



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:

SILVA, M. S.; GUIMARÃES, L. C. L.; FERREIRA, R. L.. Diversidade de invertebrados terrestre na caverna Paraíso, Aveiro, Pará, Brasil: Fatores que influenciam a composição e riqueza em distintas escalas de amostragem. 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.024-031. Disponível em: <http://www.cavernas.org.br/anais36cbe/36cbe_024-031.pdf>. Acesso em: *data do acesso*.

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

DIVERSIDADE DE INVERTEBRADOS TERRESTRE NA CAVERNA PARAÍSO, AVEIRO, PARÁ, BRASIL: FATORES QUE INFLUENCIAM A COMPOSIÇÃO E RIQUEZA EM DISTINTAS ESCALAS DE AMOSTRAGEM

*DIVERSITY OF TERRESTRIAL INVERTEBRATES IN THE PARAISO CAVE, AVEIRO, PARÁ, BRAZIL:
FACTORS INFLUENCING COMPOSITION AND RICHNESS AT DIFFERENT SAMPLING SCALES*

Marconi SOUZA-SILVA (1); Luana Cristina Lourenço GUIMARÃES (1); Rodrigo Lopes FERREIRA (1)

(1) Universidade Federal de Lavras, Instituto de Ciências Naturais, Departamento de Ecologia e Conservação, Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, Caixa Postal 3037, CEP 37200-900, Lavras, MG, Brasil.

Contatos: marconisilva@ufla.br; luanaguimaraes597@hotmail.com; drops@ufla.br.

Resumo

Avaliamos a influência da diversidade dos componentes físicos, tróficos, de abrigos e microclimáticos sobre a composição e riqueza de invertebrados terrestres ao longo da maior caverna conhecida para a Amazônia Brasileira. Realizamos amostragens em setores de 10x3m e quadrantes de 1x1m com o intuito de avaliar diferenças na resposta da fauna em distintas escalas. Os táxons mais ricos foram Araneae (13 spp.), Polydesmida (10), Coleoptera (10), Hymenoptera (9) e Acari (9). Dentre as espécies encontradas na caverna, 11 delas apresentaram troglomorfose verdadeiras e, portanto, foram consideradas troglóbias. A similaridade da fauna foi inferior a 20%, revelando uma elevada substituição de espécies ao longo da caverna. Para os setores e quadrantes, a diversidade de substratos no piso da caverna e a distância da entrada foram fatores determinantes para a dissimilaridade da fauna. Entretanto, a riqueza foi influenciada negativamente pela distância da entrada nos setores. Nos quadrantes, a distância da entrada também influenciou negativamente a riqueza, porém a diversidade de substrato a influenciou positivamente. A distância da entrada relacionou-se negativamente com a diversidade de substrato, de abrigos e de recursos orgânicos. Assim, os fatores que mais contribuíram para a estruturação da comunidade estão ligados às características dos habitats (distância da entrada e diversidade de substratos), porém as respostas da fauna podem variar de acordo com as escalas de amostragem.

Palavras Chave: Similaridade, heterogeneidade de habitat, comunidades.

Abstract

We evaluated the influence of the diversity of physical, trophic, shelter, and microclimatic components on the composition and richness of terrestrial invertebrates along the largest known cave for the Brazilian Amazon biome. We carried out sampling in 10x3m sectors and 1x1m quadrants to assess differences in faunal response at different scales. The richest taxa were Araneae (13 spp.), Polydesmida (10), Coleoptera (10), Hymenoptera (9), and Acari (9). Among the species found in the cave, 11 of them showed true troglomorphisms and, therefore, were considered troglobites. The faunal similarity was less than 20%, revealing a high replacement of species throughout the cave. For the sectors and quadrants, the diversity of substrates on the cave floor and the distance from the entrance were the determining factors in the dissimilarity of the fauna. However, richness was negatively influenced by the distance from the entrance into the sectors. Inside the quadrants, the distance from the entrance also negatively influenced the richness, but the diversity of substrate influenced positively. The distance from the entrance was related negatively to the diversity of substrate, diversity of shelter, and diversity of organic resources. Thus, it is possible to see that the factors that most contributed to the structuring of the community are linked to the characteristics of the habitats (distance from entry and diversity of substrates), but the fauna responses may vary according to the sampling scales.

Keywords: Similarity, habitat heterogeneity, communities.

