Prous et al 2004, Nicolosi et al. 2021). Esses gradientes podem atuar de forma diferente na determinação de elevada beta diversidade composicional e riqueza (Whittaker 1960; Baselga 2007, 2010; Carvalho et al. 2012, 2013; Souza-Silva et al 2021).

Adicionalmente, alguns atributos físicos como a posição, largura e número de entradas em relação ao tamanho da caverna podem influenciar nas condições microclimáticas e nas comunidades ali presentes (Bento et al. 2016; Pellegrini et al. 2016; Souza- Silva et al. 2020). Além disso, a presença de corpos d'água dentro das cavernas pode aumentar a umidade (tendendo à saturação) e contribuir para a importação de matéria orgânica, aumentando, assim, as possibilidades de manutenção de um número maior de espécies com distintas exigências (Simões et al 2015, Souza- Silva et al. 2020). A temperatura é outro fator determinante na distribuição da fauna cavernícola, atuando sobre a determinação de microclimas e na atividade metabólica dos organismos (Tobin et al 2013, Ferreira et al 2015, Nicolosi et al. 2021). Essas características podem promover uma elevada

heterogeneidade espacial, o que pode influenciar o turnover e composição de espécies (Moldovan et al. 2018, Pacheco et al 2020).

A heterogeneidade de habitat, limitação de dispersão das espécies e a produtividade são alguns fatores que determinam a magnitude de contribuição dos componentes da diversidade beta (substituição de espécies e aninhamento) (Astorga et al. 2014, Stein et al. 2014, Calderón-Patrón et al. 2016). Entretanto, vale ressaltar que a relação entre a diversidade beta e a heterogeneidade de habitat depende da escala que está sendo analisada e das taxas de dispersão. Desta forma, são esperadas maiores variações na composição entre locais com grandes distâncias, já que com o aumento da distância geográfica, ocorre limitação da dispersão (Heino et al. 2013, 2015). A diferença no número de espécies entre os locais pode ser responsável pela dissimilaridade entre as localidades, mesmo que a substituição de espécies seja ausente (Simpson 1943).

Logo, o objetivo desse estudo foi avaliar as variações espaço-temporais na composição e riqueza de invertebrados ao longo de uma caverna calcária nos períodos seco e chuvoso. A hipótese é que as variações na temperatura e umidade entre as estações irão afetar de forma distinta a fauna cavernícola em relação à distância da entrada da caverna. Como consequência, haverá uma alta substituição espacial e temporal de espécies de invertebrados. Usar apenas uma caverna possibilita avaliar o turnover em função do efeito das variações de habitat na ausência de grandes barreiras físicas.

2. METODOLOGIA

2.1 Local de estudo

O estudo foi desenvolvido na Gruta do Salitre, localizada no município de Cordisburgo (-19.1254 Sul; -44.3224 Oeste), Minas Gerais, Brasil localizada no Monumento Natural Estadual Peter Lund – MNEPL (<http://www.ief.mg.gov.br/>). A caverna está inserida no Grupo Carbonático do Bambuí e no Bioma Cerrado, e se formou a partir de dobramentos e fraturas da Formação da Lagoa do Jacaré (Silva e Simões 2002). A gruta do Salitre possui 1098m de projeção horizontal e um desnível de 43m.

2.2 Amostragem de invertebrados

Os invertebrados foram amostrados ou contabilizados nos meses de julho de 1999 (período seco) e janeiro de 2000 (período chuvoso), em setores de 25m (31 setores em um total de 775m desde a entrada) com o auxílio pinças e pincéis umedecidos em álcool 70%. Para tal, foi utilizado o método de busca visual e coleta manual ativa priorizando micro-habitat embaixo de blocos de rocha, depósitos de guano, matéria orgânica vegetal etc. (Ferreira 2004, Wynne et al. 2019). Cada espécie observada na caverna recebia um número distinto, e tinha sua abundância plotada em croqui esquemático da caverna, segundo metodologia proposta por Ferreira (2004). Os invertebrados testemunhos coletados foram identificados até o nível taxonômico acessível, sendo separados em morfótipos (Oliver e Baettie 1996). Para a determinação das possíveis espécies troglóbias, foi realizado a identificação das características troglomórficas, estas sendo, por senso, redução da pigmentação, alongamento de apêndices, redução das estruturas oculares, entre outras (Culver and Pipan 2009). Entretanto, nesse estudo essas espécies não foram analisadas separadamente.

