

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

Lígia Maria Saback Moreira Dornellas

**DISTRIBUIÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DA FAUNA DE INVERTEBRADOS EM  
MEIO SUBTERRÂNEO SUPERFICIAL**

Belo Horizonte

2022

Lígia Maria Saback Moreira Dornellas

**DISTRIBUIÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DA FAUNA DE INVERTEBRADOS EM  
MEIO SUBTERRÂNEO SUPERFICIAL**

**Versão final**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Frederico de Siqueira Neves

Coorientadora: Profa. Dra. Maria Elina Bichuette

Belo Horizonte

2022

043 Dornellas, Lígia Maria Saback Moreira.  
Distribuição espaço-temporal da fauna de invertebrados em meio subterrâneo superficial [manuscrito] / Lígia Maria Saback Moreira Dornellas. – 2022.  
56 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dr. Frederico de Siqueira Neves. Coorientadora: Profa. Dra. Maria Elina Bichuette.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

1. Ecologia. 2. Fauna. 3. Invertebrados. 4. Cavernas. I. Neves, Frederico de Siqueira. II. Bichuette, Maria Elina. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 502.7



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

## FOLHA DE APROVAÇÃO

"Distribuição espaço-temporal da fauna de invertebrados em meio subterrâneo superficial"

LÍGIA MARIA SABACK MOREIRA DORNELLAS

Dissertação de Mestrado defendida e aprovada, no dia **15 de junho de 2022**, pela Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais constituída pelos seguintes professores:

**Doutor(a) Arleu Barbosa Viana Junior**  
(Museu Paraense Emílio Goeldi)

**Doutor(a) Jonas Eduardo Gallão**  
(UFSCAR)

**Doutor(a) Frederico de Siqueira Neves**  
(Presidente da Banca)

Belo Horizonte, 15 de junho de 2022.

Assinaturas dos Membros da Banca



Documento assinado eletronicamente por **Frederico de Siqueira Neves, Membro de comissão**, em 23/06/2022, às 10:33, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **jonas eduardo gallão, Usuário Externo**, em 13/07/2022, às 11:29, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Arleu Barbosa Viana Junior, Usuário Externo**, em 19/07/2022, às 15:05, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufmg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1539189** e o código CRC **6495D758**.

*Aos meus filhos, Gabriel e Alice, minha  
motivação diária.*

*Ao meu marido, Leo, parceiro de vida e porto  
seguro.*

*À minha mãe, Lucília, e irmão, Pedro, por todo  
amor e dedicação.*

*Ao meu pai, Alysson, meu herói.*

## **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos à Anglo American por acreditar no nosso trabalho e sempre apoiar a ampliação do conhecimento científico como base para a tomada de decisões, além da autorização para a utilização dos dados.

Agradecemos também à Carste Ciência Ambiental, à Tatiana Souza, Larice Brandão e, principalmente ao seu diretor, Augusto Auler, pelo incentivo e compreensão. À equipe da Carste, Carlos Barreto, Thiago Nepomucena e Michele Santos, pelas coletas em campo, Érika Castro e Vitor Caetano, pela triagem e digitalização dos dados, Gustavo Soares, pela idealização e gestão do projeto. Aos profissionais responsáveis pela identificação do material coletado, a saber: Almir Pepato, Christie Morais, Douglas Zeppelini, Igor Cizauskas, Kelly Paixão, Laila Heringer, Luciane Pereira, Nathalie Sanchez, Renata de Andrade e Raphael Caetano. À Eliana Santos, Isabella Andrade e André Souza, pela colaboração na elaboração do mapa e figuras. A todos os colaboradores da Carste, pela parceria na rotina do dia-a-dia.

Por fim, agradecemos ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre (ECMVS), ao Laboratório de Ecologia de Insetos (LEI), especialmente ao Pedro Giovâni pela elaboração das análises e discussões essenciais ao trabalho, e ao Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES), da Universidade Federal de São Carlos, pelas contribuições e comentários sobre o trabalho.

