



**RAYANNE LAYS SANT'ANA MERLO**

**A INFLUÊNCIA DOS MICROHABITATS NA  
ESTRUTURAÇÃO DAS COMUNIDADES DE  
INVERTEBRADOS EM CAVERNAS NA REGIÃO CÁRSTICA  
DE BODOQUENA, BRASIL**

**LAVRAS – MG  
2024**

**RAYANNE LAYS SANT'ANA MERLO**

**A INFLUÊNCIA DOS MICROHABITATS NA ESTRUTURAÇÃO DAS  
COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS EM CAVERNAS NA REGIÃO CÁRSTICA  
DE BODOQUENA, BRASIL**

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

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira  
Orientador

**LAVRAS – MG  
2024**

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

Merlo, Rayanne Lays Sant'Ana.

A influência dos microhabitats na estruturação das comunidade  
de invertebrados em cavernas na região cárstica de Bodoquena,  
Brasil / Rayanne Lays Sant'Ana Merlo. - 2024.

52 p.

Orientador(a): Rodrigo Lopes Ferreira.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de  
Lavras, 2024.

Bibliografia.

1. Fauna cavernícola. 2. Estrutura de habitat. 3. Ecologia. I.  
Ferreira, Rodrigo Lopes. II. Título.

**RAYANNE LAYS SANT'ANA MERLO**

**A INFLUÊNCIA DOS MICROHABITATS NA ESTRUTURAÇÃO DAS  
COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS EM CAVERNAS NA REGIÃO CÁRSTICA  
DE BODOQUENA, BRASIL**

**THE INFLUENCE OF MICROHABITATS ON THE STRUCTURING OF  
INVERTEBRATE COMMUNITIES IN CAVES IN THE KARST REGION OF  
BODOQUENA, BRAZIL**

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

Aprovado em 29 de fevereiro de 2024

Dr. Reuber Albuquerque Brandao UFLA

Dr. Rafaela Bastos Pereira Pietrobon Consórcio Tractebel - MCA

Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira  
Orientador

**LAVRAS – MG  
2024**

## AGRADECIMENTOS

À Deus, que sempre me guiou, me protegeu e me abençoou para que eu sempre conseguisse cumprir com todas as minhas metas e realizar todos os sonhos que sempre almejei. Há Seres que sempre se mostram presentes nos mínimos detalhes e tudo se torna mais fácil quando me lembro que nunca estarei sozinha. Não importa o quão longe eu vá, eu sempre voltarei para a Tua Casa, Pai!

À minha família, por todo o apoio e ajuda que me foram concedidos não só durante esses dois anos, mas durante a vida inteira. Sempre ouvi que estudar era o melhor caminho a se seguir e entrar em uma universidade federal e permanecer nela foi algo que eu sempre sonhei. Então, por toda a instrução, apoio e todos os tipos de auxílio que eu recebi durante esse tempo, eu agradeço de coração, principalmente à minha mãe Luciana, que nunca mediu esforços para me ajudar em tudo durante a minha vida acadêmica.

À todas as minhas amigas de longa data, que durante todo esse período, fizeram questão de permanecer em minha vida, me apoiando, incentivando e me motivando a correr atrás dos meus sonhos. Obrigada Gabi, Kênia, Nath, Érika, Adna e Fer. Vocês são e sempre serão luz na minha vida e a sorte de ter vocês comigo é indescritível.

Aos meus orientadores, Drops e Titó, que por cinco anos me ofereceram não só uma orientação, mas uma amizade e um companheirismo indescritível. O CEBS se tornou minha segunda casa justamente pelo acolhimento que eu sempre recebi de vocês todos os dias. As conversas diárias, as brincadeiras, os campos, as oportunidades, tudo que eu já vivi durante esse tempo, eu só tenho que agradecer a vocês dois. A confiança que vocês depositaram em mim no dia 20 de fevereiro de 2019 nunca será esquecida.

Aos meus amigos e colegas de laboratório, com quem compartilhei grande parte dos meus dias. Lelê, Pripa, Resta, Cachel, Vaca, Paulo, Tati, Perna, Giggio, Pepeto, Cotonete, Itu, Bezerra, Luluca, e todos os outros que, de alguma forma, contribuíram não só para a minha formação profissional, como também para a minha formação pessoal, os meus sinceros agradecimentos. Em especial ao Lelê, por ser o amigo mais carismático que eu já tive! Você é um poço de simpatia e alegria e sempre me inspirou e contagiou com toda a sua empolgação diária. Os dias no CEBS com você com certeza fizeram a diferença não só para mim, mas para todos que convivem com você.

Ao meu irmão Maílson, que nunca mediu esforços para me apoiar e me incentivar não só nas minhas metas acadêmicas, como também nas minhas metas pessoais. É comum ter amigos para

chamarmos de irmão, mas ter um irmão para chamar de amigo é raro! Obrigada por tudo, maninho!

Aos meus amigos da academia, Jéssica, Tiago, Maurício e Rita, que estão me acompanhando nessa jornada quase desde o início, vendo todas as etapas, as responsabilidades e preocupações que cada uma delas me trouxe nesses dois anos. Um agradecimento especial à Jéssica, minha maravilhosa atleta Geisy, que se tornou uma irmã para mim e com quem já compartilhei muitas alegrias, tristezas, confidências e desabafos. Você foi um dos melhores presentes que ganhei nesse período e espero levar a nossa amizade para sempre! Obrigada por tudo! Um agradecimento especial também ao Tiago, que me mostrou como a academia e a vida fitness não são só essenciais para a saúde do corpo, mas da mente também. Não sei onde e nem como eu estaria se não fosse pela Academia Prime e tudo que ela me proporcionou nesse período.

À equipe que embarcou nessa jornada comigo, Drops, Titó, Julia Galo e Lívia Cordeiro, que se dedicaram de todo o coração durante os 20 dias que passamos no Mato Grosso do Sul. Um agradecimento especial à Amarelinha, que nos conduziu não só nessa jornada, mas em outras também. Um agradecimento especial também ao Ilzon, que tive a oportunidade de conhecer nos primeiros dias dessa viagem de campo, que nos acompanhou durante as coletas em Forte Coimbra e com quem eu dei boas risadas.

Um agradecimento especial também à Lívia Cordeiro, por se disponibilizar a nos ajudar na escolha das cavernas amostradas neste estudo e por toda a ajuda oferecida durante os 20 dias em que estivemos nessa jornada.

Ao Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (CEBS), que considero a minha segunda casa, não só pelo tempo que eu passei lá, mas também pelas relações que eu construí com vários membros deste laboratório. Toda a estrutura que utilizei não só para a construção dessa dissertação, mas para a construção do meu conhecimento acerca das cavernas e todas as suas peculiaridades foram promovidas ali.

À todas as pessoas que me auxiliaram na identificação dos mais diversos grupos amostrados nesse estudo: Gilson (Colêmbolas), Leopoldo (Ácaros), Guilherme Piva (Aranhas), Guilherme Prado (Pseudoescorpiões), Pedro (Grilos), Dara e Marília (Formigas). Agradeço também a todos que me ajudaram em outras etapas desse estudo, ao Lelê por todo o suporte oferecido, ao Vaca pela confecção do mapa, e em especial, ao Paulo e ao Titó, pelas análises nos Softwares R e Prime.

Aos meus colegas de Pós-graduação que comigo caminharam nessa jornada que não foi nada fácil, mas com certeza foi muito gratificante, que gerou amadurecimento, formação profissional, pessoal e parcerias que levarei para toda a vida.

Aos meus amigos da graduação que permanecem na minha vida, acompanhando cada processo e comemorando comigo as minhas vitórias. Em especial, Yara, que continuou sempre presente, das mais diversas formas e me mostrou que a graduação nos dá, além de conhecimento, conexões para toda a vida.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada, que fez com que essa jornada fosse possível, assim como a todos os professores que de alguma forma agregaram na minha formação profissional durante esses dois anos. Agradeço também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos fornecida e Universidade Federal de Lavras por proporcionar tudo isso. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

## RESUMO

O presente estudo teve como objetivo compreender a influência das variáveis físicas, tróficas e microclimáticas do piso das cavernas, sobre a riqueza e composição da fauna de invertebrados em cavernas da Mata Atlântica no estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. Amostramos 16 cavernas calcárias no Parque Nacional da Serra da Bodoquena. As unidades amostrais compreenderam quadrantes (1m<sup>2</sup>) e setores (3x10m), referidas como microescala e mesoescala, respectivamente. Avaliamos como a riqueza e a composição da fauna de invertebrados são influenciadas por variações nas condições de temperatura, umidade e distância da entrada mais próxima, componentes físicos (granulometria das rochas) e recursos orgânicos. Registramos 445 morfótipos de invertebrados, sendo 280 amostrados em mesoescala e 173 em microescala, abrangendo 27 ordens, e pelo menos, 121 famílias. Em ambas as escalas avaliadas, a diversidade de recursos orgânicos e a distância da entrada mais próxima apresentaram relação significativa com a riqueza, sendo positiva para a diversidade de recursos orgânicos e negativa para distância da entrada mais próxima. Maior diversidade de recursos implicou em maior riqueza, onde diferentes espécies podem explorar diferentes recursos. A distância da entrada implicou na diminuição da riqueza, visto que quanto maior a distância da entrada, menor será a diversidade de recursos tróficos, sustentando quantidade menor de espécies. Variações na temperatura influenciaram a composição da fauna em mesoescala, enquanto a disponibilidade de abrigos influenciou a composição, em microescala. Por fim, observamos elevada distinção taxonômica entre as cavernas amostradas, resultado da importância de espécies para-epígeas encontradas. A acentuada heterogeneidade ambiental presente nas cavernas amostradas foi o fator mais influente na composição da fauna, tanto em meso e microescalas.

Palavras-chave: Fauna cavernícola; estrutura de habitat; heterogeneidade ambiental.



## ABSTRACT

The present study aimed to understand the influence of physical, trophic, and microclimatic variables of cave floors on the richness and composition of invertebrate fauna in caves of the Atlantic Forest in the state of Mato Grosso do Sul. We sampled 16 limestone caves in the Serra da Bodoquena National Park. Sampling units comprised quadrats (1m<sup>2</sup>) and sectors (3x10m), referred to as microscale and mesoscale, respectively. We assessed how the richness and composition of invertebrate fauna are influenced by variations in temperature, humidity, and distance from the nearest entrance, physical components (rock particle size), and organic resources. We recorded 445 morphotypes of invertebrates, with 280 sampled at the mesoscale and 173 at the microscale, covering 27 orders and at least 121 families. At both scales evaluated, the diversity of organic resources and the distance from the nearest entrance showed a significant relationship with richness, being positive for organic resource diversity and negative for distance from the nearest entrance. Greater diversity of resources resulted in higher richness, where different species can exploit different resources. The distance from the entrance led to a decrease in richness, as the greater the distance from the entrance, the lower the diversity of trophic resources, sustaining a smaller number of species. Variations in temperature influenced fauna composition at the mesoscale, while shelter availability influenced composition at the microscale. Finally, we observed a high taxonomic distinction between the sampled caves, resulting from the importance of para-epigeal species found. The pronounced environmental heterogeneity present in the sampled caves was the most influential factor in fauna composition, both at the meso and microscales.

Keywords: Cave fauna; habitat structure; environmental heterogeneity.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa do estado do Mato Grosso do Sul. ....	19
Figura 2. Área de Estudo na Região do carste da Serra da Bodoquena (MS) .....	20
Figura 3. Método de amostragem da coleta de invertebrados em quadrantes e setores.....	22
Figura 4. Riqueza de morfótipos de invertebrados coletados nas 16 cavernas amostradas .....	28
Figura 5. Algumas das espécies troglóbias que ocorreram nas cavernas amostradas na região do Parque Nacional da Serra da Bodoquena .....	30
Figura 6. Modelo linear generalizado (GLM) aplicado à mesoescala .....	33
Figura 7. Modelo linear generalizado misto (GLMM) aplicado à microescala .....	34
Figura 8. Análise de redundância baseada em distância (dbRDA) que ilustra as variáveis físicas, tróficas e microclimáticas que exerceram influência na composição da fauna e em sua distribuição. ....	35
Figura 9. Escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) apontando a similaridade e sua dispersão em torno da média (av). A distribuição dos pontos entorno da média reflete a variação na composição da fauna .....	37
Figura 10. Shadeplot representando as variações na porcentagem e na distribuição de cada classe de substratos, além da relação de cada classe com a distância da entrada (DE) nos setores (acima) e quadrantes (abaixo).....	38
Figura 11. Gráfico ilustrando o nível de Distinção Taxonômica presente nos setores e nos quadrantes amostrados.....	40

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Coordenadas e número de setores e quadrantes amostrados nas cavernas deste estudo, situadas na região do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, estado do Mato Grosso do Sul .....	27
Tabela 2. Lista das classes de substratos encontrados nas cavernas amostradas, incluindo suas respectivas abreviações e sua classificação .....	28
Tabela 3. Parâmetros obtidos através do Modelo Linear Generalizado (GLM) aplicado para a mesoescala .....	31
Tabela 4. Parâmetros obtidos através do modelo linear generalizado misto (GLMM) feito para microescala .....	32

## **INDICADORES DE IMPACTO**

O presente estudo promove o aumento do conhecimento acerca da biodiversidade de invertebrados cavernícolas da região cárstica de Bodoquena, localizado no estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. Além disso, este estudo contribuiu para a descoberta de novas espécies de invertebrados, promovendo incentivo à descrição de novas espécies, a fim de proporcionar medidas mais eficazes de conservação da fauna e do habitat que esses invertebrados foram encontrados. O impacto gerado através deste estudo ultrapassa os limites da UFLA, visto que para que este estudo fosse feito, contamos com o auxílio de uma pesquisadora externa a universidade. Dentre as áreas temáticas da Política Nacional de extensão, que correspondem aos grandes focos de política social, podemos classificar os impactos deste trabalho na categoria de meio ambiente. Os impactos proporcionados por este estudo são concretos e diretos, pois este possibilitou que o conhecimento acerca de como as comunidades de invertebrados cavernícolas de cavernas localizadas na região cárstica de Bodoquena respondem à estrutura de habitat fossem enfatizados, além de promover indiretamente aumento no conhecimento acerca da fauna cavernícola presente na região.