1. INTRODUÇÃO

Em função das características ambientais peculiares das cavernas, a fauna que habita estes ambientes pode ter sua distribuição influenciada por di-

versos fatores. Tais fatores vão desde a macroescala, como o grau de interação com a paisagem no entorno, litologia, altitude, sazonalidade (Pellegrini et al. 2016, Mammola & Leroy 2018). Na mesoescala, como ta-

manho e quantidade de entradas e desenvolvimento linear da caverna, até parâmetros relacionados à microescala, como micro habitats, microclima (Mammola et al. 2015, Pacheco et al. 2020, Souza-Silva et al. 2021), presença de corpos de água, espeleotemas, tipos de substratos orgânicos e inorgânicos (Simões et al. 2015, Souza-Silva et al. 2021). A preferência por micro habitats específicos pelos invertebrados de cavernas decorre de características fisiológicas, morfológicas e comportamentais (Mammola et al. 2016, Pacheco et al. 2020, Souza-Silva et al. 2021). Assim, a heterogeneidade do hábitat pode atuar estruturando as comunidades de invertebrados cavernícolas, por meio da disponibilização de habitat distintos (Zagmajster et al. 2018), interferindo diretamente na distribuição das espécies e conseqüentemente nos padrões de riqueza (Terlizzi et al. 2009). Neste contexto, as variações nas características físicas, tróficas, microclimáticas e biológicas que ocorrem ao longo do desenvolvimento de uma caverna podem afetar a composição e riqueza da fauna (Souza-Silva et al. 2021). Diante disso, este estudo teve como objetivo avaliar como a heterogeneidade física, trófica e microclimática de microhabitats cavernícolas determinam a composição e a riqueza das comunidades de invertebrados troglóbios e não troglóbios, em distintas escalas, dentro de uma caverna de grande desenvolvimento linear. Para isso, testamos as seguintes hipóteses: (i) a heterogeneidade do hábitat da caverna influencia a riqueza de invertebrados, de forma que quanto maior a heterogeneidade, maior deve ser a riqueza de espécies; (ii) a similaridade faunística entre distintas regiões da caverna será baixa em função da heterogeneidade espacial. Além disso, é apresentada a elevada riqueza de espécies troglóbias da caverna.

2. METODOLOGIA

2.1. Área de Estudo

O presente estudo foi realizado na Caverna Paraíso (S 04°04'31,5"/W 55°27'31,6"), localizada entre as formações Itaituba e Monte Alegre, no município de Aveiro, oeste do Pará, Brasil. A caverna insere-se em uma formação calcária do carbonífero, sendo a maior caverna conhecida da Amazônia, com desenvolvimento linear de 4.436 m já mapeados, porém ainda existem condutos não explorados. A altitude desta caverna é 59 m. A temperatura média anual varia entre 24 e 26°C. A região apresenta um elevado índice pluviométrico anual, variando de 1750 a 2500mm, umidade relativa chega a quase 100% (Wang et al. 2017). Esta caverna possui uma única entrada de reduzida dimensão (Figura 1).

2.2. Desenho Amostral

As coletas de dados bióticos e abióticos foram realizadas entre os dias 05 e 10 de outubro de 2020. As unidades amostrais são formadas por 24 quadrantes (1m²) e 8 setores (10x3m), compreendendo a micro e a mesoescala, respectivamente. Setores e quadrantes foram dispostos de maneira que 3 quadrantes estivessem inseridos em cada um dos setores (Souza-Silva et al. 2021). As unidades amostrais foram distribuídas ao longo do desenvolvimento linear da caverna, desde a entrada até condutos mais profundos (Figura 1). Além disso, foram realizadas inspeções e amostragem manual de fauna ao longo da caverna, porém somente as espécies encontradas nos setores e quadrantes foram consideradas nas análises relativas à heterogeneidade de microhabitats. As demais espécies foram somente utilizadas na listagem da fauna geral encontrada na caverna. A estrutura dos componentes de habitat dentro dos setores foi determinada através de observação visual, sendo os setores divididos em 10 sessões de 1x3m onde foram realizadas caracterizações do piso da caverna através da porcentagem ocupada por substratos orgânicos (carcaças, guano, detritos vegetais e galhos) e inorgânicos (rochas, matacão, bloco, cascalho, areia, silte/argila/lama, argila hardpan) (Souza-Silva et al. 2021). Já em relação aos quadrantes, os dados relativos à estrutura do habitat foram obtidos no software ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>), de licença livre, a partir de fotografias (tiradas na altura do peito e perpendicularmente ao solo) feitas de todos os quadrantes, de modo que foram aferidas as porcentagens dos substratos orgânicos e inorgânicos, assim como foi realizado nos setores da caverna. Temperatura e umidade do ar foram medidas nos setores com auxílio de termo-higrômetro digital colocado a nível do solo (Pellegrini et al. 2016, Souza-Silva et al. 2021). Todos os setores e todos os quadrantes foram caracterizados pelo mesmo observador. Além disso, foi realizada uma média aritmética desses valores, a fim de obter um único valor de cada um dos diferentes substratos em cada setor analisado. As coletas foram realizadas com auxílio de pinças e pincéis, sendo os indivíduos armazenados em álcool 70% e levados para laboratório. A coleta da fauna foi feita por dois coletores. Medidas de temperatura e umidade não foram aferidas nos quadrantes.