## RESUMO

Os habitats subterrâneos são formados por espaços abaixo da superfície, compreendidos principalmente por fissuras, fendas, cavidades, que podem ser de diferentes tamanhos, desde pequenos até grandes espaços nas rochas. O meio subterrâneo superficial (MSS), presente em praticamente todo planeta, pode abrigar tanto invertebrados (e.g. aranhas, colêmbolos, besouros, etc.), quanto vertebrados (e.g. répteis, aves, peixes e mamíferos), além de microbiota específica associada. O estudo da fauna subterrânea em espaços menores, diferentemente de cavernas, apresenta grande potencial para ampliação do conhecimento sobre a distribuição das populações de animais troglóbios (restritos ao ambiente subterrâneo) e não troglóbios nas rochas ferríferas e sobre a extensão do ambiente subterrâneo. Estudos que levam em conta o uso da área e que também geram informações aprofundadas sobre distribuição das espécies, conectividade e extensão do ambiente subterrâneo são importantes para as tomadas de decisões. A verificação de padrões de diversidade espaço-temporais através da diversidade beta (substituição de espécies e aninhamento) possibilita corroborar ou não a manutenção da conectividade de populações de invertebrados que colonizam tais ambientes, favorecendo a conservação de áreas mais abrangentes no contexto das formações ferríferas.

Palavras-chave: MSS, habitats subterrâneos, cavernas, troglóbios, padrões de diversidade, diversidade beta, conectividade, substituição de espécies, aninhamento, fauna subterrânea.

## **ABSTRACT**

Subterranean habitats are formed by spaces below the surface comprised mainly of fissures, crevices, caves, which can be of different sizes, from small to large spaces in the rock. The Mesovoid Shallow Substratum (MSS), present in practically the whole planet, can harbor both invertebrates (e.g. spiders, springtails, beetles, etc.) and vertebrates (e.g. reptiles, birds, fish, and mammals), in addition to associated microbiota. The study of subterranean fauna in smaller spaces has great potential for expanding knowledge about the distribution of troglomorphic populations (restricted and exclusive to the subterranean environment) and non-troglomorphic populations in iron rocks as well as understanding the real extent of the subterranean environment. Surveys that taken into account the use of the area and also generate in-depth studies on species distribution, connectivity, and extension of the subterranean environment are important on decision-making. The verification of spatio-temporal diversity patterns using the beta diversity analysis (species turnover and nestedness) makes it possible to corroborate or not the maintenance of the connectivity of invertebrate populations that colonize such environments, favoring the conservation of broader areas in the context of iron formations.

**Keywords:** MSS, subterranean habitats, caves, troglomorphic, diversity patterns, beta diversity, connectivity, species turnover, nestedness, subterranean fauna



## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Modelo conceitual do Meio Subterrâneo Superficial (MSS) em uma área de formação ferrífera. Modificado de Juberthie (2000) e Culver e Pipan (2009). .....	11
Figura 2. Diagrama de conectividade subterrânea evidenciando as relações da fauna com o ambiente subterrâneo. Em uma área com cavidades próximas, espera-se que a fauna subterrânea utilize dos espaços menores não acessíveis ao homem (canalículos, fissuras, fendas) para habitar e/ou transitar, permanecendo no sistema. ....	13
Figura 3. Precipitação acumulada mensal na estação meteorológica de Conceição do Mato Dentro (MG) nos anos de 2015 (A) e 2016 (B). As chaves vermelhas indicam os meses de amostragem. Fonte: INMET 2021. ....	18
Figura 4. Pontos de amostragem com instalação de armadilhas no meio subterrâneo superficial (MSS). ....	20
Figura 5. (a) Área de estudo; (b) Perfuratriz executando o furo na rocha (canga); (c) Material testemunho retirado da rocha (canga) com pequenos canalículos; e (d) armadilha sendo instalada. ....	20
Figura 6. Composição taxonômica da fauna amostrada no meio subterrâneo superficial (MSS). Grupos da fauna organizados em ordem alfabética, apresentados em sentido horário, a partir do topo do gráfico. ....	22
Figura 7. Exemplares de morfoespécies troglóbias amostradas no MSS: (a) Araneae: Caponiidae jovem; (b) Pseudoscorpiones: <i>Pseudochthonius</i> sp. 1; Collembola: (c) <i>Folsomina</i> sp. 2; (d) <i>Oncopodura</i> sp. 1; (e) <i>Pseudosinella</i> sp. 1; (f) <i>Trogolaphysa</i> sp. 2; (g) <i>Trogolaphysa</i> sp. 6; (h) <i>Pseudosinella</i> sp. 5; e (i) <i>Tullbergia</i> sp. 1. ....	25
Figura 8. Decomposição da diversidade $\beta$ (dissimilaridade de Sorensen) dos grupos de animais troglóbios e não troglóbios em seus componentes de substituição (barra cinza escura) e aninhamento (barra cinza clara), sendo (A) espacialmente (entre pontos do MSS) e (B) temporalmente (entre os meses de amostragem), em uma área de canga da Serra do Sapo, localizada no município de Conceição do Mato Dentro (Minas Gerais). ....	26
Figura 9. GLMMs de diversidade $\beta$ temporal. (A) diversidade $\beta$ temporal total (dissimilaridade de Sorensen); (B) componente de substituição de espécies temporal; (C) componente de aninhamento temporal; o asterisco (*) indica que a diferença entre a composição de troglóbios e não troglóbios é significativa ( $p < 0,05$ ). ....	27

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO .....	10
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	16
2.1 Área de estudo .....	16
2.2 Amostragem dos invertebrados no Meio Subterrâneo Superficial (MSS) .....	17
2.3 Análise dos dados .....	21
3. RESULTADOS .....	22
3.1 Variação espaço-temporal da composição das espécies (diversidade $\beta$ ) .....	26
3.2 Variação temporal (diversidade $\beta$ temporal) de animais troglóbios e não troglóbios .....	26
4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES .....	27
REFERÊNCIAS .....	32
APÊNDICE I - Variáveis resposta para as análises de modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) .....	42
APÊNDICE II - Lista de fauna inventariada no MSS .....	43