## **IMPACT INDICATORS**

The present study promotes increased knowledge about the biodiversity of cave-dwelling invertebrates in the karst region of Bodoquena, located in the state of Mato Grosso do Sul, Brazil. Additionally, this study contributed to the discovery of new species of invertebrates, encouraging the description of new species to provide more effective measures for the conservation of the fauna and habitat where these invertebrates were found. The impact generated by this study extends beyond the boundaries of UFLA, as it required the assistance of an external researcher to the university. Among the thematic areas of the National Extension Policy, which correspond to the major focuses of social policy, we can classify the impacts of this work in the category of the environment. The impacts provided by this study are concrete and direct, as it enabled the knowledge about how cave-dwelling invertebrate communities in caves located in the karst region of Bodoquena respond to habitat structure to be emphasized, as well as indirectly promoting an increase in knowledge about the cave fauna present in the region.

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	14
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	16
3 MATERIAIS E MÉTODOS.....	18
3.1 ÁREA DE ESTUDO .....	18
3.2 DESENHO AMOSTRAL .....	21
3.3 AMOSTRAGEM E IDENTIFICAÇÃO DE INVERTEBRADOS.....	22
3.4 ANÁLISE DE DADOS .....	23
4 RESULTADOS .....	26
4.1 RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE INVERTEBRADOS .....	26
4.2 RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE INVERTEBRADOS TROGLÓBIOS .....	29
4.3 ESTRUTURA DE HABITAT.....	31
5 DISCUSSÃO.....	41
5.1 A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE NA RIQUEZA DA FAUNA.....	41
5.2 A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE NA COMPOSIÇÃO DA FAUNA .....	43
5.3 DISTINÇÃO TAXONÔMICA DA FAUNA DE INVERTEBRADOS .....	44
5.4 USO TURÍSTICO E A CONSERVAÇÃO DA FAUNA .....	44
5.5 CONCLUSÃO.....	46
REFERÊNCIAS .....	47

## 1 INTRODUÇÃO

Cavernas são ambientes altamente estáveis, caracterizadas por baixas oscilações de temperatura e tendência à elevada umidade. Além disso, a ausência permanente de luz inviabiliza a presença de organismos fotoautotróficos, levando a uma produção primária quase inexistente. Grande parte dos recursos tróficos presentes nesses ambientes advêm do meio epígeo, sendo transportados por agentes físicos ou biológicos, seja de forma contínua ou em “pulsos” (Souza-Silva et al., 2011).

Em virtude dessas características, a oligotrofia é uma condição comum dos habitats subterrâneos naturais, exercendo influência significativa na forma como as comunidades se estruturam e interagem (Souza-Silva et al., 2011). Devido à escassez de recursos alimentares, muitas populações apresentam baixa densidade e as comunidades possuem estruturas tróficas simplificadas. Como resultado, o número de níveis tróficos é limitado e as estratégias alimentares tendem a ser mais generalistas (Ferreira & Martins, 1999). Essa dinâmica alimentar simplificada pode refletir na adaptação das espécies a um ambiente onde os recursos são escassos e as interações são mais diretas e simples (Venarsky & Huntsman, 2018; Kováč, 2018).

A distribuição, a riqueza e a composição de espécies nas cavernas podem ser influenciadas por diversos fatores, enfatizando a disponibilidade de recursos tróficos (Ferreira & Martins, 1998, Souza-Silva et al., 2021). As zonas ecotonais, geralmente ocupadas por espécies capazes de tolerar maiores variações na temperatura e que possuem grande quantidade de recursos tróficos para explorar, são conhecidas como espécies para-epígeas, e são responsáveis pela colonização das entradas das cavernas, elevando a riqueza nesses locais (Prous et al., 2004; Prous et al., 2015).

A degradação de ambientes superficiais, como a remoção da vegetação em áreas que exercem influência direta sobre os ambientes subterrâneos (Cardoso et al., 2022), pode impactar a disponibilidade e a diversidade de recursos tróficos em ambientes subterrâneos. Esses impactos, por sua vez, têm efeitos diretos na riqueza e composição da fauna cavernícola (Prous et al., 2015; Souza-Silva et al., 2021). Além disso, os impactos do turismo na fauna cavernícola ainda são pouco compreendidos, e um manejo inadequado pode representar ameaças significativas para a fauna local, especialmente para organismos troglóbios, dada sua elevada sensibilidade às variações ambientais (Cardoso et al., 2022; Oliveira-Furtado et al., 2022). Embora o ambiente subterrâneo seja mais simplificado quando comparado a ambientes de superfície, a influência da heterogeneidade ambiental

sobre a fauna de cavernas em diferentes escalas pode ser marcante (Barr & Kuehne, 1971; Prous et al., 2004; Pipan et al., 2011; Mammola et al., 2016; Mammola, 2018; Sánchez-Fernández, 2018).

Estudos ecológicos dedicados à compreensão das respostas das comunidades à estrutura de habitat em ambientes subterrâneos para algumas regiões ainda são escassos (Souza-Silva et al., 2021; Reis-Venâncio et al., 2022). Embora diversas regiões do Brasil venham sendo investigadas nas últimas décadas em relação à sua fauna subterrânea, a maior parte do país ainda é pouco conhecido em relação à vida subterrânea. As áreas mais estudadas estão no sudeste do país, muito em função da presença histórica de grupos de pesquisas dedicados ao estudo da fauna em cavernas (Aspini et al., 1994; Moracchioli et al., 2002; Rizzato et al., 2011; Cordeiro, 2008; Cordeiro & Trajano, 2014; Cordeiro et al., 2014; Simões et al., 2015; Prous et al., 2015; Pellegrini et al., 2016; Souza-Silva et al., 2021a; Souza-Silva et al., 2021; Rabelo et al., 2021; Cardoso et al., 2022; Reis-Venâncio et al., 2022). Desta forma, outras regiões (Sul, Norte e Centro-Oeste) receberam menos atenção. Dentre as importantes áreas com ocorrência de cavernas na região Centro-Oeste, está a Serra da Bodoquena, no Mato Grosso do Sul. Embora estudos taxonômicos tenham sido fundamentais para revelar a biodiversidade subterrânea no carste da Serra da Bodoquena, estudos visando compreender como a estrutura de habitat, a temperatura, a umidade e a distância da entrada mais próxima afetam essa fauna ainda são escassos (Cordeiro, 2008). O carste de Bodoquena se destaca, quando comparado à outras áreas cársticas do Brasil, como uma região que possui uma grande diversidade de organismos troglóbios (Cordeiro et al., 2014), tornando ainda mais necessários os estudos ecológicos nessas cavernas.

Frente a isso, o presente estudo visa compreender a influência de variáveis ambientais na estruturação das comunidades cavernícolas em duas escalas espaciais. De forma complementar, buscamos investigar a influência do turismo sobre a composição da fauna. Adicionalmente, visa expandir o conhecimento ecológico atual acerca da fauna cavernícola no estado do Mato Grosso do Sul, buscando contribuir para a preservação da sua biodiversidade subterrânea.



## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

Neste estudo avaliamos a influência dos diferentes tipos de substratos no piso de cavernas e das variáveis microclimáticas sobre a riqueza e composição das comunidades de invertebrados cavernícolas na região cárstica de Bodoquena, situada em área de Mata Atlântica no estado do Mato Grosso do Sul. Para isso, coletamos dados em setembro de 2022. Empregamos a metodologia de setores e quadrantes para a amostragem, representando os dois níveis de escalas espaciais, a mesoescala e microescala, respectivamente. Posteriormente, analisamos que fatores de habitat influenciaram significativamente a riqueza e a composição da fauna destas cavernas.

De acordo com o sistema de classificação ecológico-evolutivo proposto por Schinner e Racovitza, modificado por Sket (2008), os animais cavernícolas são agrupados de acordo com sua afinidade com o meio hipógeo. Essa classificação é dividida em três principais categorias: os troglóxenos, os troglófilos e os troglóbios (Sket 2008, Culver & Pipan 2009). Organismos troglóxenos são caracterizados como organismos que passam parte do ciclo de vida em ambientes subterrâneos, contudo, necessitam do ambiente externo para realizar atividades como alimentação ou procura de parceiros, e assim, completar seu ciclo de vida. Organismos troglófilos, também conhecidos como cavernícolas facultativos, são capazes de completar seu ciclo de vida tanto dentro como fora dos ambientes subterrâneos. Finalmente, os organismos troglóbios habitam estritamente o meio subterrâneo, não ocorrendo em ambientes de superfície. Muitas espécies troglófilas e troglóbias não estão distribuídas de forma aleatória nas cavidades subterrâneas, sendo encontradas de preferência, em áreas escuras, profundas e úmidas (Lunghi et al., 2014).

Devido à restrição ao meio hipógeo, os organismos troglóbios tendem a ser altamente sensíveis a variações do ambiente, além de apresentarem acentuados níveis de endemismo, justificando estudos que visem apoiar estratégias para a manutenção e conservação destes habitats (Culver & Pipan, 2009; Souza-Silva, et al., 2011a). Entender quais processos e mecanismos são responsáveis por regular e manter a biodiversidade nesses ambientes, assim como as escalas espaciais que eles operam, são preocupações constantes para os pesquisadores da área (Culver & Pipan, 2009; Souza-Silva, et al., 2011a).

Diante disso, buscamos compreender como os tipos de substratos, a temperatura, a umidade e a distância da entrada mais próxima, influenciaram na riqueza e a composição

de comunidades de invertebrados cavernícolas em cavernas do Mato Grosso do Sul. O estudo foi conduzido em cavernas do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, inseridas na região cárstica de Bodoquena, situada no estado do Mato Grosso do Sul. Adotamos a metodologia de setores (3x10m) e quadrantes (1m<sup>2</sup>), representando as meso e microescala, respectivamente. Os setores e quadrantes correspondentes foram dispostos no piso da caverna, distribuídos ao longo de todo o seu desenvolvimento linear acessível. Em ambas as escalas, a coleta de invertebrados foi realizada através de busca ativa, utilizando pincéis e pinças. Simultaneamente, mensuramos a quantidade de cada classe de substratos presentes em cada unidade amostral, nas duas escalas. A diversidade de substratos e a diversidade de abrigos foram determinadas mediante a mensuração de classes específicas de substratos.

Encontramos relação positiva entre a riqueza de espécies e a diversidade de recursos orgânicos nas escalas analisadas, onde ambientes com maior diversidade de recursos apresentam maior riqueza. Esse resultado é esperado em cavernas, visto o seu caráter oligotrófico. Adicionalmente, observamos que a distância da entrada mais próxima apresenta uma relação inversamente proporcional com a riqueza de espécies. À medida que essa distância aumenta, a quantidade e a diversidade de recursos tendem a diminuir, reduzindo assim o número de espécies. Portanto, a heterogeneidade ambiental exerceu influência significativa na riqueza e composição da fauna encontrada. Ressaltamos o papel da “diversidade de recursos tróficos” como variável preditora da riqueza das comunidades faunísticas das cavernas estudadas.

### **3 MATERIAIS E MÉTODOS**

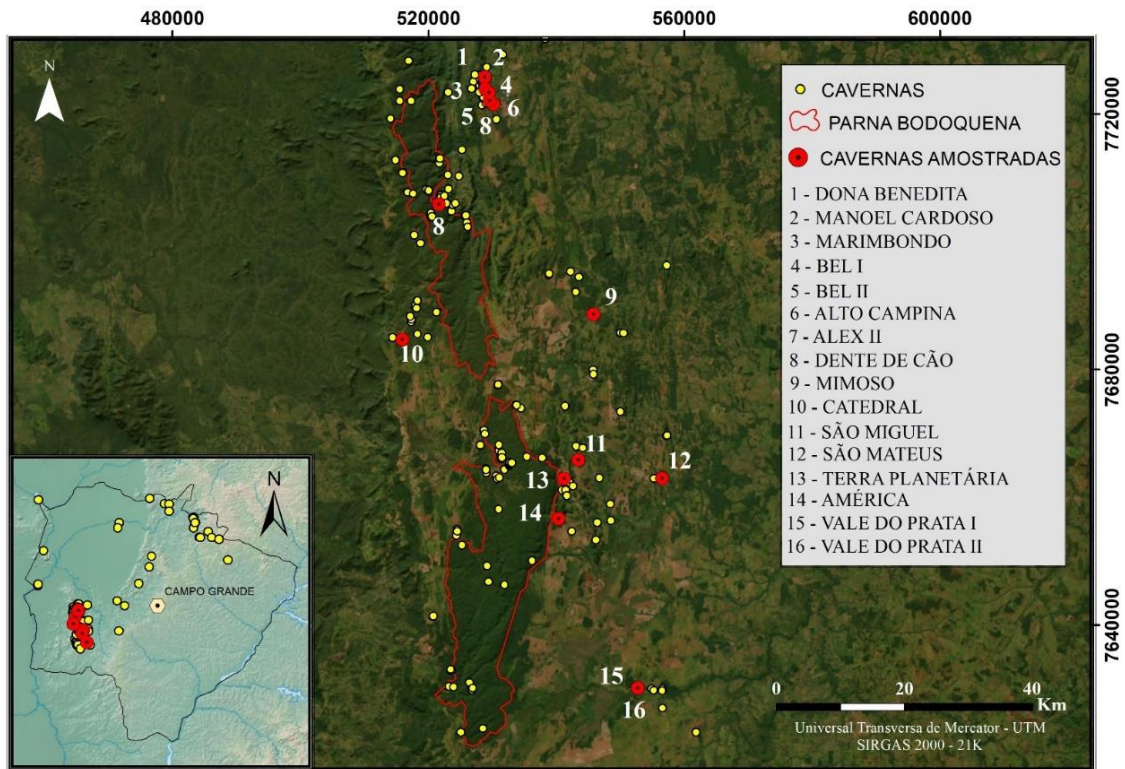
#### **3.1 ÁREA DE ESTUDO**

O presente estudo foi conduzido em 16 cavernas inseridas no Carste da Serra da Bodoquena, (Bonito, 2019) (Figura 1, Tabela 1), caracterizado como um estreito e longo planalto formado principalmente por calcários calcíticos da Formação Bocaina, e pertencente ao Grupo Corumbá (Borghezan, 2013). Em decorrência de suas características geológicas, a área cárstica de Bodoquena possui elevada incidência de cavernas, com cerca de 200 cavernas registradas até momento (Borghezan, 2013; Cordeiro et al., 2014).