2.3 Amostragem das variáveis ambientais

As variáveis ambientais, temperatura e umidade do ar, foram medidas com auxílio de um termo-higrômetro, sendo uma medida por setor, totalizando assim 31 medidas. O medidor foi posicionado no piso da caverna, e a leitura feita após sua estabilização. A permanência de pessoas no setor era evitada para não ocorrer influência da temperatura corporal e, dessa forma, não alterar os dados medidos. A distância da entrada foi medida como uso de trena manual.

2.4 Análise de dados

A riqueza parcial (número de morfótipos) por período amostral foi feita através do somatório de morfótipos em cada estação, independentemente. Já a riqueza total foi determinada através do somatório de espécies encontradas em ambos os períodos, seca e chuva. As abundâncias, parcial e total, foram determinadas por meio da contagem de indivíduos plotados no croqui. O esforço de amostragem foi feito com os estimadores Jackknife 1 e 2 (Ávila et al. 2019).

Para obter a similaridade faunística entre os setores amostrais, foi usado o índice de Bray-Curtis,

que foi comparado entre os períodos seca e chuva, utilizando-se a análise de similaridade (ANOSIM) (Clarke et al. 2008). O nível de significância considerada foi de $p < 0.05$.

O SIMPROF (Similarity Profile Analyses Clustering) (Clarke et al. 2008) foi realizado com dados abióticos (temperatura e umidade) em uma matriz de similaridade com distância Euclidiana, e bióticos (composição e abundância) em uma matriz de Bray-Curtis, a fim de testar o nível de formação de grupos entre setores.

Para avaliar as possíveis relações entre a composição de espécies e as variáveis preditoras (temperatura, umidade do ar e distância da entrada) foi utilizado o DistLM (Legendre e Anderson 1999), com método Forward de análise e critério AICc de seleção (Anderson et al. 2008).

Uma análise de redundância baseada em distância (dbRDA) foi usada para detectar o percentual de ajuste dos dados ao modelo junto com a proporção de explicação da variação da composição (Anderson et al. 2008).

Há dois modos diferentes que podem levar à dissimilaridade entre dois conjuntos de espécies. O primeiro é a substituição de espécies/turnover, que se constitui na substituição de espécies em um lugar por espécies diferentes de outro. O segundo é a perda (ou ganho), que pressupõe a eliminação (ou adição) de espécies em apenas um dos locais, fazendo com que o conjunto menos rico seja formado por um subconjunto do local mais rico, fenômeno conhecido como aninhamento. Dito isso, a diversidade beta foi calculada usando o pacote betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components functions para identificar as dissimilaridades emparelhadas (matrizes de distância) e dissimilaridades em diversos locais, separando a substituição e componente de aninhamento, estes baseados em dados de abundância (Carvalho et al. 2012, 2013).

Para detectar diferenças na riqueza média entre os períodos amostrados, bem como entre valores médios de temperatura e umidade medidos nos períodos de seca e de chuva, foram feitos testes de Kruskal-Wallis (Gibbons e Chakraborti 2003).

Uma análise de GLM (regressão linear múltipla) foi utilizada a fim de avaliar as relações entre a riqueza e a temperatura, umidade do ar e distância da entrada (Venables & Ripley 2002). Essa análise foi feita utilizando o RStudio com a família binomial negativa pela overdispersion, e com auxílio da função dredge, que indicou o melhor modelo de acordo com o critério AICc. Significância considerada foi $p < 0.05$.