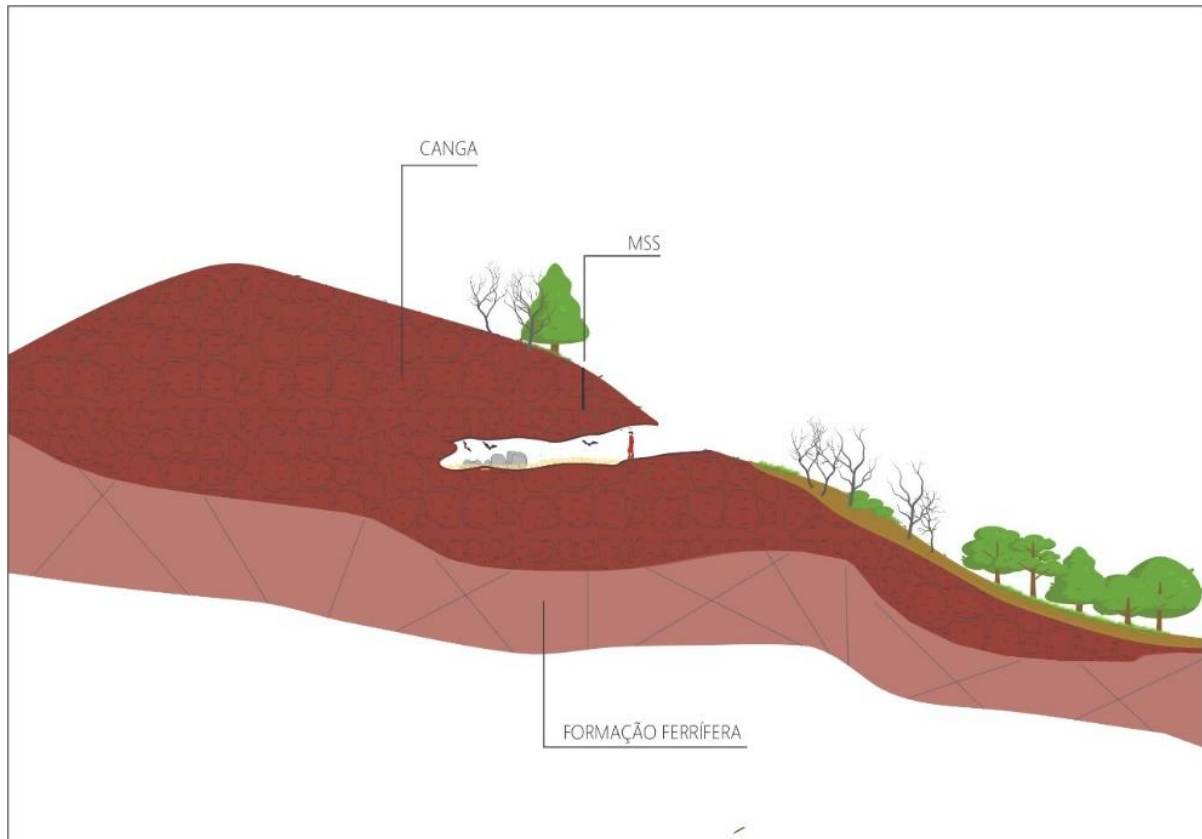
## 1. INTRODUÇÃO

Os habitats subterrâneos, de acordo com Culver e Pipan (2009), são formados por espaços abaixo da superfície, compreendidos principalmente por fissuras, fendas, cavidades, que podem ser de diferentes tamanhos, desde pequenos espaços na rocha (e.g. os diminutos espaços intersticiais) até grandes câmaras com várias centenas de metros quadrados. Segundo Trajano e Bichuette (2006), as cavernas são apenas uma pequena porção do meio subterrâneo que continuam por fendas e espaços que não nos permitem adentrar, dada as dimensões corporais do ser humano, mas que são penetradas por pequenos organismos.

Apesar de as cavernas serem os habitats subterrâneos mais conhecidos e estudados atualmente, o ambiente subterrâneo se estende a espaços bem menores, como o meio subterrâneo superficial (MSS). O nome “milieu souterrain superficial (MSS)”, originalmente utilizado por Juberthie et al. (1980), se refere a áreas com características de erosão, como seixos cobertos por solo ou musgos (Culver, 2016). Os habitats subterrâneos superficiais podem compreender, considerando ambientes terrestres, cavernas maiores – como tubos de lavas próximos à superfície – e espaços menores – como os espaços formados por acúmulos de cascalho em encostas de vertentes inclinadas, originado de processos erosivos (o termo MSS – meio subterrâneo superficial), utilizado por Juberthie, Delay e Bouillon (1980) inclui estes espaços.

Culver e Pipan, em 2009, descrevem quatro habitats subterrâneos superficiais típicos: os habitats hipotelminoréicos, que se conectam à superfície em escoadouros, como pequenas nascentes, zonas epicársticas, regiões de contato entre as águas superficiais e subterrâneas, fissuras e tubos de lava, habitats originados do resfriamento de lava e, também, as encostas em tálus, a zona subsuperficial do carste, também denominado meio subterrâneo superficial.

Dentre os habitats subterrâneos conhecidos, destacam-se os superficiais (rasos), que se caracterizam por serem ambientes afóticos, próximos à superfície (< 10 m) e que podem abrigar inclusive espécies exclusivas e especializadas (Culver e Pipan, 2009; Pipan e Culver, 2012) (Figura 1). Algumas dessas espécies podem apresentar acentuado grau de troglomorfose associados ao isolamento nesse tipo de habitat (Culver e Pipan, 2009), permitindo assim a ocorrência de espécies troglóbias (restritas ao meio subterrâneo).