O carste de Bodoquena conta com inúmeras unidades de conservação, dentre as quais se destaca o Parque Nacional da Serra da Bodoquena (PNSB). Com 76.481 hectares, o PNSB está na região sudoeste do estado do Mato Grosso do Sul e abrange os municípios de Bodoquena, Bonito, Jardim, Miranda e Porto Murtinho. Possui altitude aproximada de 800 metros e encontra-se em área de contato dos biomas Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal (Sallun & Karmann, 2007; Klein, 2011; Cordeiro et al., 2014).

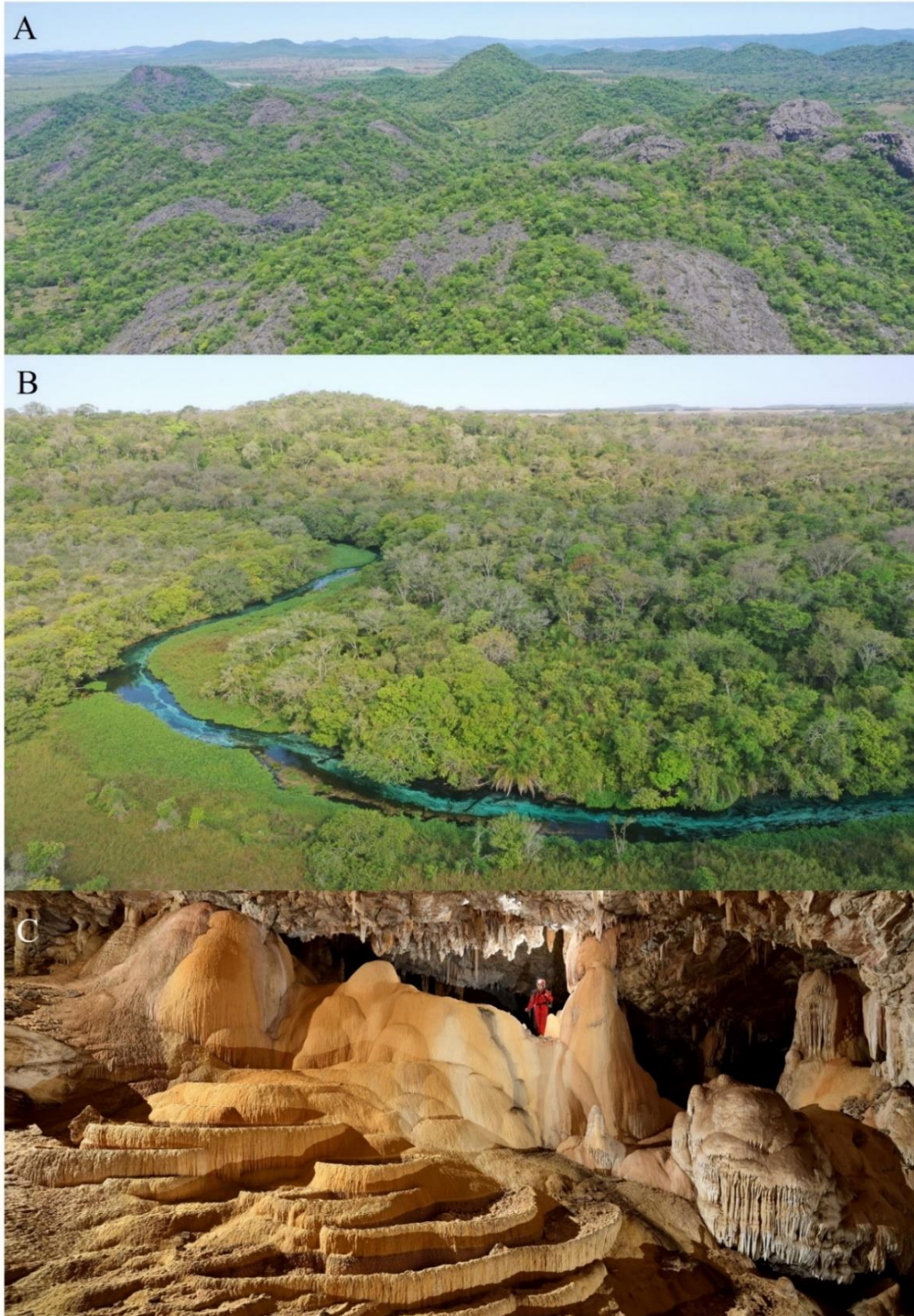
O clima predominante na região é tropical úmido, caracterizado por apresentar três a quatro meses de estação seca, junho a setembro, e período chuvoso concentrado entre novembro e fevereiro, com média anual de precipitação de 1.419mm (Borghezan, 2013; Sallun & Karmann, 2007).

Figura 1 – Mapa do estado do Mato Grosso do Sul, destacando regiões com cavernas registradas (em amarelo) e amostradas (em vermelho e numeradas de 1 a 16) em torno dos limites do Parque Nacional da Serra da Bodoquena (delineado em vermelho).



Fonte: Rafael Cardoso Costa (2023).

Figura 2 – Área de Estudo na Região do carste da Serra da Bodoquena (MS). A) Vista aérea da Paisagem de Bodoquena. B) Vista aérea do Rio Sucuri, localizado no município de Bonito; C) Interior da Gruta América.



Fonte: Rodrigo Lopes Ferreira e Philippe Crochet (2023).

### 3.2 DESENHO AMOSTRAL

Os invertebrados foram amostrados por meio de busca visual ativa e captura manual, controlada pelo tempo, utilizando setores de três metros de largura por dez metros de comprimento (3x10m) cada qual contendo, em sua parte interna, três quadrantes de um metro quadrado cada (1m<sup>2</sup>). Os quadrantes foram posicionados de maneira uniforme, um em cada extremidade e outro na parte central do setor (Souza-Silva et al., 2011). Adicionalmente, amostramos oportunisticamente além dos limites dos quadrantes e setores determinados, mas esses dados não foram contabilizados nas análises. Com isso, o estudo se baseou em duas escalas espaciais, micro (quadrantes) e mesoescalas (setores). A coleta dos dados bióticos e abióticos ocorreu na segunda quinzena de setembro de 2022.

Variáveis como temperatura, umidade e distância da entrada mais próxima foram mensurados com termohigrômetro e trena a laser, respectivamente. O termohigrômetro foi posicionado no centro de cada setor e mantido por cerca de 15 minutos para medição das variáveis microclimáticas (Souza-Silva et al., 2021).

Para o cálculo da diversidade de substratos nos setores (mesoescala), fizemos uma subdivisão do setor (3x10m) em dez seções perpendiculares (3x1m) e realizamos uma inspeção visual. As medições de cada classe de substrato foram obtidas, através de análise visual, por meio da porcentagem da área ocupada por cada classe, em cada seção (Pacheco et al., 2020). Para obtermos um único valor para cada classe de substrato, somamos a porcentagem de cada área ocupada pelas respectivas classes e dividimos por 100 (Souza-Silva et al., 2021).

Para o cálculo das diversidades de substratos nos quadrantes (microescala), fotografamos cada quadrante, com a câmera posicionada verticalmente (90°), à altura do peito, antes da coleta dos invertebrados. Essas fotografias foram posteriormente processadas com o Software ImageJ (Rasband, 1997), para contabilizar a quantidade de cada classe de substrato presente no quadrante (Pacheco et al., 2020). Para obtermos um único valor para cada classe de substrato, somamos a porcentagem de cada área ocupada pelas respectivas classes e dividimos por 100 (Souza-Silva et al., 2021).

Figura 3 – Método de amostragem da coleta de invertebrados em quadrantes e setores. A) Gruta Vale do Prata I. B) Gruta de São Mateus, ambas localizadas no município de Bonito, MS.



Fonte: Rodrigo Lopes Ferreira (2023).

### 3.3 AMOSTRAGEM E IDENTIFICAÇÃO DE INVERTEBRADOS

Devido à variação no tamanho das cavernas amostradas, a quantidade de setores e quadrantes variou entre elas. As coordenadas de cada caverna amostrada foram registradas por GPS (Tabela 1).

A coleta ocorreu por busca ativa, nos quadrantes e setores, com o auxílio de pinças e pincéis, abrangendo todas as áreas previamente determinadas. Durante a coleta, os invertebrados eram imediatamente fixados em recipientes contendo etanol 70% para assegurar a sua preservação.

Em laboratório, realizamos a triagem e a identificação do material coletado. A triagem foi realizada por meio de microscópios e estereoscópios ópticos. Após a triagem de todo o material coletado, a identificação dos morfótipos foi conduzida até o menor nível taxonômico acessível, por meio de literatura e consulta a especialistas.

A identificação de possíveis espécies troglóbias foi realizada por meio do reconhecimento de caracteres morfológicos que indicam a evolução da espécie no ambiente subterrâneo (troglomorfismos). Dentre as características que foram observadas

nos espécimes, destacam-se a redução ou ausência de estruturas oculares, ausência ou redução da pigmentação corporal e alongamento de apêndices locomotores e sensoriais (Culver & Pipan, 2019).

Todo o processo de triagem e identificação dos morfótipos foi conduzido no Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (CEBS). Todos os morfótipos identificados foram depositadas na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA), localizada no Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, na Universidade Federal de Lavras (CEBS – UFLA) ([biologiasubterranea.com.br](http://biologiasubterranea.com.br)).

### 3.4 ANÁLISES DE DADOS

Os valores de diversidade de recursos tróficos, diversidade de abrigos e diversidade geral para cada unidade amostral (quadrantes e setores), foram obtidos através do índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ) (Buttigieg & Ramette, 2014). Estes índices foram calculados por meio do Software R (R Core Team, 2022).

A disponibilidade de recursos tróficos e a disponibilidade de abrigos foi determinada pelo somatório dos valores das classes consideradas em cada grupo (Souza-Silva, et al., 2021; Reis-Venâncio, et al., 2022).

As classes de substratos consideradas para a determinação da diversidade/disponibilidade de recursos tróficos foram: guano, fezes, raízes, algas, serapilheira, restos de animais e galhos. Quanto à diversidade/disponibilidade de abrigos, foram consideradas as classes: pedras grandes, pedras médias e pedras pequenas, serapilheira, galhos, cascalho grosso, cascalho fino e espeleotemas.

Com o objetivo de avaliarmos a riqueza em mesoescala, realizamos um Teste de Shapiro-Wilk para avaliar a normalidade dos dados e verificamos a não-normalidade. Através do Teste de Correlação de Spearman, verificamos que a variável “Diversidade de abrigos” apresentou correlação com duas variáveis de substratos, Matação ( $P = 0,714$ ) e Bloco ( $CB = 0,706$ ). Desse modo, como estas variáveis apresentaram valores de correlação superiores a 70% ( $r=0,7$ ), conduzimos as análises separadamente, a fim de atenuar possíveis problemas de colinearidade (Schober et al., 2018). A partir disso, para entendermos como a variável resposta respondeu à distância da entrada mais próxima, construímos Modelos Lineares Generalizados (GLM) utilizando a Família Binomial Negativo. Para a seleção dos melhores modelos, utilizamos o menor valor do critério de Informação de Akaike (AIC).



Com o intuito de avaliarmos a riqueza em microescala, foi realizado um Teste de Shapiro-Wilk a fim de avaliar a normalidade dos dados e novamente verificamos a não-normalidade. Para verificamos se houve correlação entre as variáveis testadas, utilizamos a Correlação de Spearman e observamos que não houve correlação entre as variáveis testadas. Construímos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) utilizando a Família Poisson, empregando a caverna como efeito aleatório. Para a seleção dos melhores modelos, foi utilizado o menor valor do critério de Informação de Akaike (AIC).