2.3. Identificação da fauna

Posteriormente, com auxílio de lupas estereoscópicas, os indivíduos foram triados e identificados até o menor nível taxonômico acessível e agrupados em morfótipos. Para identificar possíveis espécies troglomórficas, foram utilizadas características mor-

fológicas comumente observadas para determinar espécies troglóbias em diversos grupos taxonômicos como: a redução ou ausência de olhos, alongamento dos apêndices locomotores e sensoriais, redução ou perda de pigmentação, aumento do tamanho do corpo e do número de tricobotria (Culver & Pipan 2019). Todas as espécies que apresentaram troglomorfismos foram consideradas troglóbias.

2.4. Análise de dados

A diversidade dos substratos foi obtida para cada setor e quadrante através do Índice de Shannon (H') (Magurran & McGill, 2011), usando como abundância as porcentagens de guano, detritos vegetais, galhos, rocha matriz, matacão médio (500 – 1000 mm), matacão pequeno (250 – 500 mm), blocos (64 - 250 mm), cascalho grosso (16 – 64 mm), cascalho fino (2 – 16 mm), areia (0,06 – 2 mm), silte e “hardpan”. A diversidade de abrigos foi obtida usando galhos, matacão pequeno, matacão médio, cascalho grosso e cascalho fino e a diversidade de recursos tróficos usando o guano, detritos vegetais e galhos. As variáveis usadas foram temperatura (0C), umidade (%), diversidade de substrato (H'), diversidade de abrigos (H'), diversidade de recursos tróficos (H') e distância da entrada (metros). Para avaliar as influências destas 6 variáveis sobre a composição e riqueza de espécies, foram utilizados modelos lineares baseados em distância (distLM) (Anderson et al. 2008). Os modelos foram elaborados com o procedimento forward de seleção de variáveis, que se inicia com um modelo nulo e a partir deste adicionam-se as variáveis conforme seu poder de explicação (Anderson et al. 2008). O critério de informação de Akaike

corrigido (AICc) foi usado como critério de seleção do modelo, recomendado para casos em que há muitas variáveis para poucas amostras (Anderson et al. 2008). AICc é uma métrica que mensura a qualidade de um modelo estatístico visando também a sua simplicidade. Fornece, portanto, uma métrica para comparação e seleção de modelos, em que menores valores de AICc representam uma maior qualidade e simplicidade, segundo este critério. Os dados de composição e abundância foram tratados utilizando a função square-root para diminuir as discrepâncias entre os valores (Anderson et al. 2008). Posteriormente, foi utilizado o índice de Bray-Curtis para construir as matrizes de similaridade com base nos dados de abundância transformados (Anderson et al. 2008). Para os dados de riqueza, utilizou-se a distância Euclidiana como medida de similaridade. A análise de redundância baseada em distância (dbRDA) foi usada para avaliar conjuntamente o percentual de ajuste e explicação dos modelos na variação dos dados de composição e abundância (Anderson et al. 2008). Todas as análises acima foram realizadas no programa estatístico PRIMER - E 7 (<https://www.primere.com/>). A análise de regressão linear foi usada para avaliar a influência da distância da entrada da caverna na diversidade de substrato, diversidade de abrigo e diversidade de recursos orgânicos (Zuur et al. 2010). Variáveis abióticas com alto valor de correlação foram excluídas do modelo ($\rho > \pm 0,60$) (Zuur et al. 2010). As análises de regressão linear e os respectivos gráficos de dispersão (scatterplots) foram realizados usando o programa livre de estatística *jamovi* (<https://www.jamovi.org/>). Foi considerado como nível de significância o valor de $p < 0,05$.