**Figura 1.** Modelo conceitual do Meio Subterrâneo Superficial (MSS) em uma área de formação ferrífera. Modificado de Juberthie (2000) e Culver e Pipan (2009).

Podem ser considerados como habitats subterrâneos superficiais os espaços encontrados em rochas ferríferas (canga e minério de ferro). Essas rochas são bastante porosas, especialmente na sua porção superficial, contendo juntas e fraturas, e abrigam cavidades de diferentes tamanhos, incluindo cavernas (Piló et al., 2015). Estas, nos últimos anos, têm sido alvo de estudos para fins de licenciamento ambiental no Brasil, pois geralmente ocorrem em áreas de interesse mineral.

Ferreira (2005) descreve a rede de canalículos como uma extensa rede de espaços intersticiais consolidados e conectados às macro cavernas que compreende espaços na rocha, gerados por descontinuidades da própria rocha que foram progressivamente expandidas pela lenta ação da água, solubilizando a rocha. Muitos destes espaços (em geral de volumes reduzidos) são capazes de estocar a água das chuvas, que lentamente vão escoando para porções mais profundas.

Muitas vezes, estes habitats mantêm-se encharcados ou bastante úmidos, possibilitando o estabelecimento de populações de invertebrados de hábitos aquáticos e anfíbios. Os canalículos podem se conectar a ambientes epígeos edáficos como serapilheira, lapidícola e endógeno. A presença destes canalículos seria uma característica exclusiva de sistemas subterrâneos ferruginosos (Ferreira, 2005; Silva et al., 2011). Quando nos referimos a ambientes

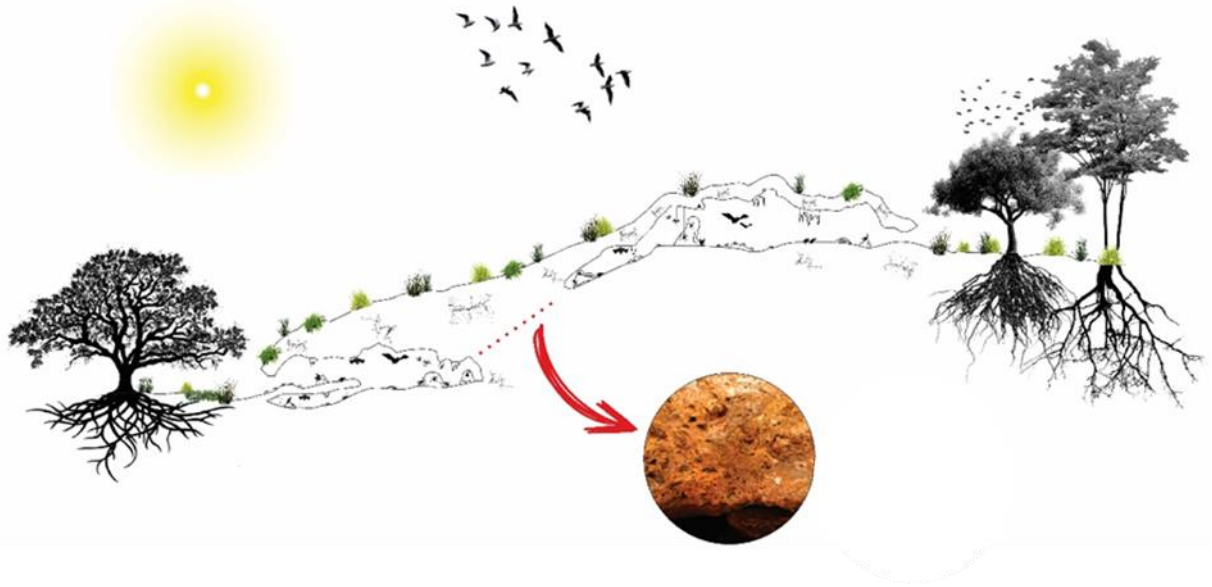
subterrâneos ferruginosos, deve-se levar em consideração esses ambientes de volumes reduzidos que funcionam como importantes elementos de conectividade para a fauna de invertebrados entre as macro cavernas (Ferreira et al., 2015).