Para avaliarmos a composição da fauna em mesoescala, utilizamos como preditores a umidade (%), a temperatura (°C), a distância entre cavernas, a disponibilidade de abrigos, a disponibilidade de recursos tróficos, a diversidade geral, a diversidade de abrigos e a diversidade de recursos tróficos. A Partir disso, construímos Modelos Lineares baseados em Distância (DistLM), utilizando uma matriz de similaridade de Bray-Curtis. O critério de Informação de Akaike corrigido (AICc) foi utilizado para seleção dos melhores modelos, conforme Anderson et al. (2018). Esta análise foi conduzida por meio do Software Primer 7 (<https://www.primer-e.com/>).

Para avaliarmos a composição da fauna em microescala, utilizamos como preditores a distância entre cavernas, a disponibilidade de abrigos, a disponibilidade de recursos tróficos, a diversidade geral, a diversidade de abrigos e a diversidade de recursos tróficos. A partir disso, construímos Modelos Lineares baseados em Distâncias (DistLM), utilizando uma matriz de similaridade de Bray-Curtis. Para a seleção dos melhores modelos, foi utilizado o critério de Informação de Akaike corrigido (AICc) (Anderson et al., 2018). Esta análise foi conduzida por meio do Software Primer 7 (<https://www.primer-e.com/>). Vale ressaltar que houve a identificação de um “outlier” que potencialmente resultaria em incertezas e um inadequado ajuste dos modelos de regressão. Diante disso optamos por excluir o quadrante 1, localizado no setor 1 da caverna Marimbondo, que apresentou 28 espécies, número muito mais elevado que o observado nos demais quadrantes deste estudo.

Visando avaliar se a presença do turismo nas cavernas onde há uso público exerce influência na composição da fauna nas cavernas estudadas, fizemos a adição da variável ‘turismo’ na análise de composição por meio da análise de similaridade (ANOSIM), utilizando os coeficientes ‘0’ e ‘1’ para cavernas turística e não turísticas.

A fim de avaliar a similaridade na composição da fauna entre as cavernas, realizamos uma análise de similaridade (ANOSIM), utilizando uma matriz de similaridade de Bray-Curtis (Anderson et al., 2015). Para essa análise, utilizamos todas as unidades

amostrais (quadrantes e setores) em conjunto, uma vez que analisamos a similaridade entre as cavernas estudadas.

Com o objetivo avaliarmos a influência da distância da entrada mais próxima sobre as classes de substratos, utilizamos o Índice de associação de Whittaker, na qual foi possível visualizar quais classes de substratos estavam mais associados com a distância da entrada mais próxima (DE). Esta análise foi conduzida para ambas as escalas espaciais analisadas.

Para determinação da força e da direção das variáveis preditoras utilizadas na análise de composição em mesoescala (umidade, temperatura, disponibilidade de abrigos, disponibilidade de recursos tróficos, diversidade geral, diversidade de abrigos, diversidade de recursos tróficos e distância da entrada mais próxima), conduzimos Análises de Redundância baseadas em Distâncias (dbRDA).

A fim de determinar a força e a direção das variáveis preditoras utilizadas na análise de composição em microescala (disponibilidade de abrigos, disponibilidade de recursos tróficos, diversidade geral, diversidade de abrigos, diversidade de recursos tróficos e distância da entrada mais próxima), realizamos Análises de Redundância baseadas em Distâncias (dbRDA).

Para visualização da variação na composição de espécies entre as cavernas estudadas, foi realizado um Escalonamento Multidimensional não-Métrico (nMDS), utilizando reamostragem através do método Bootstrap (Clarke et al., 2014).

Com o intuito de avaliarmos a influência das variáveis (disponibilidade de abrigos, disponibilidade de recursos tróficos, diversidade geral, diversidade de abrigos, diversidade de recursos tróficos, distância da entrada mais próxima e riqueza) sobre a distinção taxonômica (DT) em mesoescala, conduzimos Análise de similaridade utilizando uma matriz de distância euclidiana e Modelos Lineares baseados em Distância (DistLM). Para obter os valores de DT em mesoescala, utilizamos 254 dos 280 morfótipos registrados, pois estes foram identificados até o táxon 'família' (Anderson et al., 2008). Utilizamos Filo (peso 100), Classe (peso 66.67), Ordem (peso 50), Família (peso 33.33) e morfótipos (peso 16.67) como as variáveis para uma matriz de distribuição de morfótipos entre as cavernas (Anderson et al., 2008). A análise foi conduzida utilizando o software Primer 7 (<https://www.primer-e.com/>). (Anderson et al., 2008).

Visando avaliarmos a influência das variáveis (disponibilidade de abrigos, disponibilidade de recursos tróficos, diversidade geral, diversidade de abrigos, diversidade de recursos tróficos, distância da entrada mais próxima e riqueza) sobre a distinção

taxonômica (DT) em microescala, realizamos Análise de similaridade utilizando uma matriz de distância euclidiana e Modelos Lineares baseados em Distâncias (DistLM) Para obter os valores de DT em microescala, utilizamos 147 dos 173 morfótipos registrados, pois estes foram identificados até o nível taxonômico ‘família’ (Anderson et al., 2008). Utilizamos Filo (peso 100), Classe (peso 66.67), Ordem (peso 50), Família (peso 33.33) e morfótipos (peso 16.67) como as variáveis para uma matriz de distribuição de morfótipos entre as cavernas (Anderson et al., 2008). A análise foi conduzida utilizando o software Primer 7 (<https://www.primer-e.com/>) (Anderson et al., 2008).

## **4 RESULTADOS**

### **4.1 RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE INVERTEBRADOS**

Nas 16 cavernas foram amostrados 39 setores e 117 quadrantes. Contudo, 18 quadrantes não apresentaram invertebrados. Considerando toda a amostragem realizada (incluindo coleta geral), foram identificadas 445 morfoespécies, sendo 280 coletadas em mesoescala e 173 em microescala. Foram coletadas 165 morfoespécies fora de quadrantes e setores e conseqüentemente desconsiderado das análises referentes a estas escalas. No total, identificamos 27 ordens de invertebrados, distribuídas em 121 famílias. Coleoptera destacou-se como o táxon mais diverso, com 93 morfoespécies, seguido por Araneae com 80 morfoespécies e Hymenoptera com 42 morfoespécies.

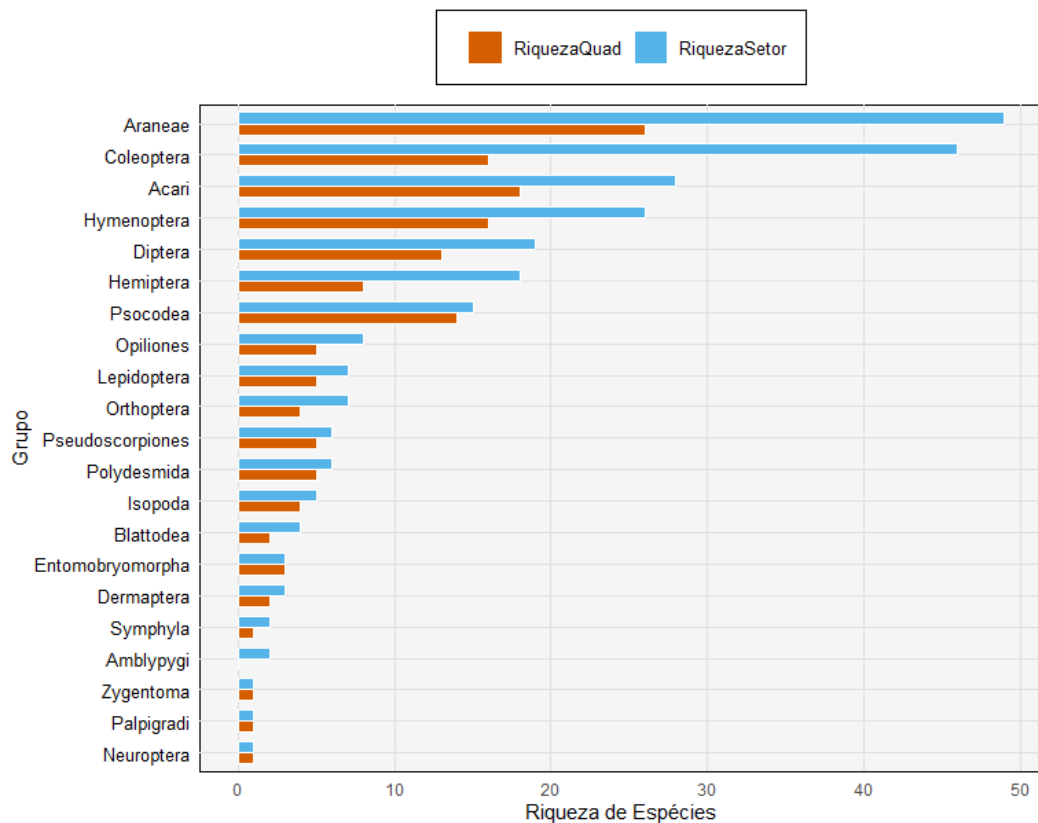
Considerando exclusivamente as duas escalas examinadas, Araneae apresentou a maior riqueza de morfoespécies nos quadrantes e setores, com 49 morfoespécies coletadas em mesoescala e 26 em microescala. O segundo grupo mais diverso foi Coleoptera, com 46 morfoespécies coletadas em mesoescala e 16 morfoespécies em microescala. “Acari” apresentou 28 morfoespécies em mesoescala e 18 morfoespécies em microescala (Figura 4).

Tabela 1 – Coordenadas e número de setores e quadrantes amostrados nas cavernas deste estudo, situadas na região do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, estado do Mato Grosso do Sul. Abreviações do nome das cavernas (Abrev.), Set (Setor), Quad (Quadrantes).

Caverna	Abrev.	Latitude	Longitude	Set	Quad
Vale do Prata I	VPI	7630138	552780	5	15
Vale do Prata II	VPII	7630138	552780	1	3
Terra Planetária	TP	7662910	541290	3	9
Dona Benedita	DB	7725767	528850	3	9
Manoel Cardoso	MC	7688625	545879	1	3
Mimoso	Mi	7662960	556613	2	6
São Mateus	SMa	7656624	540393	4	12
América	A	766582673	543468	4	12
São Miguel	SMi	7705836	521666	3	9
Dente de Cão	DC	7721494	530245	4	12
Alto Campina	AC	7722053	529619	1	3
Alex II	AII	529619	528979	2	6
Marimbondo	M	7723842	528979	1	3
Bel I	BI	722308	529550	1	3
Bel II	BII	722308	529550	1	3
Catedral	C	7684684	515973	3	9

Fonte: Da autora (2023).

Figura 4 – Riqueza de morfótipos de invertebrados coletados nas 16 cavernas amostradas, apresentada para os setores e quadrantes. Quad (Quadrante).



Fonte: Leandro Mata Melo (2023).

Tabela 2 – Lista das classes de substratos encontrados nas cavernas amostradas, incluindo suas respectivas abreviações e sua classificação. A categorização das classes em recursos tróficos, abrigo e geral foi utilizada para agrupar as classes para que fossem feitas as respectivas análises.

Substrato	Abrev.	Classificação
Fezes	FZ	Trófico
Raízes	RZ	Trófico
Serapilheira	SER	Trófico/Abrigo
Galho	GAL	Trófico/Abrigo
Corpos d'água	WB	Geral
Restos de animais	RA	Trófico/Abrigo
Rocha Lisa	RL	Geral
Rocha rugosa	RR	Abrigo
Matacão	P	Abrigo
Blocos	CB	Abrigo
Cascalho	CA	Abrigo
Areia	ARE	Geral
Silte/argila/lama	SEF	Geral
Hardpan	HP	Geral
Substrato inorgânico	OTI	Geral
Espeleotema	ES	Geral

Fonte: Da autora (2023).

## 4.2 RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE INVERTEBRADOS TROGLÓBIOS

Foram identificadas 20 espécies que apresentaram caracteres troglomórficos, distribuídas em 10 ordens, incluindo Trombidiformes (1 sp.), Araneae (6 sp.), Pseudoscorpiones (1 sp.), Palpigradi (1 sp.), Polydesmida (1 sp.), Opiliones (1 sp.), Orthoptera (1 sp.), Coleoptera (4 sp.), Isopoda (2 sp.) e Onychophora (1 sp) (Figura 5). As espécies identificadas foram: Rhagidiidae sp 1 (Trombidiformes), Prodidomidae sp 1 (Araneae), Prodidomidae sp 2 (Araneae), Oonopidae sp1 (Araneae), Oonopidae sp2 (Araneae), *Loxosceles bodoquena* (Araneae: Sicariidae), Ctenidae sp 5 (Araneae), Ideoroncidae sp 1 (Pseudoscorpiones), *Eukoenenia* sp 1 (Palpigradi: Eukoeneniidae), *Eusarcus* sp 4 (Opiliones: Gonyleptidae), *Crypturodesmus* sp 1 (Polydesmida: Oniscodesmidae), *Endecous vitreus* (Orthoptera: Phalangopsidae), Clivinini sp 1 (Coleoptera: Carabidae), Pselaphinae (Coleoptera: Staphylinidae), Scydmaeninae sp 1 (Coleoptera: Staphylinidae), *Coarazuphium* n. sp. (Coleoptera: Carabidae), *Trichorhina* sp 2 (Isopoda: Plathyarthridae), *Trichorhina* sp 4 (Isopoda: Plathyarthridae), *Epiperipatus* sp 2 (Onychophora: Peripatidae) (Figura 5).