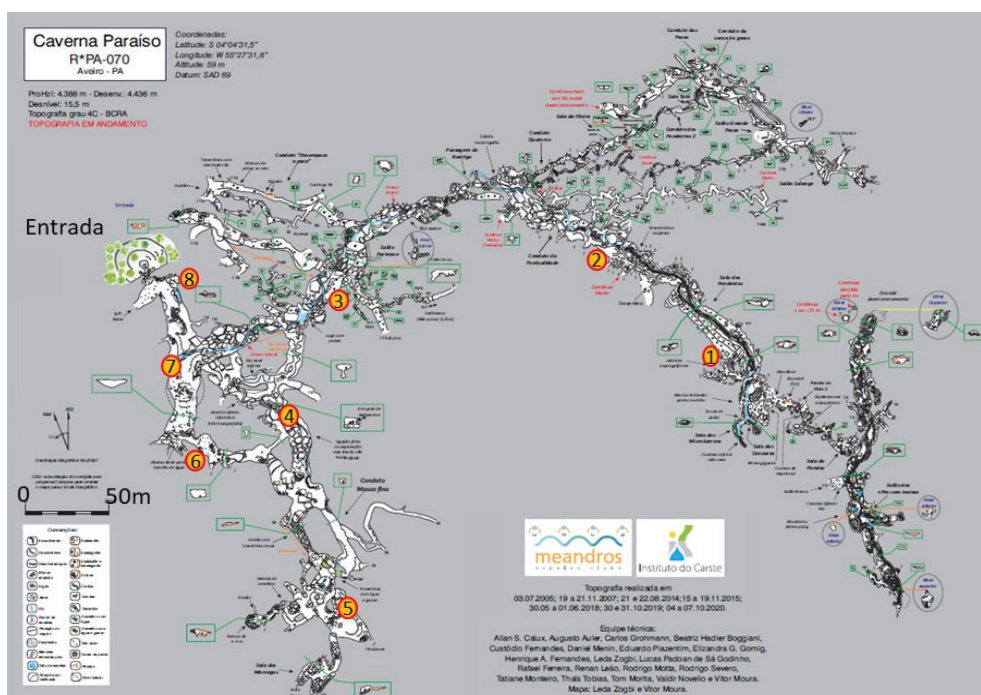


Figura 1: Mapa da Caverna Paraíso, Avestro, Pará com os locais de coleta de dados bióticos e abióticos, usando setores de 10x3m e quadrantes de 1x1m como unidades amostrais (números de 1 a 8). Mapa retirado de <https://sites.google.com/site/meandrosespeleoclube/>, em 08/de janeiro de 2022.

3. RESULTADOS

3.1. Composição, riqueza e similaridade da fauna

Foram contabilizados 3343 espécimes de invertebrados distribuídas em 119 morfótipos, das quais 101 espécies ocorreram nos setores e 66 nos quadrantes. Destas, 28 ocorreram apenas nos setores e 16 apenas nos quadrantes, e as demais espécies foram encontradas tanto nos setores, quanto nos quadrantes. Araneae (13 spp.), Polydesmida (10), Coleoptera (10), Hymenoptera (9), Acari (9), Diptera (8), Hemiptera (8), Isopoda (7), Gastropoda (7), Collembola (5), Opiliones (4), Oligochaeta (3), Spirostreptida (3), Blattaria (3), Lepidoptera (3), Decapoda (2), Scolopendromorpha (2), Orthoptera (2), Zygentoma (2), Amblypygi (2), Geophilomorpha (1), Glomeridesmida (1), Symphyla (1), Dermaptera (1), Palpigradi (1), Pseudoscorpiones (1) e Schizomida (1) foram os mais ricos, respectivamente. Dentre as espécies encontradas na caverna, 11 delas apresentaram troglomorfismos verdadeiros e, portanto, foram consideradas troglóbias (Figura 2). Scleropactidae sp.9, Scleropactidae sp.10, *Glomeridesmus* sp.2, Pyrgodesmidae sp.8, Pyrgodesmidae sp.9, Cryptodesmidae sp.1, Fuhrmannodesmidae sp.1, Oniscodesmidae sp.1, Polydesmida sp.2, *Circoniscus* sp.2, Escadabiidae sp.1. Somente Scleropactidae e Pyrgodesmidae foram encontradas fora de setores e quadrantes. A similaridade de Bray-Curtis da fauna foi inferior a 20%, revelando uma elevada substituição de espécies ao longo da caverna. Os setores 1 e 2 e seus respectivos quadrantes, localizados mais ao fundo da caverna, foram pouco similares entre si (20%) e dissimilares em relação aos demais setores (0%).