O meio subterrâneo, presente em praticamente todo planeta, pode abrigar tanto invertebrados (e.g. aranhas, colêmbolos, besouros, etc.), quanto vertebrados (e.g. répteis, aves, peixes e mamíferos), além de microbiota associada. Os invertebrados são, em geral, mais diversificados, enquanto que os vertebrados, normalmente menos diversificados, e podem formar grandes populações, dos quais os peixes – no ambiente aquático – e os morcegos – no ambiente terrestre – são os grupos mais representativos (Trajano e Bichuette, 2006).

Baseando-se no grau de interações ecológicas e especializações evolutivas decorrentes do isolamento nos ambientes subterrâneos, as espécies animais são alocadas nas categorias de troglófilos, troglóbios e troglófilos. Há diversas propostas para a classificação desses animais (e.g. Vandel, 1964; Barr, 1967, 1968; Thinès & Tercafs, 1972; Sket, 2008; Culver & Pipan, 2009; Trajano, 2012; Guimarães & Ferreira, 2014;), e a primeira proposta de classificação desses grupos foi feita por Schiner em 1854, a qual sofreu algumas modificações e redefinições por Racovitza em 1907 e é conhecida como Classificação de Schiner-Racovitza (Racovitza, 1907). De acordo com Trajano (2012), a fauna subterrânea pode ser classificada utilizando o sistema Schiner-Racovitza e os conceitos de populações em três categorias: troglóbios (exclusivamente e obrigatoriamente populações provenientes do ambiente cavernícola), troglófilos (populações provenientes dos ambientes cavernícola e epígeo, com fluxo gênico entre eles), e troglófilos (populações de origem epígea, regularmente encontradas em habitat subterrâneo com a necessidade de se deslocar frequentemente entre ambos para completar seu ciclo de vida) (Trajano & Carvalho 2017). Os animais troglóbios frequentemente possuem traços troglomórficos, ou seja, apresentam características apomórficas relacionados à vida hipógea, tais como despigmentação, apêndices alongados e perda ou redução dos olhos (Christiansen, 1962; Harvey et al., 2000; Reddell, 2012; Trajano, 2012; Trajano & Carvalho, 2017), que podem ou não ser uma característica adaptativa.

Levantamentos faunísticos em cavidades ferríferas no Brasil têm indicado uma fauna diversificada, incluindo o registro de espécies troglóbias e troglomórficas (e.g. Ferreira, 2005; Andrade, 2007a, 2007b; Silva et al., 2011; Hoch e Ferreira, 2012; Caetano et al., 2013; Bichuette et al., 2015). As espécies troglomórficas (e potenciais troglóbias) são, muitas vezes, encontradas em mais de uma cavidade, distantes entre si, indicando a não restrição a uma cavidade. Tal fato sugere uma provável conectividade entre as cavidades de ocorrência de uma

espécie, compreendida por espaços intersticiais ou por canalículos e poros em áreas contínuas na rocha (Figura 2).



**Figura 2.** Diagrama de conectividade subterrânea evidenciando as relações da fauna com o ambiente subterrâneo. Em uma área com cavidades próximas, espera-se que a fauna subterrânea utilize dos espaços menores não acessíveis ao homem (canalículos, fissuras, fendas) para habitar e/ou transitar, permanecendo no sistema.