Figura 5 – Algumas das espécies troglóbias que ocorreram nas cavernas amostradas na região do Parque Nacional da Serra da Bodoquena. A – *Epiperipatus n. sp.* (Onychophora: Peripatidae); B – Clivinini (Coleoptera: Carabidae); C – Scydmaeninae (Coleoptera: Staphylinidae); D – Pselaphinae (Coleoptera: Staphylinidae); E – *Endecous vitreus* (Orthoptera: Phalangopsidae); F – Rhagidiidae (Trombidiformes); G – *Ctenus* (Araneae: Ctenidae); H – Gonyleptidae (Opiliones); I – *Loxosceles bodoquena* (Araneae: Sicariidae); J – Ideoroncidae (Pseudoscorpiones); K – *Crypturodesmus* (Polydesmida); L – *Trichorhina* (Isopoda: Oniscidea).



Fonte: Rodrigo Lopes Ferreira (2023).

### 4.3 ESTRUTURA DE HABITAT

Em mesoescala, identificamos que a diversidade de recursos tróficos e a distância da entrada mais próxima tiveram relação significativa com a riqueza de espécies. Assim, a riqueza esteve relacionada negativamente com a distância da entrada ( $AICc= 240.28$ ,  $R^2= 0.06420$ ,  $p= 0.0423$ ), enquanto a diversidade de recursos tróficos apresentou relação positiva com a riqueza de espécies ( $AICc= 240.28$ ,  $R^2= 0.06420$ ,  $p= 7.69e-05$ ). Logo, 6.42% da variação foi explicada pelo modelo (Figura 6, Tabela 3).

Tabela 3 – Parâmetros obtidos através do Modelo Linear Generalizado (GLM) aplicado para a mesoescala. Abreviações: UMI (umidade), TEMP (temperatura), disp. rec (disponibilidade de recursos tróficos), disp. abrigo (disponibilidade de abrigos), dist. entrada (distância da entrada mais próxima), div. rec (diversidade de recursos tróficos), div. abrigo (diversidade de abrigos), div. geral (diversidade geral).

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	2.116636	1.034889	2.045	0.0408 *
UMI	-0.007075	0.009494	-0.745	0.4562
TEMP	0.023270	0.038517	0.604	0.5457
disp. rec	0.002444	0.013336	0.183	0.8546
disp. abrigo	0.000774	0.003690	0.210	0.8338
dist. entrada	-0.002236	0.001101	-2.030	0.0423 *
div. rec	0.774753	0.195949	3.954	7.69e-05 ***
div. abrigo	0.201457	0.254793	0.791	0.4291
div. geral	-0.019941	0.283539	-0.070	0.9439

Fonte: Da autora (2023).

Em microescala também observamos relação significativa entre a diversidade de recursos tróficos e a distância da entrada com a riqueza de espécies. O GLMM realizado revelou relação negativa entre a riqueza de espécies e a distância da entrada mais próxima ( $AICc= 437.6$ ,  $R^2= 0.0664$ ,  $p= 0.0024$ ). Contrariamente, há relação positiva entre a riqueza de espécies e a diversidade de recursos tróficos ( $AICc= 437.6$ ,  $R^2= 0.0664$ ,  $p= 0.0463$ ). Considerando o efeito aleatório, 47% da variação foi explicada pelo modelo (Figura 7, Tabela 4).

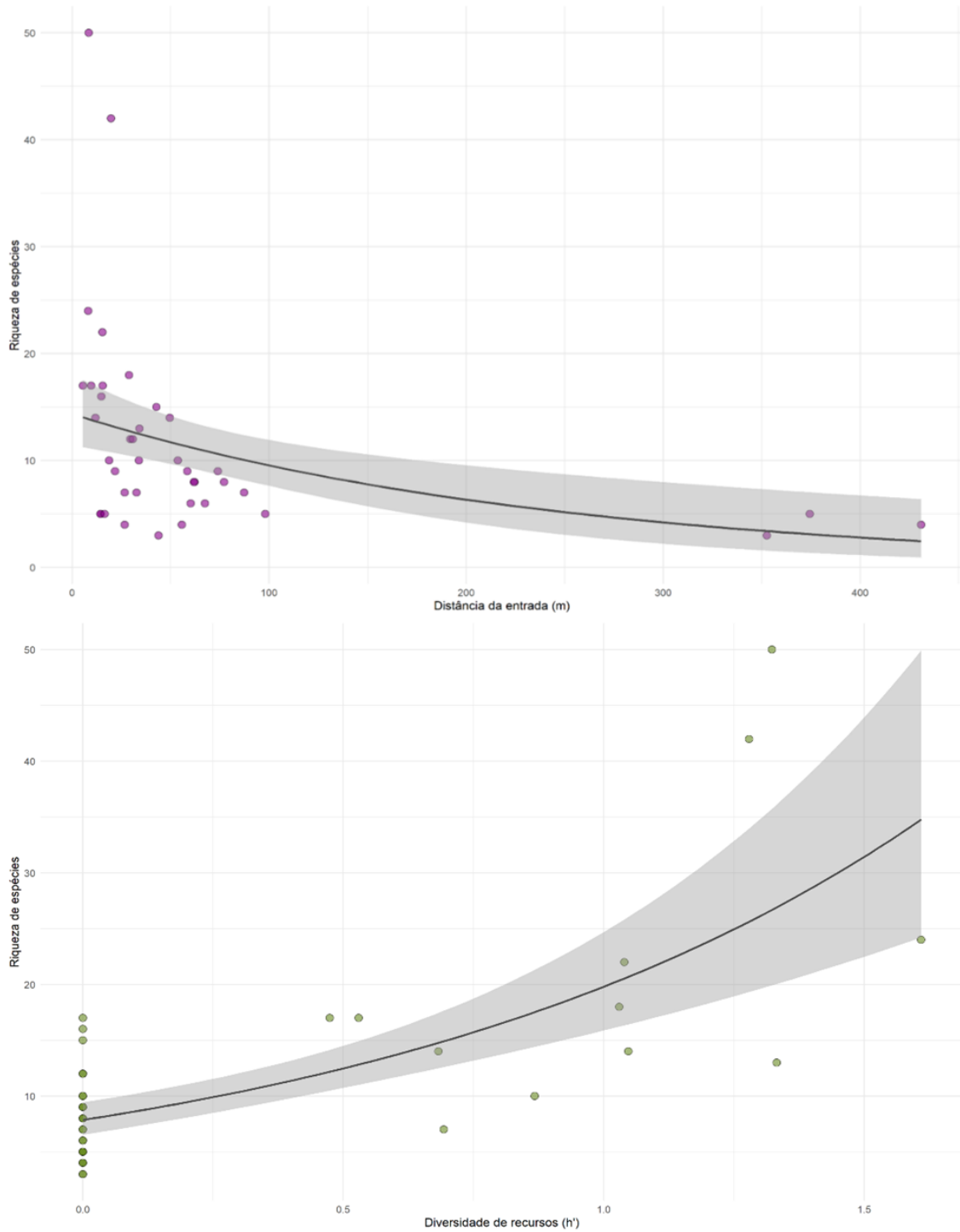


Tabela 4 - Parâmetros obtidos através do modelo linear generalizado misto (GLMM) feito para microescala. Abreviações: disp.rec (disponibilidade de recursos tróficos), disp. abrigo (disponibilidade de abrigos), dist. entrada (distância da entrada mais próxima), div. rec (diversidade de recursos tróficos), div. abrigo (diversidade de abrigos), div. geral (diversidade geral).

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	0.668974	0.232381	2.879	0.00399 **
disp. rec	0.003920	0.007934	0.494	0.62125
disp. abrigo	-0.001379	0.002233	-0.618	0.53675
dist. entrada	-0.0051762	0.0017063	-3.034	0.00242*
div. rec	0.816340	0.409796	1.992	0.04636 **
div. abrigo	0.133978	0.252692	0.530	0.59597
div. geral	0.121237	0.288141	0.421	0.67393

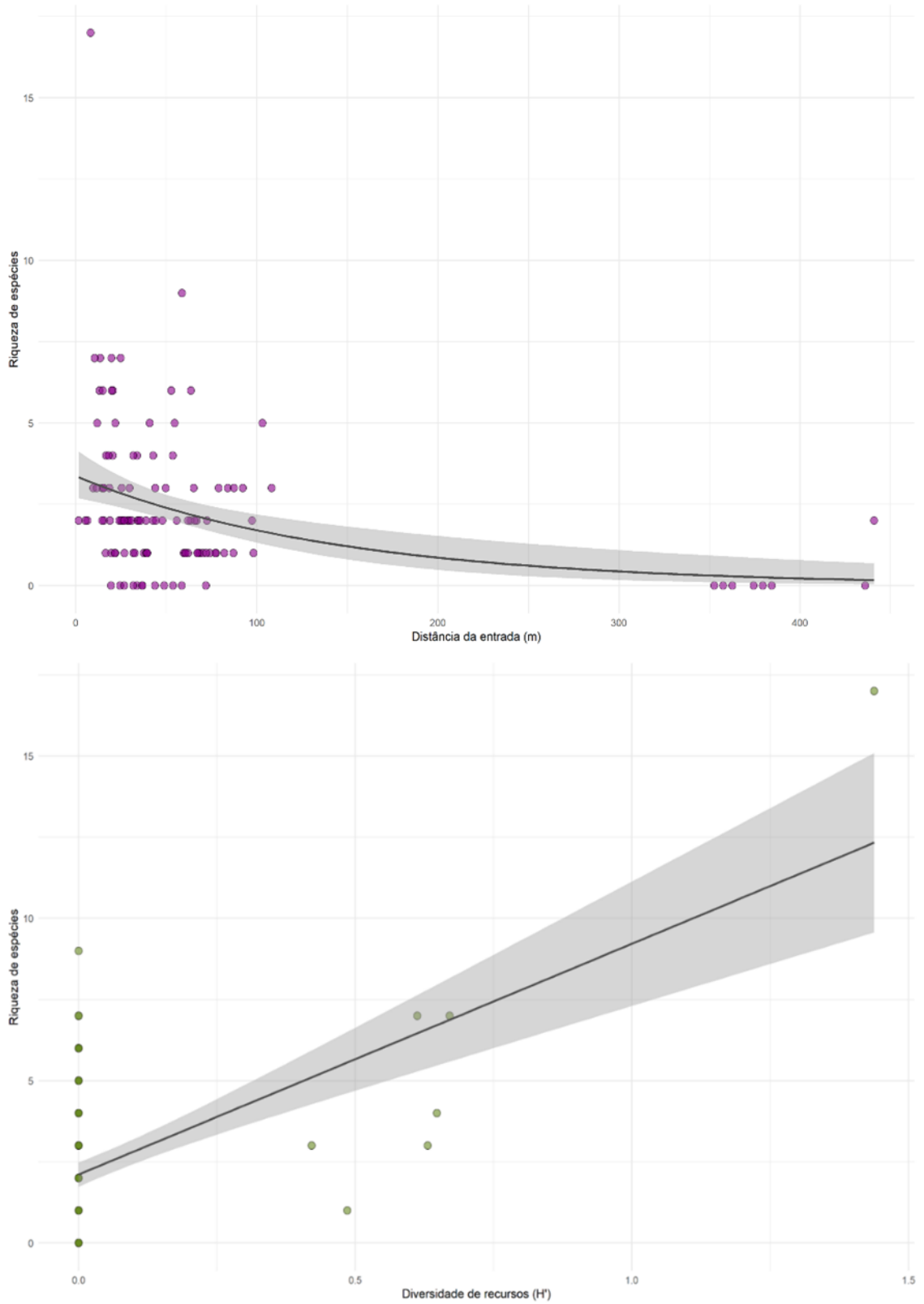
Fonte: Da autora (2023).

Figura 6 – Modelo linear generalizado (GLM) evidenciando a relação negativa entre a riqueza e a distância da entrada e relação positiva entre a riqueza e a diversidade de recursos tróficos.



Fonte: Da autora (2023).

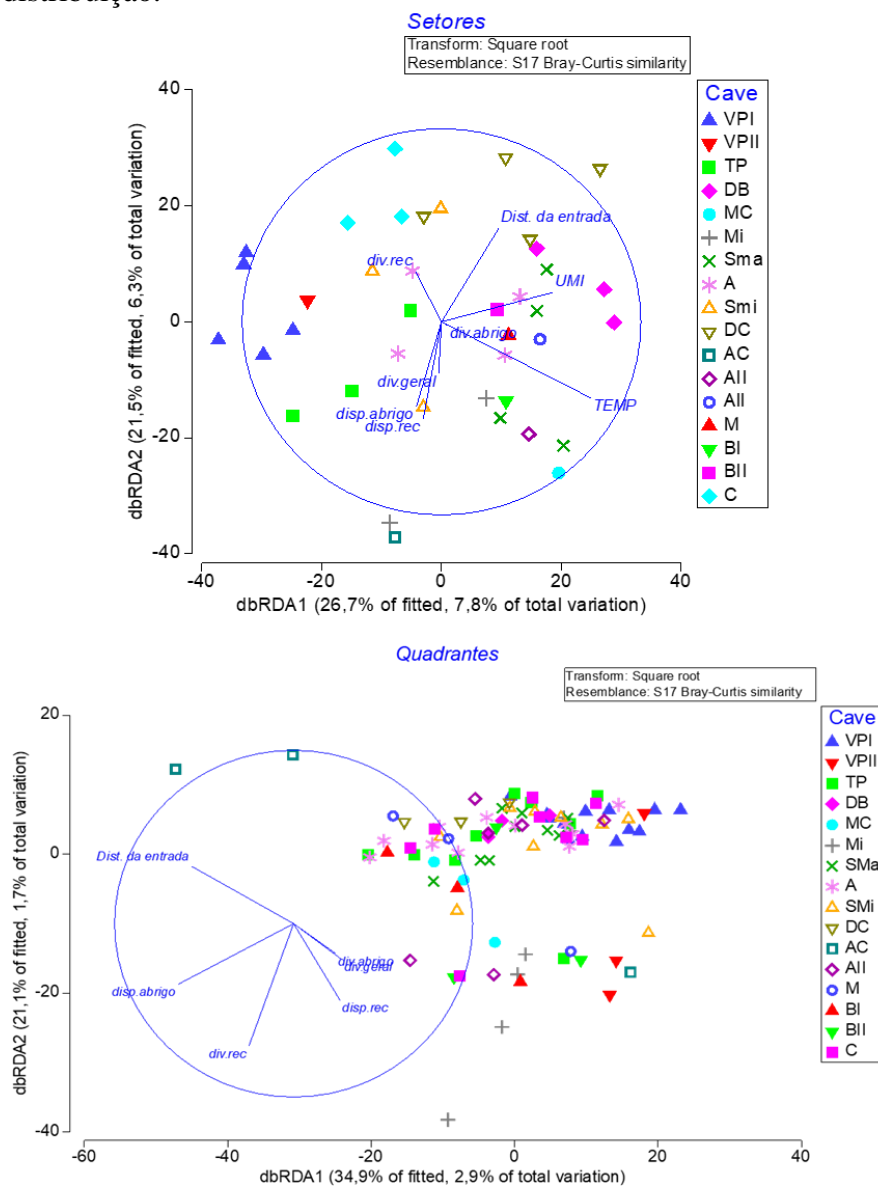
Figura 7 – Modelo linear generalizado misto (GLMM) demonstrando a relação negativa entre riqueza e distância da entrada e a relação positiva entre riqueza e diversidade de recursos tróficos



Fonte: Da autora (2023).