Figura 2: Algumas espécies troglóbias encontradas na Caverna Paraíso: **A** Escadabiidae (Opiliones); **B** Scleropactidae (Isopoda); **C** *Glomeridesmus* (Diplopoda); **D** Polydesmida (Diplopoda); **E** Polydesmida (Diplopoda); **F** Polydesmida (Diplopoda).

3.2. Fatores determinantes da composição e riqueza de espécies

Para os setores, a diversidade de substratos foi o fator determinante das variações na composição de espécies (AICc = 67,47; R²=0,33; p = 0,001). O gráfico do dbRDA mostra que os fatores abióticos medidos explicaram 51,3% da variação da composição da fauna (Figura 3A). A distância da entrada influenciou negativamente a riqueza de invertebrados (AICc= 67,47 R²=0,33; p = 0,001) nos setores (Figura 4 A). Nos quadrantes, a diversidade de substrato e a distância da entrada foram os fatores determinantes das variações na composição de espécies (AICc = 198,42; R²=0,24; p = 0,003). O gráfico do dbRDA mostra que os fatores abióticos medidos explicaram 25,6% da variação da composição da fauna nos quadrantes (Figura 3B). A distância da entrada e a diversidade do substrato influenciaram a riqueza de invertebrados (AICc = 58,049; R²=0,51; p = 0,004) nos quadrantes (Figura 4B e C).

A figura 5 mostra as relações negativas entre a distância da entrada e a diversidade de substratos (R²=0,60; p = 0,001), diversidade de abrigos (R²=0,15; p = 0,001) e diversidade de recursos orgânicos (R²=0,16; p = 0,001).

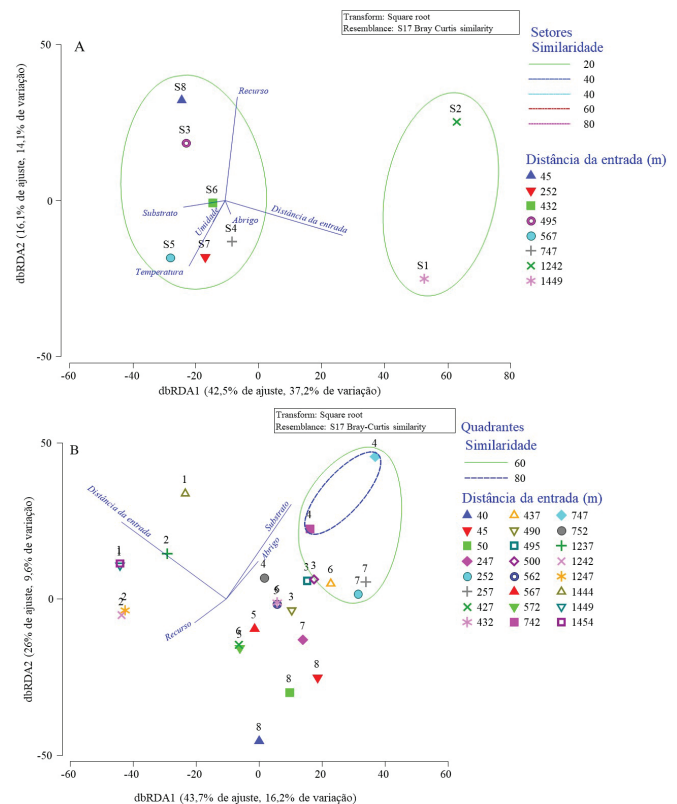


Figura 3: Análise de redundância baseada em distância (dbRDA) para os setores (A) e quadrantes (B). A baixa similaridade dos setores e quadrantes mais internos (1 e 2) com os demais é destacada usando círculos verdes e azuis.