3. RESULTADOS

3.1 Variações nas medidas de temperatura e umidade

Nos setores próximos à entrada, menores valores de umidade foram observados (Figura 1). Diferenças significativas foram observadas na umidade (KW-H 30,5 $p=0,0023$) e temperatura (KW-H 30,5 $p=0,0000$) médias entre a seca e chuva. A análise de SIMPROF mostrou agrupamentos nas condições de temperatura e umidade durante os períodos de seca e chuva e entre os setores da entrada e do fundo da caverna (Figura 2A).

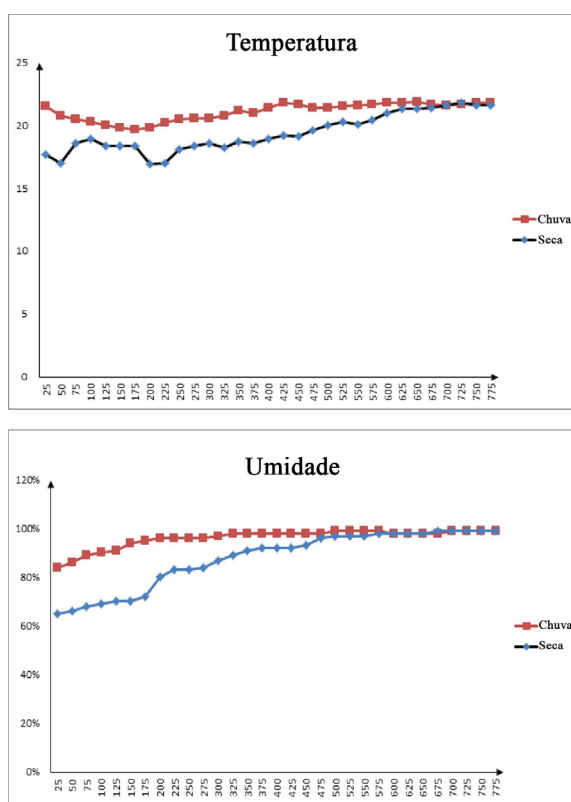


Figura 1: Variação nos valores de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e umidade (%) ao longo de setores de 25m da gruta salitre, durante os períodos de seca e chuva do ano.

3.2 Composição, riqueza e abundância

Foram observados 3.938 indivíduos, pertencentes a 18 ordens e distribuídos em 142 morfótipos. O grupo dos Hexapoda apresentou maior riqueza, com 89 espécies. No período chuvoso, foram contabilizados 101 morfótipos. Coleoptera, com 22 espécies (20,8%), foi a ordem mais rica e abundante (97 indivíduos). Já no período de seca, foram encontradas 68 espécies, sendo

Coleoptera novamente o mais rico (17 espécies, 24,7%) e abundante (649 indivíduos).

Os estimadores Jackknife 1 e 2 indicaram que o número esperado de espécies é maior do que o foi amostrado. Para o período chuvoso foi amostrado 62% e 47% que o do esperado pelos estimadores Jackknife 1 e 2 respectivamente, enquanto para o período de seca foi amostrado 64% e 52% respectivamente.

3.3 Variações espaciais e temporais na composição e riqueza

Foi observada diferença significativa na composição faunística entre os períodos de chuva e seca (ANOSIM, Global R: 0,244 $p=0,01$). Além disso, foi possível observar agrupamentos na similaridade faunística entre os setores amostrados e entre os dois períodos (Figura 2B). O Simprof revelou que o setor de entrada (25 metros) se apresentou mais distinto dos demais em ambos os períodos. Outros agrupamentos se formaram entre as distâncias de 50 até 150m. A partir dos 175 metros da entrada, observou-se um outro grupo de stores com maior similaridade na fauna (Figura 2B).