Quanto à composição de espécies, em mesoescala, obtivemos como variável preditora a temperatura ( $P= 0.01$ ;  $Prop= 0.0661$ ). Já em microescala, a disponibilidade de abrigos foi a variável determinante da composição ( $P= 0.02$ ;  $Prop= 0.0171$ ). A Análise de Redundância baseada em distância (dbRDA) indicou para a mesoescala 14.1% de resposta às variáveis testadas e 48.2% de ajuste ao modelo. Para a microescala, houve 4.6% de resposta às variáveis testadas e 56% de ajuste ao modelo (Figura 8). Foi verificado também por meio do DistLM que a variável ‘turismo’ não influenciou a composição da fauna nas cavernas amostradas.

Figura 8 – Análise de redundância baseada em distância (dbRDA) que ilustra as variáveis físicas, tróficas e microclimáticas que exerceram influência na composição da fauna e em sua distribuição.

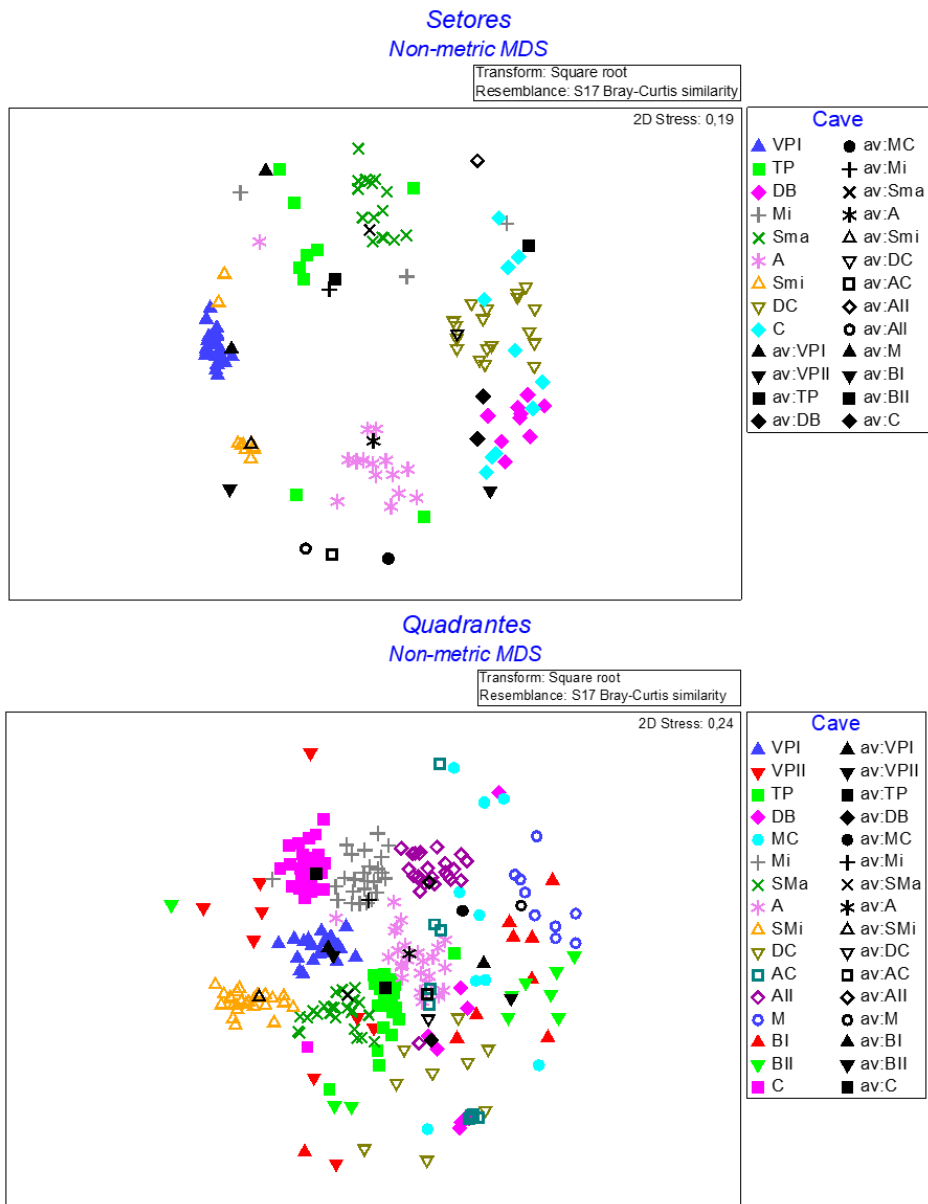


Fonte: Da autora (2023).

Em relação à similaridade da fauna, a análise de similaridade (ANOSIM) baseada no índice de Bray-Curtis, verificada visualmente através do escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) apontou que cavernas como Vale do Prata II (VPII), Bel I (BI), Bel II (BII), Manoel Cardoso (MC), Dente de Cão (DC) e Alto Campina (AC) apresentaram alta dispersão dos pontos, indicando maior variação na composição da fauna em microescala, com o valor do  $R_{global} = 0.71$  e valor  $p = 0.1$  (Figura 9). Para a mesoescala, O ANOSIM revelou diferenças significativas na composição da fauna amostrada com o valor do  $R_{global} = 0.74$  e valor  $p = 0.1$  (Figura 9).

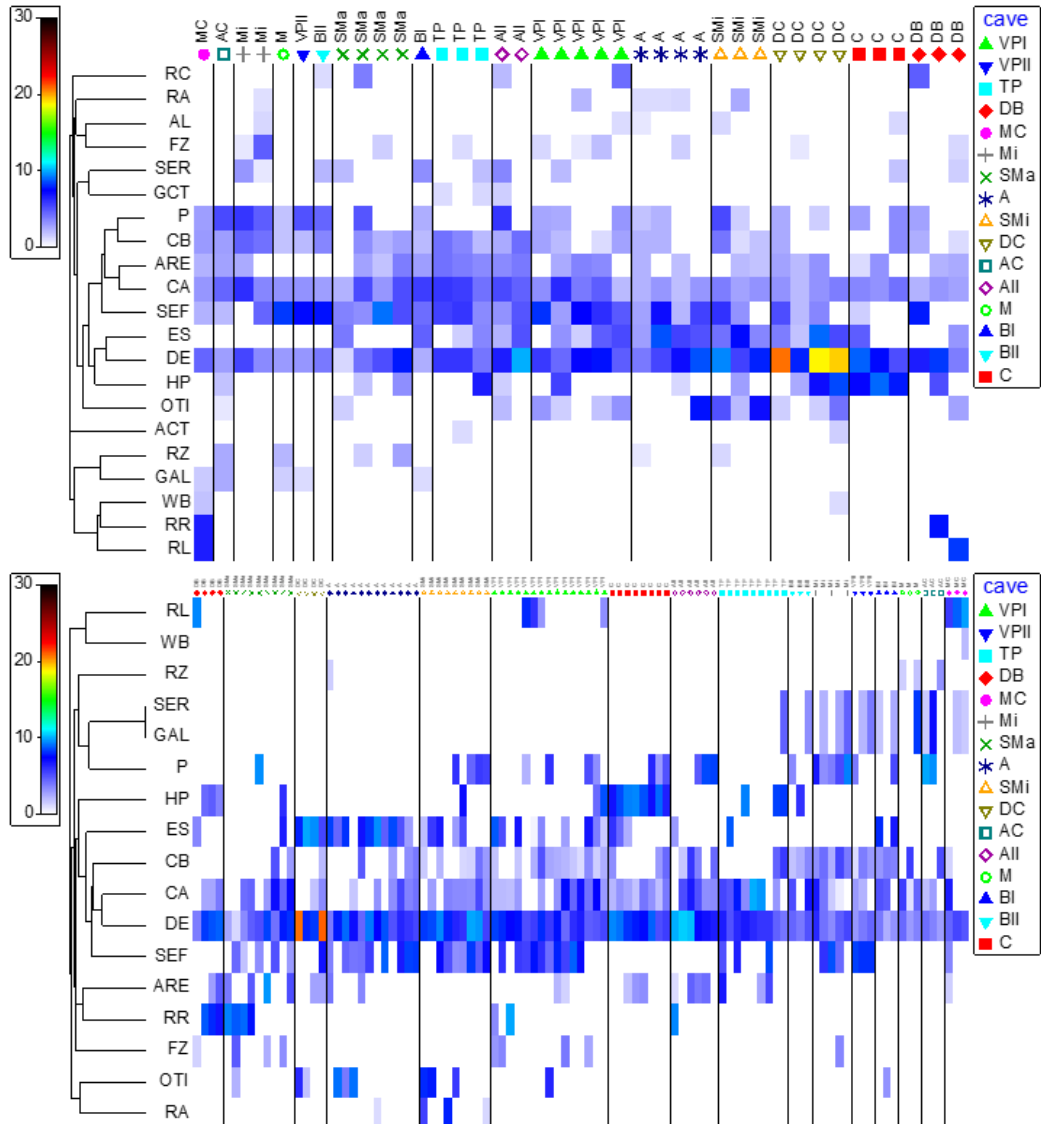
Verificamos que na mesoescala, a classe de substrato ‘espeleotema’ foi a que apresentou maior associação com a distância da entrada (DE). Por outro lado, na microescala, ‘cascalho’ foi a classe de substrato que apresentou maior relação com a distância da entrada (DE) (Figura 10).

Figura 9 – Escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) apontando a similaridade e sua dispersão em torno da média (av).



Fonte: Da autora (2023).

Figura 10 – Shadeplot representando as variações na porcentagem e na distribuição de cada classe de substratos, além da relação de cada classe com a distância da entrada (DE) nos setores (acima) e quadrantes (abaixo).



Fonte: Da autora (2023).

Na distinção taxonômica (DT), encontramos a média de 70.64 (DP=1.59) para a mesoescala. Nesta escala, as cavernas Marimbondo (M), Bel I (BI) e Bel II (BII) destacaram-se pela alta distinção taxonômica, dando ênfase à caverna Marimbondo, que exibiu não apenas distinção taxonômica significativa, mas também acentuada riqueza (S=50). Em contraste, a caverna Manoel Cardoso (MC), mesmo apresentando elevada riqueza de espécies (S=42), possuiu distinção taxonômica relativamente baixa. Em