Estudos envolvendo a busca de representantes da fauna em espaços menores na rocha são importantes para melhor conhecimento da distribuição de populações ao longo de maciços rochosos. Muitos levantamentos realizados no Brasil investigam a ocorrência de fauna subterrânea no interior da rocha ferrífera, explorando espaços acessíveis ao homem, com resultados satisfatórios (embora na maior parte dos casos a quantidade de animais troglóbios coletados seja baixa) (Andrade e Saback, 2015). Os resultados obtidos confirmam a ocorrência da fauna em espaços menores não acessíveis aos seres humanos na rocha ferrífera e reforçam a conectividade entre cavernas, temas já vislumbrados em publicações sobre bioespeleologia em rochas ferríferas (Andrade e Saback, 2015; Soares et al., 2016). Tais levantamentos são levados em conta para tomada de decisões importantes sobre o uso da área e também geram estudos aprofundados sobre distribuição das espécies e conectividade e extensão do ambiente subterrâneo (e.g. Biota, 2006; Harvey et al., 2008; Smith et al., 2012). Adicionalmente, a avaliação dos padrões de diversidade das comunidades da fauna subterrânea permite averiguar, sob o ponto de vista biótico, se existe conexão ou não entre as macro cavidades, argumento que pode ser utilizado para a delimitação da área de entorno necessária para assegurar a integridade física e a manutenção do equilíbrio ecológico de cavidades, conforme aplicação do art. 2º do

Decreto nº 99.556, de 1º de outubro de 1990 e do art. 3º do Decreto Federal nº 6.640, de 7 de novembro de 2008. A similaridade na composição entre as comunidades presentes em diferentes cavidades, ou seja, um baixo valor de diversidade beta ( $\beta$ ), pode indicar uma elevada conectividade subterrânea entre as áreas e, neste sentido, é possível pensar na manutenção do fluxo gênico entre as espécies subterrâneas que ali permanecem.

Desta forma, o estudo da fauna subterrânea em espaços menores, inacessíveis ao ser humano, apresenta grande potencial para ampliação do conhecimento sobre a distribuição das populações. Discussões essenciais envolvem a composição da fauna troglóbia e não troglóbia nas rochas ferríferas e a extensão do ambiente subterrâneo, levando em consideração o sistema subterrâneo como um todo e não apenas as macro cavidades. A combinação de metodologias complementares que consigam extrair a fauna dos habitats subterrâneos amplia o conhecimento e entendimento destes ambientes (Halse & Pearson, 2014).

Entender os padrões de distribuição espaço-temporal de comunidades e os processos que determinam esses padrões estão entre os principais objetivos da Ecologia (Pianka, 1966; Gaston, 2000; Willig et al., 2003; Moser et al., 2005; Wiens, 2011). Como a diversidade não está distribuída homogeneamente no espaço geográfico, com regiões de diferentes níveis de endemismo, simpatria e composição de espécies (Pianka, 1966; Bini et al., 2004; Whittaker et al., 2005), diversas hipóteses surgiram para explicar os processos responsáveis pelos padrões de diversidade. Essas hipóteses envolvem tanto fatores (bióticos e abióticos) contemporâneos quanto histórico-evolutivos como determinantes da distribuição atual das espécies (Willig et al., 2003; Wiens et al., 2006). A compreensão dessa questão adquiriu maior importância perante a crise da biodiversidade, que evidencia taxas alarmantes de perda de espécies associados ao baixo conhecimento sobre o número de espécies existentes (défice Linneano), das suas relações de parentesco (défice Darwiniano) e das suas distribuições geográficas (défice Wallaceano), especialmente nos trópicos (Lomolino, 2004; Whittaker et al., 2005; Bini et al., 2006).