Foi observada diferença significativa (KW-H 5,7101, $p=0,02$) na riqueza média entre os períodos de seca e chuva. No período chuvoso, a riqueza média foi de 9,5 espécies/setor ($sd=5,96$) contra 7,0 espécies /setor ($sd=2,61$) no período seco.

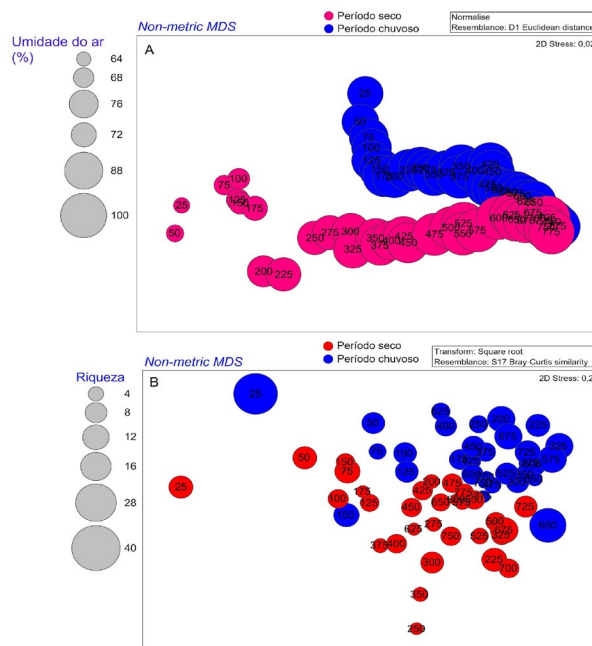


Figura 2: Escalonamento multidimensional métrico (MDS) mostrando a similaridade euclidiana das variáveis abióticas temperatura e umidade (A) e a similaridade de Bray Curtis na composição de espécies (B). Os números dentro dos círculos representam a distância da entrada.

3.4 Diversidade Beta

A diversidade beta temporal entre as duas coletas foi de 0,68, indicando uma dissimilaridade de 68% entre as espécies observadas entre a seca e chuva. O componente de aninhamento (medido pela dissimilaridade de Sorensen) foi de 0,07, indicando que apenas 7% das espécies estão aninhadas.

A diversidade espacial ao longo dos setores foi alta para os ambos os períodos ($b_{sor} = 0.94$). Ocorreu uma maior substituição de espécies em relação ao aninhamento, tanto para o período de chuva quanto para o período de seca, (respectivamente, $b_{sim} = 0.90$, $b_{nes} = 0.035$; $b_{sim} = 0.91$, $b_{nes} = 0.025$). Dessa forma, indicando que a dissimilaridade entre a seca e chuva são explicadas majoritariamente pela substituição de espécies.

3.5 Influência das variáveis ambientais nas variações da composição e riqueza da fauna

No período de seca, a análise de DistLM indicou relações significativas entre a composição faunística e a umidade ($R^2 = 0,20$, $AICc = 239,76$, $p = 0,001$). A análise de redundância baseada em distância (dbRDA) mostrou que as variáveis abióticas explicaram 25,7% da variação espacial na composição das espécies (Figura 3A). Neste período, nenhuma das variáveis preditoras apresentou relações com a riqueza.

Para o período chuvoso, foram encontradas relações significativas entre a composição faunística e as variáveis preditoras (umidade e distância da entrada) (DistLM, $R^2 = 0,26$, $AICc = 237,74$, $p = 0,001$). Por meio da análise de redundância baseada em distância (dbRDA), foi inferido que as variáveis abióticas explicam 26,2% da variação espacial na composição das espécies (Figura 3B). No período chuvoso, a riqueza correlacionou-se negativamente com a distância da entrada (estimado: -0.0014718 ; valor de Z : -2.382 ; $Pr (>|z|)0.0172$).