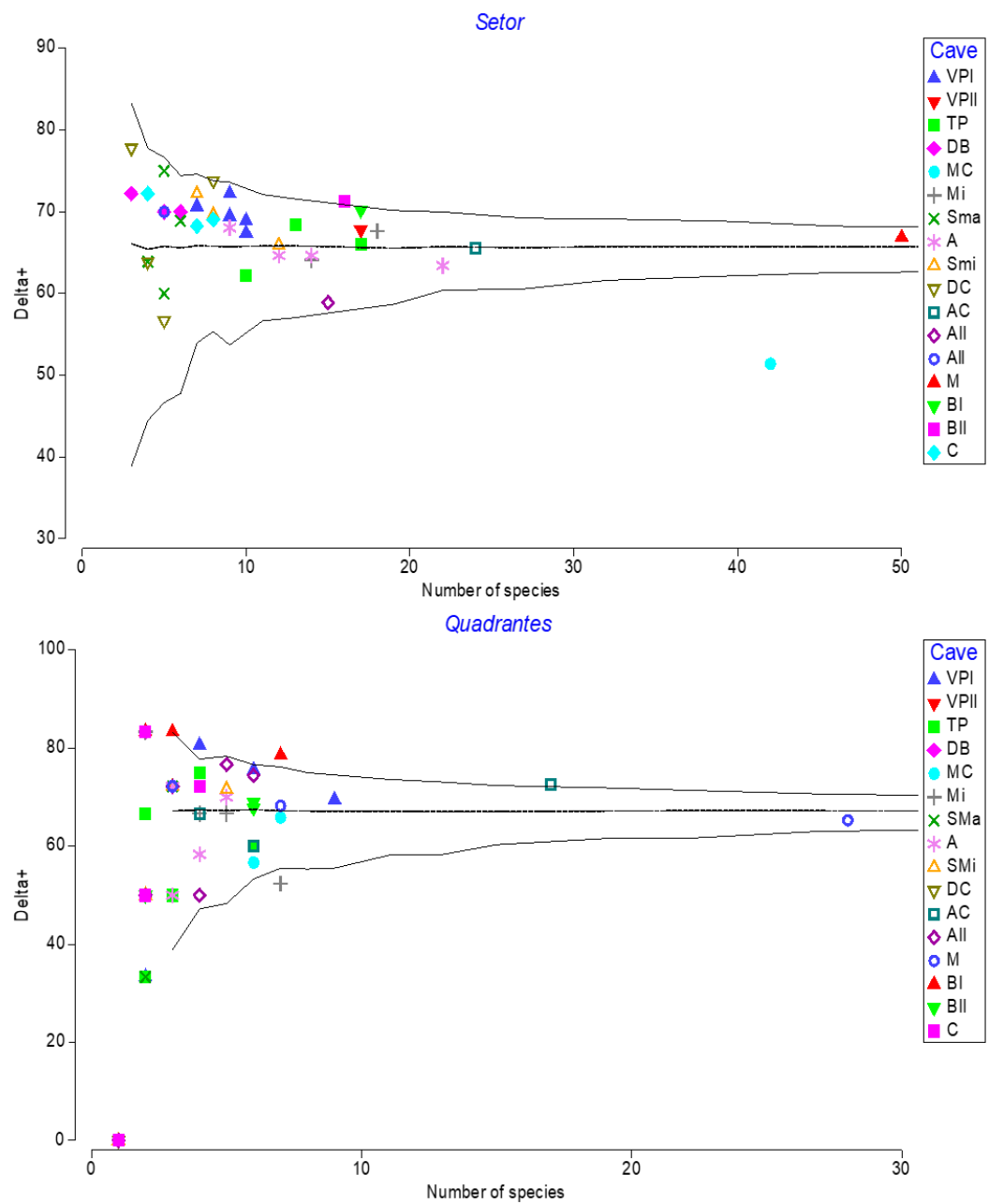
mesoescala, nenhuma das variáveis testadas apresentou relação significativa com a distinção taxonômica (DT) (Figura 11).

Na microescala, obtivemos média de 50.01 (DP=16.67). Destacam-se as cavernas Vale do Prata I (VPI), Bel I (BI) e Alto Campina (AC) devido à sua alta distinção taxonômica em relação à fauna coletada nos quadrantes. A caverna Alto Campina exibiu não somente distinção taxonômica marcante, mas também revelou alta riqueza (S=17 no Setor 1, Quadrante 1). Por outro lado, as cavernas Catedral (C) e Mimoso (Mi) demonstraram baixa distinção taxonômica nessa escala. A caverna Catedral, em particular, apresentou distinção taxonômica nula, acompanhada por baixa riqueza em quatro dos quadrantes amostrados (S=1 no Setor 2, Quadrante 2; Setor 3, Quadrantes 1, 2 e 3). Na microescala, a variável preditora foi a disponibilidade de recursos tróficos (AICc= 360.09,  $R^2= 0.065$ ,  $p= 0.018$ ) (Figura 11).



Figura 11 – Distinção Taxonômica presente nos setores e nos quadrantes amostrados.

Os pontos estão dispostos em torno da média, indicada pela linha horizontal central.



Fonte: Da autora (2023).

## 5 DISCUSSÃO

Investigar como as comunidades de invertebrados de cavernas respondem à estrutura de habitat em diferentes escalas espaciais tem sido um tema abordado em diversos estudos recentes (Simões et al., 2015; Prous et al., 2015; Pellegrini et al., 2016; Pacheco et al., 2020; Souza-Silva et al., 2021a; Souza-Silva et al., 2021; Rabelo et al., 2021; Cardoso et al., 2022; Reis-Venâncio et al., 2022; Oliveira-Furtado et al., 2022). Contudo, estudos que visam entender como as comunidades respondem à estrutura de habitat na região cárstica de Bodoquena ainda são inexistentes, tendo em vista que a maioria dos trabalhos desenvolvidos na região são voltados para turismo, geologia, taxonomia e ecologia, principalmente de vertebrados como anfíbios, répteis e mamíferos (Aspini et al., 1994; Pivatto et al., 1995; Galati et al., 2003; Rodrigues et al., 2003; Sallun et al., 2004; Sallun & Karmann, 2007; Uetanabaro et al., 2007; Cordeiro, 2008; Lobo & Moretti, 2009; Perini et al., 2009; Sallun et al., 2009; Camargo et al., 2009; Cordeiro et al., 2014; Cordeiro & Trajano, 2014; Lourenção et al., 2015). Observamos que as cavernas apresentaram acentuada heterogeneidade de habitats. É bem conhecido que esta heterogeneidade é um importante componente na determinação da estrutura das comunidades. Além disso, ambientes mais complexos estruturalmente, fornecem maior número de potenciais habitats, influenciando na diminuição da sobreposição de nichos, podendo refletir na riqueza, na composição e na distribuição das espécies ao longo de todo o gradiente da caverna (Stein et al., 2014; Ferreira & Pellegrini, 2019; Pacheco et al., 2020; Cardoso et al., 2022; Reis-Venâncio et al., 2022).

### 5.1 A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE NA RIQUEZA DA FAUNA

A heterogeneidade observada nas cavernas da região da Serra da Bodoquena resultou em mudanças nas características ambientais, conduzindo a uma significativa dissimilaridade faunística entre as unidades amostrais. Embora a distância da entrada seja fator limitante para a disponibilidade e diversidade de recursos tróficos, é importante salientar que não se pode atribuir exclusivamente à distância da entrada as possíveis alterações na riqueza da fauna (Ferreira & Martins, 1999; Lencioni et al., 2010; Novak et al., 2012; Tobin et al., 2013; Ferreira et al., 2017; Pellegrini & Ferreira, 2016; Mammola, 2018; Pacheco et al., 2020; Oliveira-Furtado, 2022).

A água pluvial, na forma de enxurrada, é dos principais agentes físicos transportadores de matéria orgânica para o interior dessas cavidades, aumentando a quantidade de recursos tróficos nesses ambientes frequentemente classificados como oligotróficos (Souza-Silva et al., 2011). É conhecido que o aumento na disponibilidade, e na diversidade de recursos tróficos exerce influência na riqueza da fauna presente naquele ambiente. Quanto maior a diversidade e disponibilidade de recursos tróficos, maior é a tendência de colonização dessas cavernas por diferentes espécies. Este fenômeno contribui para a alta diversidade de espécies observada, corroborando com a ideia de que a heterogeneidade ambiental desempenha papel crucial na promoção da biodiversidade subterrânea (Tews et al., 2004; Reis-Venâncio et al., 2022).

A diversidade de recursos tróficos foi positivamente relacionada à riqueza, tanto para a microescala como para a mesoescala. Esses resultados indicam que a diversidade de recursos tróficos desempenha papel fundamental na determinação da riqueza de espécies nas cavernas aqui investigadas, tendo em vista que uma maior quantidade de recursos comporta um número maior de espécies (Prous et al., 2004; Prous et al., 2015). No entanto, a variedade de tipos de recursos foi mais determinante que a quantidade de recursos, uma vez que recursos de origem semelhantes tendem a ser explorados por comunidades semelhantes (Bento et al., 2021; Schneider et al., 2011; Souza-Silva et al., 2011), enquanto a variedade de recursos tróficos tende a sustentar comunidades mais heterogêneas, elevando a riqueza local (Bento et al., 2021).

A distância da entrada foi negativamente relacionada com a riqueza de espécies, sugerindo que a oligotrofia geralmente presente nesses meios subterrâneos aumenta à medida em que nos afastamos da entrada mais próxima da cavidade. À medida em que a distância da entrada aumenta, a diversidade de recursos tróficos tende a diminuir, evidenciando a oligotrofia como um fator mais proeminente (Poulson & White, 1969; Souza-Silva et al., 2011; Mammola, 2018, Souza-Silva et al., 2021). Vale ressaltar que, nesses ambientes, grande parte da fauna está associada aos recursos tróficos que advém do ambiente externo, por isso grande parte dos invertebrados cavernícolas são encontrados em zonas ecotonais próximo de entradas (Prous et al., 2004, Prous et al., 2015). Espécies para-epígeas, encontradas nessas regiões foram as responsáveis por elevar a riqueza local, uma vez que essas espécies possuem vantagens em relação a estabilidade climática advinda do meio hipógeo e aporte de recursos tróficos que advém do meio epígeo, fazendo com que esses organismos explorem a diversidade de recursos tróficos existentes nessas

zonas, associadas a uma intermediária estabilidade climática (Prous et al., 2004; Prous et al., 2015).

## **5.2 A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE NA COMPOSIÇÃO DA FAUNA**

Na análise de mesoescala, constatamos que a temperatura foi a variável mais determinante para a composição da fauna. Em microescala, a disponibilidade de abrigos foi a variável preditora para a composição da fauna nas cavernas amostradas. Como discutido por Souza-Silva et al. (2021), a temperatura pode vir a ser uma variável chave, favorecendo a existência principalmente de um elevado número de espécies especializadas e com necessidades específicas de habitat, visto que a estabilidade climática presente no interior das cavernas possivelmente promove condições mais favoráveis para as espécies mais especializadas. A similaridade da fauna está diretamente relacionada à disponibilidade de abrigos, uma vez que uma maior disponibilidade de abrigos implica em diminuição da sobreposição de nichos, diminuindo a competição e promovendo a coexistência de espécies, consequentemente influenciando na diminuição da similaridade faunística (Tews et al., 2004; Schneider et al., 2011; Souza-Silva et al., 2011; Souza-Silva et al., 2021; Reis-Venâncio et al., 2022).

Através do escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS), constatamos elevada dispersão nos dados, indicando considerável variação na composição da fauna entre as cavernas. Como característica distintiva das cavernas analisadas neste estudo, pode-se inferir que a heterogeneidade ambiental também exerceu influência significativa na riqueza de espécies. Devido a essa característica, há aumento na diversidade de nichos, bem como de recursos tróficos, favorecendo a colonização por diversas espécies e promovendo incremento na diversidade local (Tews et al., 2004; Reis-Venâncio et al., 2022). Foi evidenciada a relação entre as distintas classes de substratos consideradas e a distância da entrada mais próxima. Embora a distância da entrada não seja o único fator a influenciar a composição das espécies, (Ferreira & Martins, 1999; Lencioni et al., 2010; Novak et al., 2012; Tobin et al., 2013; Ferreira et al., 2017; Pellegrini & Ferreira, 2016; Mammola, 2018; Pacheco et al., 2020; Oliveira-Furtado, 2022), essa variação deve ser cuidadosamente ponderada ao analisarmos a relação direta que ela mantém com determinadas classes específicas de substratos (Mammola, 2018).

### **5.3 DISTINÇÃO TAXONÔMICA DA FAUNA DE INVERTEBRADOS**

A estabilidade climática é um dos principais elementos que contribuem para a diversidade de fauna e flora em um determinado ambiente, incluindo os subterrâneos (Tews et al., 2004; Souza-Silva, 2021). Mínimas variações de temperatura que podem ocorrer ao longo do desenvolvimento linear de cavernas, desempenham papel significativo na determinação da similaridade de espécies, uma vez que áreas mais próximas da entrada possuem maior variação na temperatura, sendo ocupadas por espécies mais tolerantes a oscilações (Prous et al., 2004; Prous et al., 2015). Por outro lado, áreas mais distantes das entradas possuem temperaturas mais estáveis (próximas da média da temperatura anual do ambiente externo), o que possivelmente seleciona espécies que possuem tolerância menor em relação à variação na temperatura (Prous et al., 2004; Prous et al., 2015).

A análise do número de espécies coletadas em diferentes escalas espaciais revelou acentuada distinção taxonômica nos setores e quadrantes amostrados. Esse elevado nível de distinção taxonômica parece ser atribuído a acentuada heterogeneidade ambiental. Conforme observado por Souza-Silva et al. (2020), a distinção taxonômica nas escalas analisadas diminuiu à medida em que a estabilidade ambiental aumenta, destacando novamente que regiões mais próximas à entrada estão mais suscetíveis à variação da temperatura, enquanto espécies para-epígeas, encontradas nessas zonas ecotonais, são mais tolerantes à variação de temperatura. É válido ressaltar também que espécies para-epígeas, além da intermediária estabilidade climática, possuem ampla gama de recursos tróficos, fazendo com que a diversidade de espécies que ocupam essas zonas seja maior (Prous et al., 2004; Prous et al., 2015).

### **5.4 USO TURÍSTICO E A CONSERVAÇÃO DA FAUNA**

Estudos desenvolvidos na região da Serra da Bodoquena destacam a relevância da conservação das cavernas devido à beleza cênica e a fauna restrita encontrada nesses ambientes (Aspini et al., 1994; Lobo & Moretti et al., 2007; Cordeiro, 2008; Klein et al., 2011; Cordeiro et al., 2014; Lourenção et al., 2015). Algumas cavernas, como a Gruta Dente de Cão, abrigam rica fauna troglomórfica (6 espécies) (Cordeiro et al., 2014). Caracterizada como uma gruta seca, a Gruta Dente de Cão estende-se por mais de dois quilômetros, abrigando organismos extremamente raros e exclusivos (Cordeiro et al.,

2014). Destaca-se, por exemplo, a descoberta de uma espécie nova de Onychophora (*Epiperipatus* n. sp.) encontrada somente nesta caverna.