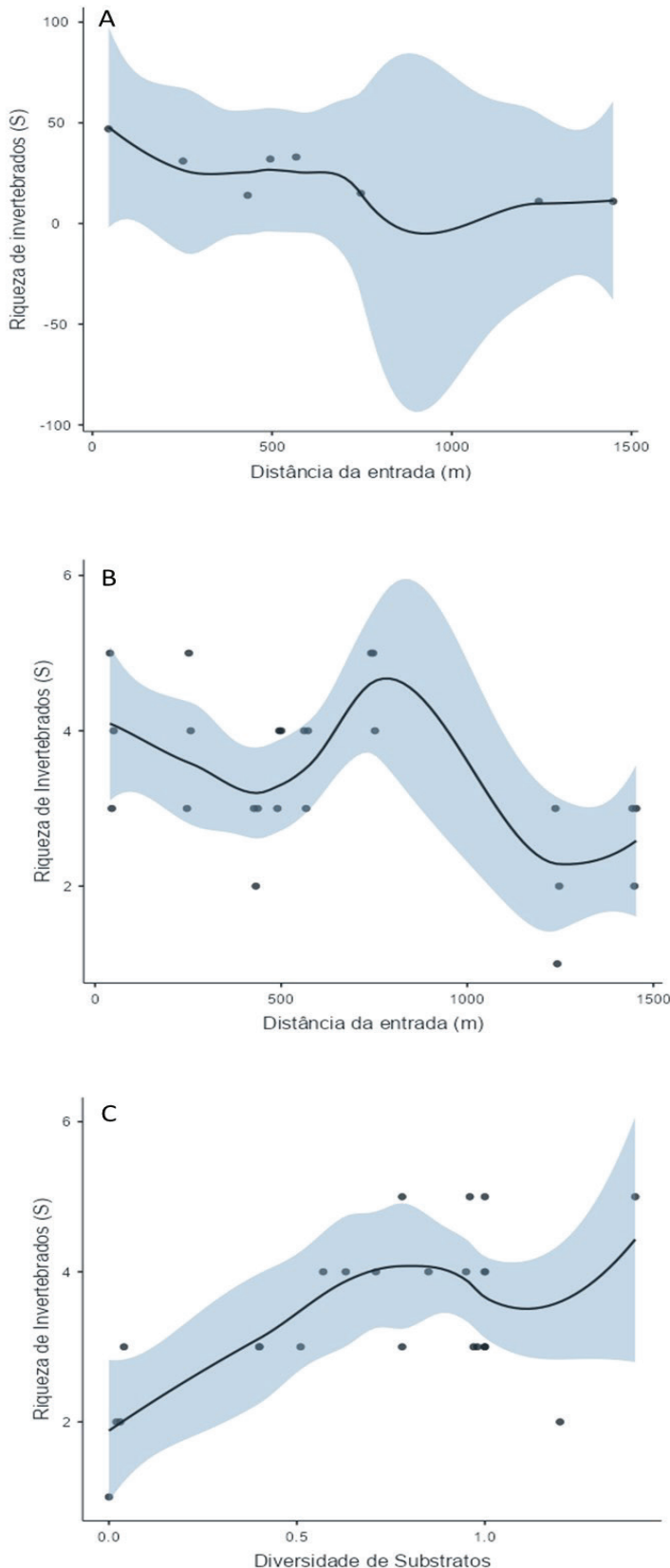


Figura 4: Relação negativa entre riqueza de invertebrados e a distância da entrada nos quadrantes e setores (A e B) e positiva entre diversidade de substrato e riqueza (C).

4. DISCUSSÃO

4.1. Composição e riqueza da fauna

Até o momento, somente um resumo referente à fauna subterrânea desta caverna foi publicado, porém aspectos ecológicos não foram considerados (Junior et al. 2013). No estudo de 2013, os autores amostraram apenas 22 espécies, considerando vertebrados e invertebrados, contra 119 espécies neste estudo, que considerou apenas invertebrados. No estudo de Junior (2013), a coleta foi realizada apenas por busca ativa ao longo da caverna e não se buscou outros métodos de coleta que pudessem contribuir para uma amostragem mais efetiva da fauna. O emprego de métodos distintos de coleta e em escalas mais refinadas, permite uma melhor caracterização da fauna. A sub amostragem de dados pode trazer riscos severos à conservação, uma vez que pode indicar uma falsa baixa relevância de uma dada caverna, alterando sua classificação dentro dos critérios da legislação brasileira de proteção de cavernas (<https://www.icmbio.gov.br/cecav/orientacoes-e-procedimentos/licenciamento-ambiental.html>).

4.1. Fatores determinantes da composição e riqueza de espécies

A relação entre a composição e riqueza de espécies com a diversidade de substratos pode decorrer do fato de que habitats mais heterogêneos tendem a abrigar distintas espécies e fornecer recursos e abrigos para um maior número de espécies, inclusive nos ambientes de cavernas (Mammola et al. 2016, Pacheco et al. 2020). Habitats mais heterogêneos podem permitir reduções na sobreposição de nicho ecológico entre espécies potencialmente competidoras, e consequentemente possibilitar a coexistência de mais espécies (Tews et al. 2004, Stein et al. 2014). Por outro lado, a distância da entrada é um fator que pode atuar na redução da diversidade de substratos físicos e tróficos, altera os microclimas e consequentemente reduz o número de espécies aptas a colonizar e sobreviver em locais mais profundos (Souza-Silva et al. 2021).