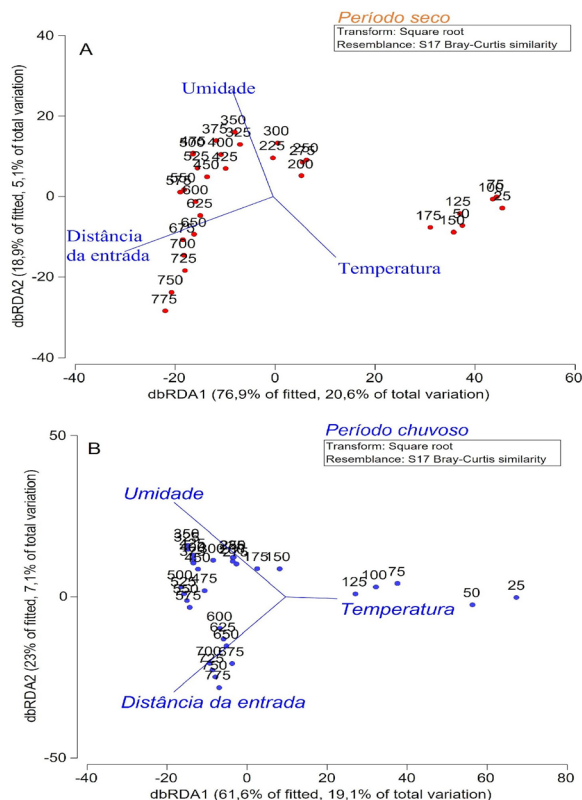


Figura 3: Análise de redundância baseada em distância (dbRDA) mostrando a influência da temperatura, umidade e distância da entrada na composição da fauna de invertebrados da gruta Salitre, nos períodos de seca (A) e chuva (B) do ano.

4. DISCUSSÃO

Em função de mudanças estacionais, as variações de temperatura e umidade promovem elevada substituição espacial e temporal nas espécies de invertebrados cavernícolas, destacando-se as regiões próximas à entrada. As condições de temperatura e umidade no fundo da caverna tendem a ser estáveis, e isso refletiu em uma menor dissimilaridade temporal na composição faunística e menor riqueza. Já a distribuição composicional e riqueza mostram variações temporais e espaciais significativas durante o período de chuva e seca, ao longo da caverna. As variáveis que melhor explicaram a composição da fauna no período chuvoso foram a umidade e distância. Já para o período de seca, a única variável que exerceu influência na variação da composição faunística foi a umidade. Em relação à riqueza, a distância exerce influência negativa no período de chuva, enquanto para o período de seca nenhuma variável se mostrou significativa.

Alguns estudos têm mostrado que barreiras impostas pela distância da entrada (variações de temperatura, umidade e disponibilidade de recursos

tróficos) estão entre as principais causas de mudanças espaciais na composição e redução de riqueza de espécies (Humphreys, 1991; Ferreira & Martins 1999, Lencioni et al., 2010; Novak et al., 2012; Tobin et al., 2013; Pellegrini & Ferreira, 2016a Mammola & Isaia 2018). Porém, nesse estudo apontamos a importância da temperatura e umidade na estruturação de comunidades entre os períodos de seca e chuva. Dessa forma, a baixa dissimilaridade espaço-temporal da fauna sugere que essas variáveis ambientais também limitam a abundância de espécies, além da composição.

Essas mudanças na composição de espécies ao longo do espaço e do tempo podem também ser resultado de mudanças nas características de habitat (Pellegrini & Ferreira 2016b). A distância da entrada, além de influenciar as condições de temperatura e umidade, influência também na disponibilidade de recursos e/ou microhabitats, como por exemplo, a variação na quantidade de guano que ocorre da entrada até o fundo da caverna (Bahia e Ferreira 2005; Humphreys 1991; Ferreira e Martins 1998, 1999; Ferreira e Pompeu 1997; Tobin et al. 2013; Ferreira et al. 2015; Souza-Silva et al 2021). Dessa forma, a estruturação da comunidade e determinação da composição e riqueza de espécies cavernícolas são relacionadas a restrições impostas pelo microclima e pela disponibilidade de recursos (Poulson 2005), uma vez que a riqueza e/ou abundância tendem a ser proporcionais à disponibilidade de recursos (Doube 1987).