Diante disso, há importante lacuna no conhecimento bioespeleológico da região cárstica de Bodoquena, conforme já apontado na literatura (Cordeiro et al. 2014). Nesse sentido, estudos que investiguem e descrevam novas espécies encontradas nas cavernas locais são cada vez mais relevantes. A identificação e descrição dessas novas espécies não apenas enriquecem nosso entendimento da biodiversidade regional, mas também proporcionam a base essencial para a formulação de medidas eficazes de conservação. Ao compreender melhor essas espécies e os habitats únicos que ocupam, é possível desenvolver estratégias mais assertivas para a preservação desses ambientes singulares (Cordeiro et al., 2014). Adicionado a isso, há necessidade de mais estudos que busquem entender a influência de variáveis físicas, tróficas e microclimáticas sobre as comunidades de invertebrados cavernícolas, visto a escassez de estudos ecológicos para a região cárstica de Bodoquena que busquem entender quais fatores determinam a riqueza e a composição da fauna e em quais escalas espaciais elas operam.

O uso turístico está entre as diversas atividades humanas realizadas em cavernas, motivadas por razões religiosas, educacionais, dentre outras. A realização dessas atividades muitas vezes causa alterações físicas no ambiente, como a instalação de sistemas que facilitem o acesso dos turistas a esses locais. No entanto, atividades turísticas também podem provocar mudanças nas condições ambientais, incluindo contaminações por resíduos, modificações na disponibilidade de recursos tróficos, dentre outros (Hamilton-Smith, 2004; Lobo, 2006; Romero, 2009; Pacheco et al., 2020; Furtado-Oliveira et al., 2022).

Encontramos que o uso turístico das cavernas não provocou diferenças significativas na composição da fauna. Essa ausência de efeito pode ser atribuída, em grande parte, à demarcada delimitação das áreas turísticas dentro das cavernas amostradas, impedindo a exploração em sua extensão total. É relevante ressaltar que as áreas que amostramos nessas cavernas estão situadas fora da zona diretamente afetada pelo turismo (passarela). Além disso, devido à alta importância do turismo na região, existem planos de manejo destinados a minimizar os impactos nas cavernas, buscando garantir que o turismo seja conduzido sem prejudicar significativamente a fauna local.

No entanto, é fundamental ressaltar que as trilhas são frequentemente afetadas pelo turismo, comprometendo substratos essenciais para a fauna local e subterrânea. Portanto, é indispensável a implementação de medidas destinadas a mitigar os impactos do turismo

na fauna local, bem como a adoção de planos de manejo que limitem o uso das trilhas, com o objetivo de minimizar o impacto do turismo sobre o substrato (Pacheco et al., 2020; Furtado-Oliveira et al., 2022).

## **5.5 CONCLUSÃO**

Os esforços para aprimorar o planejamento turístico em cavernas estão em expansão, visando reduzir progressivamente o impacto sobre a fauna. Pesquisas focadas na conservação da fauna em cavernas turísticas têm se tornado mais frequentes, preenchendo lacunas sobre possíveis impactos que podem afetar a fauna de diversas maneiras devido à presença de atividades turísticas. Esses estudos promovem medidas de conservação mais eficazes, buscando garantir que o turismo não prejudique a fauna local (Lobo, 2006; Silva & Ferreira, 2009; Pellegrini & Ferreira, 2012; Faille et al., 2015; Furtado-Oliveira et al., 2022).

## REFERÊNCIAS

- ANDERSON, M. J. *et al.* **PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods**. Auckland, New Zealand: Massey University, Albany Campus, 2008.
- ANDERSON, M. J.; SANTANA-GARCON, J. **Measures of precision for dissimilarity-based multivariate analysis of ecological communities**. *Ecology letters*, v. 18, n. 1, p. 66-73, 2015.
- ASPINI, P. G. *et al.* **Província espeleológica da Serra da Bodoquena, MS: exploração, topografia e biologia**. 1994.
- BARR, T. C.; KUEHNE, R. A. **Ecological studies in the Mammoth cave system of Kentucky: II. The ecosystem**. *Ann Speleol.* Vol 26, no 1, P 47–96. Illus., 1971.
- CAMARGO, G. *et al.* **Morcegos do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil**. *Chiroptera Neotropical*, 15(1), 417-424, 2009.
- CARDOSO, R. C. *et al.* **Multi-spatial analysis on cave ecosystems to predict the diversity of subterranean invertebrates**. *Basic and Applied Ecology*, 65, 111-122, 2022.
- CORDEIRO, L. M. **Fauna cavernícola da Serra da Bodoquena: revisão bibliográfica e um estudo de ecologia de comunidades**. 2008.
- CORDEIRO, L. M. *et al.* **Subterranean biodiversity in the Serra da Bodoquena karst area, Paraguay river basin, Mato Grosso do Sul, Southwestern Brazil**. *Biota Neotropica*, 14(3), e201400114, 2014.
- CORDEIRO, L. M.; TRAJANO, E. **Distribuição, ecologia e filogeografia dos bagres troglóbios do gênero *Trichomycterus* na área cárstica da Serra da Bodoquena, MS (Siluriformes: Trichomycteridae)**. 2014.
- CULVER, D. C. **Cave life: evolution and ecology**. Harvard University Press, 1982.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The biology of caves and other subterranean habitats**. Oxford University Press, 2009.
- BENTO, D. M. *et al.* **Subterranean “oasis” in the Brazilian semiarid region: neglected sources of biodiversity**. *Biodiversity and Conservation*, 30, 3837-3857, 2021.
- FAILLE, A. *et al.* **Weak impact of tourism activities on biodiversity in a subterranean hotspot of endemism and its implications for the conservation of cave fauna**. *Insect Conservation and Diversity*, 8(3), 205-215, 2015.
- FERREIRA, W. R. *et al.* **Partitioning taxonomic diversity of aquatic insect assemblages and functional feeding groups in neotropical savanna headwater streams**. *Ecological indicators*, 72: 365-373, 2017.



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

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. **Guano de morcegos: fonte de vida em cavernas**. Ciência Hoje, 25(146): 34-40, 1999.

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. **Trophic Structure and Natural History of Bat Guano Invertebrate Communities with Special Reference to Brazilian Caves**. Tropical Zoology, 12(2), 231-259, 1999.

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), 93-103, 2022.

GALATI, E. A. *et al.* **Phlebotomines (Diptera, Psychodidae) in caves of the Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul State, Brazil**. Revista Brasileira de Entomologia, 47, 283-296, 2003.

GOMES, A. M. **Uma luz na escuridão: desvendando os processos estruturadores da fauna cavernícola via partição de variância**. 50f. Dissertação (Mestrado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre) - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2017.

HAMILTON-SMITH, E. Tourist Caves. In: GUNN, J. (ed.). - **Encyclopedia of Caves and Karst Science**, 1554-1561, 2004.

KOVÁČ, Ľ. **Caves as oligotrophic ecosystems**. Cave ecology, 297-307, 2018.

KLEIN, F. M. *et al.* **Educação ambiental e o ecoturismo na Serra da Bodoquena em Mato Grosso do Sul**. Sociedade & Natureza, 23, 311-321, 2011.

LENCIONI, V. *et al.* **Cold resistance in two species of cave-dwelling beetles (Coleoptera: Cholevidae)**. Journal of Thermal Biology, 35(7): 354-359, 2010.

LOBO, H. A. S. **Caracterização dos impactos ambientais negativos do espeleoturismo e suas possibilidades de manejo**. Seminário de Pesquisa em Turismo do MERCOSUL, 4, 1-15, 2006.

LOBO, H. A. S. **Método para avaliação do potencial espeleoturístico do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, MS**. Caderno Virtual de Turismo, 7(3), 99-110, 2007.

LOBO, H. A. S.; MORETTI, E. C. **Tourism in caves and the conservation of the speleological heritage: the case of Serra da Bodoquena (Mato Grosso do Sul State, Brazil)**. Acta Carsologica, 38: 2-3, 2009.

LOURENÇÃO, M. L. F. *et al.* **Mateus cave (Bonito, Mato Grosso do Sul State, Serra da Bodoquena, Brazil): environmental characterization and tourist use proposition**. Tourism and Karst Areas, 8(1), 27-36, 2015.

LUNGHI, E. *et al.* **Do cave features affect underground habitat exploitation by non troglobite species?** *Acta Oecol*, 55:29-35, 2014.

MAMMOLA, S. *et al.* **Ecology and sampling techniques of an understudied subterranean habitat: the Milieu Souterrain Superficiel (MSS).** *The Science of Nature*, 103: 88, 2016.

MAMMOLA, S.; ISAIA, M. **Day–night and seasonal variations of a subterranean invertebrate community in the twilight zone.** *Subterranean Biology*, 27, 31-51, 2018.

MORACHIOLI, N.; TRAJANO, E. **Estudo dos Spelaeogriphacea brasileiros, crustáceos Peracarida subterrâneos.** 2002.

NOVÁK, T. *et al.* **Duality of terrestrial subterranean fauna.** *International Journal of Speleology*. 41: 181-188, 2012.

PACHECO, G. S. *et al.* **The role of microhabitats in structuring cave invertebrate communities in Guatemala.** *International Journal of Speleology*, 49(2), 8, 2020.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. **Management in a neotropical show cave: planning for invertebrates conservation.** *International Journal of Speleology*, 41(2), 27, 2012.

PELLEGRINI, T. G. *et al.* **Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition.** *Subterranean Biology*, 5: 1-9, 2016.

PERINI, F. A. *et al.* **Carnivores (Mammalia, Carnivora) from the Quaternary of Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil.** *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 67(1-2), 119-128, 2009.

PIPAN, T. *et al.* **Temperature variation and the presence of troglonits in terrestrial shallow subterranean habitats.** *Journal of Natural History*, 45: 253-273, 2011.

PIVATTO, M. A. C. *et al.* **Aves do planalto da Bodoquena, estado do Mato Grosso do Sul (Brasil).** *Silva*, 1996, 1996b, 1995.

POULSON, T. L.; WHITE, W. B. **The Cave Environment: Limestone caves provide unique natural laboratories for studying biological and geological processes.** *Science*, v. 165, n. 3897, p. 971-981, 1969.

PROUS, X. *et al.* **Ecotone delimitation: Epigeal-hypogean transition in cave ecosystems.** *Austral Ecology*, 29: 374-382, 2004.

PROUS, X. *et al.* **The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave.** *International Journal of Speleology*, 44(2), 5, 2015.

RABELO, L. M. *et al.* **Epigeal and hypogean drivers of Neotropical subterranean communities.** *Journal of Biogeography*, 48(3), 662-675, 2021.

RASBAND, W. S. **ImageJ 1.43 u.** Bethesda, Maryland, USA: National Institutes of Health, 1997.

REIS-VENÂNCIO, P. C. *et al.* **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, 2022.

RIZATTO, P. P. *et al.* **Trichomycterus dali: A new highly troglomorphic catfish (Siluriformes: Trichomycteridae) from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul state, central Brazil.** *Neotropical Ichthyology*, 9, 477-491, 2011.

RODRIGUES, D. D. J. *et al.* **Padrão reprodutivo de Elachistocleis bicolor (anura, Microhylidae) na serra da bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil.** *Iheringia. Série Zoologia*, 93, 365-371, 2003.

ROMERO, A. **Cave conservation and management.** In *Cave Biology: Life in Darkness. Ecology, Biodiversity and Conservation*, 182-208. Cambridge: Cambridge University Press, 2009.

SALLUN-FILHO, W. *et al.* **Annotated guide to the caves of Brazil.** *International Journal of Speleology*, 34, 1-59, 2005.

SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. **A terrestrial trophic cascade: a new framework for predicting impacts of land-use changes on subterranean invertebrate communities.** *Biodiversity and Conservation*, 27(2), 355-369, 2018.

SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. **Multidimensional environmental influences on the occurrence and structure of terrestrial cave invertebrate communities.** *Landscape Ecology*, 35, 789-802, 2020.

TRAJANO, E. **Ecology of subterranean fishes from southeastern Brazil and the importance of their study for evolution, biogeography, and conservation.** *Environmental Biology of Fishes*, 52(3-4), 299-313, 1998.

TRAJANO, E. *et al.* **The influence of the epigeal environment on the evolution of cavernicoles: habitat, morphology, and distribution patterns.** In *Evolutionary Biology: Concepts, Molecular and Morphological Evolution*. pp. 151-188. Springer, Cham, 2019.

TRAJANO, E. *et al.* **Evolution and biogeography of subterranean fishes of the genus Trichomycterus in the Neotropical region: insights from phylogenetic and geological data.** *Subterranean Biology*, 37, 27-46, 2021.

UETANABARO, M. **Estudo da Variação Espacial de uma Taxocenose de Anuros em Uma Cachoeira no Município de Bodoquena-MS.** 2003.

UIEDA, V. S. *et al.* **The relationship between habitat type and troglomorphic beetle diversity in Brazilian caves.** *Subterranean Biology*, 6: 59-71, 2008.

VIEIRA, T. B. **Caracterização de nascentes na Serra da Bodoquena e áreas circunvizinhas.** 2012. Tese de Doutorado - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, 2012.

WESSEL, P.; SMITH, W. H. F. **Free software helps map and display data.** Eos, Transactions American Geophysical Union, 72(41): 441-446, 1991.

WILSON, D. E.; REEDER, D. M. **Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference.** Johns Hopkins University Press, 2005.