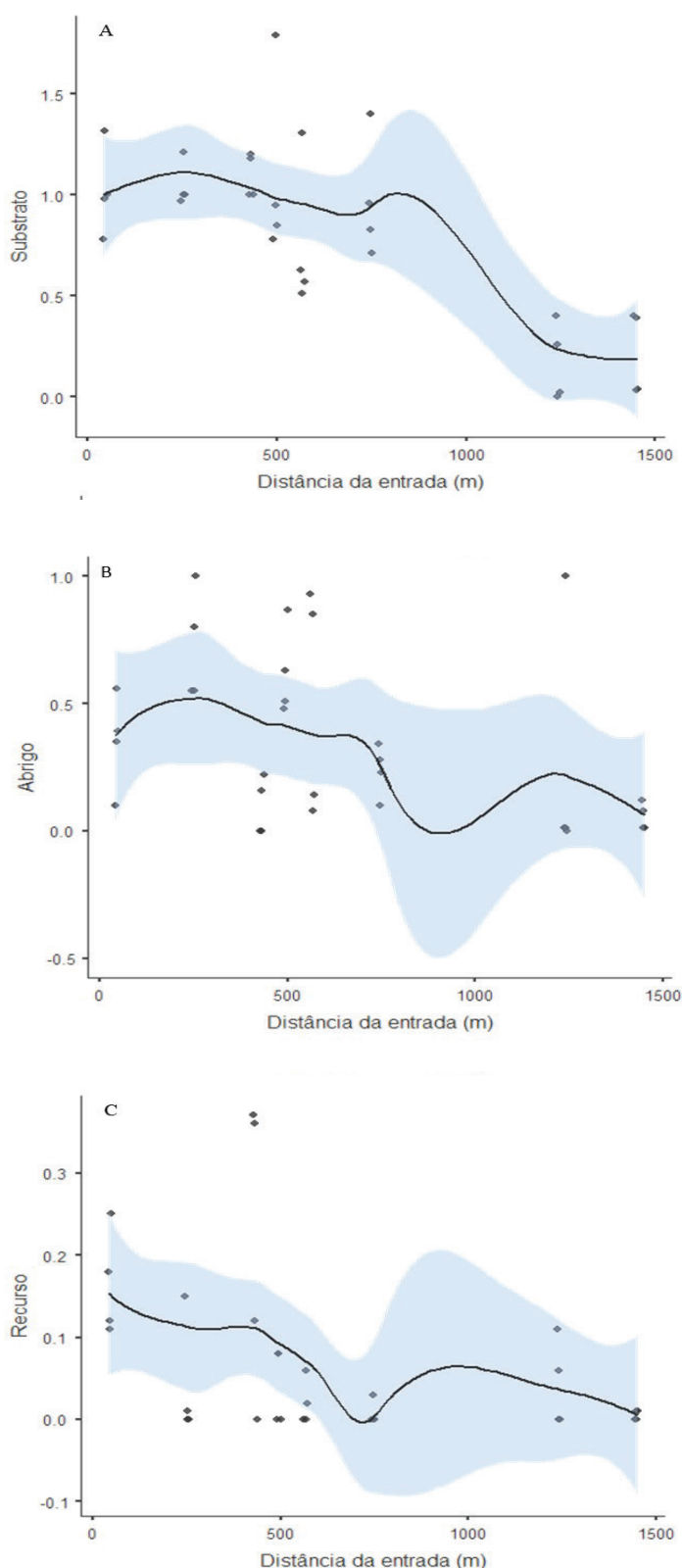


Figura 5: Relações negativas entre a distância da entrada e a diversidade de substratos (A), diversidade de abrigos (B) e diversidade de recursos orgânicos (C) nos setores e quadrantes.

As entradas das cavernas representam uma zona de transição (ecótono) entre os meios epígeo e hipógeo, e geralmente são locais heterogêneos, com maior riqueza de recursos tróficos e fauna, e elevada instabilidade nas condições de temperatura e umidade (Prous et. al. 2004). Além disso, apresentam fatores físicos e biológicos que atuam com filtros seletivos para a fauna potencialmente colonizadora de cavernas (Prous et. al. 2004, Rabelo et. al. 2020). Está bem estabelecido na literatura que a heterogeneidade de habitat e a disponibilidade de recursos alimentares são importantes fatores seletivos da distribuição da fauna nos ambientes de cavernas (Ferreira et al. 2000, Schneider et al. 2011).