A heterogeneidade nas características físicas e tróficas pode ser importante para a substituição espacial de espécies em cavernas tropicais (Simões et al. 2015), já que ambientes mais complexos possuem mais nichos e recursos e, conseqüentemente, tendem a suportar maior

diversidade de espécies (Bazzaz 1975). De acordo com Gomes (2014), uma maior contribuição da substituição entre os setores e entre os períodos de coleta pode ser explicada pela elevada dissimilaridade de setores próximos às entradas quando comparados aos do fundo da caverna (Poulson e White 1969, Pellegrini et al. 2016).

As variações na composição, riqueza e abundância entre os períodos de seca e chuva podem estar relacionadas às variações na disponibilidade de recursos, na temperatura e umidade (Wolda 1978, Pinheiro *et al.* 2002, Bento et al. 2016). Dessa forma, a variação sazonal dos recursos alimentares pode explicar as variações na composição e riqueza de insetos (Vasconcellos *et al.*, 2010; Pinheiro *et al.* 2002). Nas cavernas tropicais, a disponibilidade de recursos alimentares pode ser maior no período chuvoso, devido à entrada de detritos (Souza-Silva et al. 2011), possibilitando variações na composição faunística e aumentando a riqueza de espécies.

As variações nas condições de temperatura e umidade e na similaridade da fauna revela a Gruta Salitre como uma caverna heterogênea no espaço e no tempo. Essas características proporcionam elevada substituição da fauna não-troglóbia, especialmente em locais próximos à entrada.

5. AGRADECIMENTOS

A Thaís Pellegrini, ao Prof. Dr. Lucas Del Bianco, ao Gustavo Heringer e a Maria Eugênia pela ajuda das análises estatísticas. Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), à Fapemig e à VALE. Aos Membros da banca de avaliação da monografia, Maria Fernanda Peñaflores e Thais G. Pellegrini.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, M.; GORLEY, R. N.; CLARKE, R. K. Permanova+ for primer: Guide to software and statistical methods: Primer-E Limited; 2008. Plymouth, UK.
- ASTORGA, Anna et al. Habitat heterogeneity drives the geographical distribution of beta diversity: the case of New Zealand stream invertebrates. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 13, p. 2693-2702, 2014.
- BAHIA, Gretynelle Rodrigues; FERREIRA, Rodrigo Lopes. Influência das características físico-químicas e da matéria orgânica de depósitos recentes de guano de morcego na riqueza e diversidade de invertebrados de uma caverna calcária. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 7, n. 1, 2005.
- BASELGA, Andrés; JIMÉNEZ-VALVERDE, Alberto; NICCOLINI, Gilles. A multiple-site similarity measure independent of richness. **Biology Letters**, v. 3, n. 6, p. 642-645, 2007.

BASELGA, Andrés. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global ecology and biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134-143, 2010.

BAZZAZ, F. A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. **Ecology**, v. 56, n. 2, p. 485-488, 1975.

BENTO, D. D. M. et al. Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 78, n. 2, p. 61-71, 2016.

BUCKLEY, Hannah L. et al. Changes in the analysis of temporal community dynamics data: a 29-year literature review. **PeerJ**, v. 9, p. e11250, 2021.

CALDERON-PATRON, Jaime M. et al. Beta diversity in a highly heterogeneous area: disentangling species and taxonomic dissimilarity for terrestrial vertebrates. **PLoS One**, v. 11, n. 8, p. e0160438, 2016.

CARVALHO, José C. et al. Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. **Oikos**, v. 122, n. 6, p. 825-834, 2013.

CARVALHO, José C.; CARDOSO, Pedro; GOMES, Pedro. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 7, p. 760-771, 2012.

CLARKE, K. Robert; SOMERFIELD, Paul J.; GORLEY, Raymond N. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 366, n. 1-2, p. 56-69, 2008.

CRIST, Thomas O. et al. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. **The American Naturalist**, v. 162, n. 6, p. 734-743, 2003.

CULVER, David C.; PIPAN, Tanja. **The biology of caves and other subterranean habitats**. Oxford University Press, 2019.

DOUBE, B. M. Spatial and temporal organization in communities associated with dung pats and carcasses. **Organization of communities: past and present**, 1987.

FERREIRA, R. L. A medida da complexidade ecológica e suas aplicações na conservação e manejo de ecossistemas subterrâneos. **Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte**, 2004.

FERREIRA, Rodrigo Lopes et al. Spatial and temporal fluctuations of the abundance of Neotropical cave-dwelling moth *Hypena* sp. (Noctuidae, Lepidoptera) influenced by temperature and humidity. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 47, 2015.

FERREIRA, Rodrigo Lopes, & POMPEU, Paulo Santos. Fatores que influenciam a riqueza e a diversidade da fauna associada a depósitos de guano na gruta Taboa, Sete Lagoas, Minas Gerais, Brasil. **O carste**, 2(9), 30-33, 1997.

FERREIRA, Rodrigo Lopes; MARTINS, Rogerio Parentoni. Diversity and distribution of spiders associated with bat guano piles in Morrinho cave (Bahia State, Brazil). **Diversity and distributions**, p. 235-241, 1998.

FERREIRA, Rodrigo Lopes; MARTINS, Rogério Parentoni. Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. **Tropical Zoology**, v. 12, n. 2, p. 231-252, 1999.

GIBBONS, Jean Dickinson; CHAKRABORTI, Subhabrata. Nonparametric statistical inference marcel dekker. **Inc. 645pp**, 2003.

GOMES, C. R. C. **Aninhamento em comunidades: padrões e processos subjacentes**. 2014. 53 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2014.

HARMS, Kyle E. et al. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature**, v. 404, n. 6777, p. 493-495, 2000.

HEINO, Jani et al. Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. **Freshwater Science**, v. 32, n. 1, p. 142-154, 2013.

HEINO, Jani; MELO, Adriano S.; BINI, Luis M. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 2, p. 223-235, 2015.

HUMPHREYS, W. F. Experimental re-establishment of pulse-driven populations in a terrestrial troglobite community. **The Journal of Animal Ecology**, p. 609-623, 1991.

LEGENDRE, Pierre; ANDERSON, Marti J. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. **Ecological monographs**, v. 69, n. 1, p. 1-24, 1999.

LENCIONI, Valeria; BERNABÒ, Paola; LATELLA, Leonardo. Cold resistance in two species of cave-dwelling beetles (Coleoptera: Cholevidae). **Journal of Thermal Biology**, v. 35, n. 7, p. 354-359, 2010.

MAMMOLA, Stefano; ISAJA, Marco. Cave communities and species interactions. In: **Cave Ecology**. Springer, Cham, 2018. p. 255-267.

MOLDOVAN, Oana Teodora; KOVÁČ, Ľubomír; HALSE, Stuart (Ed.). Cave ecology. 2018.

NICOLOSI, Giuseppe et al. Microhabitat selection of a Sicilian subterranean woodlouse and its implications for cave management. **International Journal of Speleology**, 2021.

NOVAK, Tone et al. Duality of terrestrial subterranean fauna. **International Journal of Speleology**, v. 41, n. 2, p. 5, 2012.

OLIVER, Ian; BEATTIE, Andrew J. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. **Conservation biology**, v. 10, n. 1, p. 99-109, 1996.