5. CONCLUSÕES

A diversidade de substratos e a distância da entrada são fatores que determinam diferenciação de habitat e que, por sua vez, influenciam na composição e riqueza das comunidades de invertebrados na caverna Paraíso. Tais fatores ambientais contribuem de forma distinta para a alta rotatividade de espécies, mesmo que em escalas estreitas. A distância da entrada se mostrou como um fator limitante para a colonização pela fauna e a diversidade de substratos como um fator que promove rotatividade e alta riqueza de espécies na caverna.

6. AGRADECIMENTOS

Leda Zogbi coordenou a expedição à caverna Paraíso em outubro de 2020. Imensamente gratos à hospitalidade e generosidade dos residentes Nelson, Solange, Gabrielly, Tony, Pietra e ao Rodrigo Motta. Demais membros expedição foram Allan Calux, Rodrigo Severo, Eduardo Piazentim, Rafael (Pinoquio), Elizandra, Tatiane e Thaís Tobias.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, M.; GORLEY, R.; CLARKE, K. PERMANOVA. for PRIMER: a **guide to software and statistical methods**. Primer-e, Plymouth, UK, p. 32, 2008.
- CULVER, David C.; PIPAN, Tanja. **The biology of caves and other subterranean habitats**. Oxford University Press, 2019.
- FERREIRA, Rodrigo Lopes et al. Ecology of bat guano arthropod communities in a Brazilian dry cave. **Ecotropica**, v. 6, n. 2, p. 105-116, 2000.
- JÚNIOR, Custódio Fernandes Evangelista et al. Levantamento preliminar da fauna da caverna Paraíso, uma das maiores cavernas da Amazônia, Aveiro, estado do Pará. **Anais do 32º Congresso Brasileiro de Espeleologia Barreiras-BA – Sociedade Brasileira de Espeleologia**, 2013.
- MAGURRAN, Anne E.; MCGILL, Brian J. Biological diversity. **Frontiers in Measurement and Assessment**, 2011.
- MAMMOLA, Stefano et al. Seasonal dynamics and micro-climatic preference of two Alpine endemic hypogean beetles. **International Journal of Speleology**, v. 44, n. 3, p. 3, 2015.
- MAMMOLA, Stefano; LEROY, Boris. Applying species distribution models to caves and other subterranean habitats. **Ecography**, v. 41, n. 7, p. 1194-1208, 2018.
- MAMMOLA, Stefano et al. Ecology and sampling techniques of an understudied subterranean habitat: the Milieu Souterrain Superficiel (MSS). **The Science of Nature**, v. 103, n. 11, p. 1-24, 2016.
- 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.
- PELLEGRINI, Thais et al. Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. **Subterranean Biology**, v. 18, p. 17, 2016.
- PROUS, Xavier; FERREIRA, Rodrigo Lopes; MARTINS, Rogerio Parentoni. Ecotone delimitation: Epigeal–hypogean transition in cave ecosystems. **Austral Ecology**, v. 29, n. 4, p. 374-382, 2004.
- RABELO, Lucas Mendes; SOUZA-SILVA, Marconi; FERREIRA, Rodrigo Lopes. Epigeal and hypogean drivers of neotropical subterranean communities. **Journal of Biogeography**, v. 48, n. 3, p. 662-675, 2020.
- SCHNEIDER, Katie; CHRISTMAN, Mary C.; FAGAN, William F. The influence of resource subsidies on cave invertebrates: results from an ecosystem-level manipulation experiment. **Ecology**, v. 92, n. 3, p. 765-776, 2011.
- SIMÕES, 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.
- 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.

- TERLIZZI, Antonio et al. Beta diversity and taxonomic sufficiency: do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition? **Diversity and Distributions**, v. 15, n. 3, p. 450-458, 2009.
- TEWS, Jörg et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of biogeography**, v. 31, n. 1, p. 79-92, 2004.
- WANG, Xianfeng et al. Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years. **Nature**, v. 541, n. 7636, p. 204-207, 2017.
- ZAGMAJSTER, Maja et al. Subterranean biodiversity patterns from global to regional scales. In: **Cave ecology**. Springer, Cham, 2018. p. 195-227.
- ZUUR, Alain F.; IENO, Elena N.; ELPHICK, Chris S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. **Methods in ecology and evolution**, v. 1, n. 1, p. 3-14, 2010.