PACHECO, Gabrielle SM et al. The role of microhabitats in structuring cave invertebrate communities in Guatemala. **International Journal of Speleology**, v. 49, n. 2, p. 8, 2020.

PECK, Stewart B. The invertebrate fauna of tropical American caves, part II: Puerto Rico, an ecological and zoogeographic analysis. **Biotropica**, p. 14-31, 1974.

PELLEGRINI, Thais et al. Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. **Subterranean Biology**, v. 18, p. 17, 2016a.

PELLEGRINI, Thais Giovannini; FERREIRA, Rodrigo Lopes. Are inner cave communities more stable than entrance communities in Lapa Nova show cave? **Subterranean Biology**, v. 20, p. 15, 2016b.

PINHEIRO, F. et al. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. **Austral Ecology**, v. 27, n. 2, p. 132-136, 2002.

FERREIRA, Rodrigo Lopes; POMPEU, Paulo Santos. Fatores que influenciam a riqueza e a diversidade da fauna associada a depósitos de guano da gruta Taboá, Sete Lagoas, Minas Gerais, Brasil. **O carste** 2 (9). 30-33, 1997.

POULSON, Thomas L. Food Sources Sources. **Encyclopedia of Caves**, p. 255, 2005.

POULSON, Thomas L.; WHITE, William B. The cave environment. **Science**, v. 165, n. 3897, p. 971-981, 1969.

PROUS, X.; FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Delimitation of epigeal-hypogean ecotone zone in two limestone caves in southeastern Brazil. **Austral Ecology**, v. 29, p. 374-382, 2004.

SILVA, Cláudio Maurício Teixeira da; SIMÕES, Paulo Rodrigo. Gruta do Salitre (MG 361): geoespeleologia e espeleotemas. **Rem: Revista Escola de Minas**, v. 55, p. 277-284, 2002.

SOUZA-SILVA, Marconi; INIESTA, Luiz Felipe Moretti; FERREIRA, Rodrigo Lopes. Invertebrates diversity in mountain Neotropical quartzite caves: which factors can influence the composition, richness, and distribution of the cave communities? **Subterranean Biology**, v. 33, p. 23, 2020.

SIMÕES, Matheus Henrique; SOUZA-SILVA, Marconi; FERREIRA, Rodrigo Lopes. Cave physical attributes influencing the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 103, 2015.

SIMPSON, George Gaylord. Mammals and the nature of continents. **American Journal of Science**, v. 241, n. 1, p. 1-31, 1943.

SOUZA-SILVA, Marconi et al. Habitat selection of cave-restricted fauna in a new hotspot of subterranean biodiversity in Neotropics. **Biodiversity and Conservation**, v. 30, n. 14, p. 4223-4250, 2021.

STEIN, Anke; GERSTNER, Katharina; KREFT, Holger. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology letters**, v. 17, n. 7, p. 866-880, 2014.

STIREMAN, John O. and Diversity of a Tachinid Parasitoid Community over Space and Time. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 101, n. 2, p. 362-370, 2008.

TOBIN, Benjamin W.; HUTCHINS, Benjamin T.; SCHWARTZ, Benjamin F. Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave. **International Journal of Speleology**, v. 42, n. 3, p. 4, 2013.

VASCONCELLOS, Alexandre et al. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, p. 471-476, 2010.

VENABLES, W. N.; RIPLEY, B. D. Modern applied statistics (Fourth S., editor) New York. 2002.

WHITTAKER, Robert Harding. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. **Ecological monographs**, v. 30, n. 3, p. 279-338, 1960.

WOLDA, Henk. Seasonal fluctuations in rainfall, food, and abundance of tropical insects. **The Journal of Animal Ecology**, p. 369-381, 1978.

WYNNE, J. Judson et al. Fifty years of cave arthropod sampling: techniques and best practices. **International Journal of Speleology**, v. 48, n. 1, p. 4, 2019.