Por muito tempo, os estudos ecológicos consideraram a riqueza de espécies como sinônimo de diversidade (Gaston, 2000), atribuindo a diferentes espécies um mesmo valor ecológico-evolutivo e conservacionista (Devictor et al., 2010). Entretanto, outras abordagens permitem preservar suas particularidades, distinguindo a importância de diferentes espécies dentro da comunidade e auxiliando na priorização de medidas conservacionistas (Faith, 1992; Petchey & Gaston, 2002; Cianciaruso et al., 2009). O termo “diversidade  $\beta$ ” é aplicado em um sentido amplo a qualquer medida de variação na composição das espécies (Anderson et al., 2011). No sentido mais restrito, é a simples razão entre as diversidades gama e alfa (Jost, 2007; Tuomisto, 2010; Jurasinski & Koch, 2011), que só difere de 1 quando os locais diferem na

composição das espécies. Existe uma ampla gama de medidas que têm como objetivo geral fornecer uma medida da diferença entre os conjuntos presentes em cada local, levando em conta as identidades de todas as espécies. Esta característica torna os estudos de diversidade  $\beta$  complementares às análises da variação da riqueza de espécies, que desconsidera a identidade das espécies. Portanto, em comparação à riqueza de espécies, a análise da diversidade  $\beta$  permite testar diferentes hipóteses sobre os processos que impulsionam a distribuição das espécies e a biodiversidade (Baselga, 2012). No nosso trabalho, buscamos averiguar a conectividade do ambiente subterrâneo considerando as especificidades da fauna existente neste sistema, avaliando a resposta que cada grupo (troglóbios e não troglóbios) separadamente.

Em termos de variação espacial da composição de espécies (diversidade  $\beta$ ), a substituição de espécies se mostra como o principal componente da diversidade  $\beta$  em gradientes ecológicos de larga escala (Ricklefs, 2004). Da mesma forma, a partir de dados provenientes de coletas realizadas em estações distintas (seca e úmida) em cavernas de um mesmo platô em Carajás, foi possível determinar que entre estações também ocorre uma grande substituição de espécies (Ferreira et al., 2015). No entanto, uma faceta igualmente importante, mas potencialmente inconspícua e negligenciada, da análise da diversidade  $\beta$  diz respeito à contribuição de fatores ecológicos em escala local na explicação de padrões de diversidade biológica em uma escala espacial mais ampla (Huston, 1999). Assume-se que sistemas subterrâneos mais “estáveis” do ponto de vista ecológico apresentam menores trocas de espécies ao longo do tempo. Segundo Ferreira (2004), cavidades maiores tendem a apresentar maior estabilidade ambiental (a não ser que o incremento de tamanho seja acompanhado de um incremento no número e tamanho das entradas). Desta forma, aparentemente existe uma relação linear que obedece ao seguinte modelo teórico: quanto maior o tamanho da caverna, maior a estabilidade ambiental, menor a substituição de espécies e maior a estabilidade ecológica (Ferreira et al., 2015).

Entre os diferentes ecossistemas encontrados nos biomas brasileiros, os afloramentos ferruginosos estão entre os menos conhecidos e os mais ameaçados. Este *status* se deve à sua restrita distribuição, associada aos principais depósitos de minério de ferro do país (Jacobi & Carmo, 2008). Além da supressão das cavidades, a mineração promove impactos indiretos contra o ambiente subterrâneo através de alterações no ambiente epígeo. Portanto, quando se pensa em preservação de cavernas, é de suma importância compreender os elementos bióticos e abióticos que integram todo o ambiente cavernícola.

Para entender a conectividade do sistema subterrâneo e com quais outras macrocavidades a caverna em questão se conecta, é recomendada a utilização de espécies troglóbias



como “traçadores biológicos” (presença × ausência) (ICMBio, 2013). Entretanto, para uma constatação mais assertiva, a validação da conectividade poderá ser dada quando a distribuição da espécie em análise se restringir a cavidades localizadas no mesmo compartimento de paisagem, ou seja, mesmo contexto geográfico. Cabe destacar que estudos sobre os padrões de diversidade das comunidades de invertebrados do MSS são inexistentes no Brasil. Porém, a verificação de padrões espaço-temporais possibilita corroborar ou não a manutenção do fluxo gênico de populações que colonizam tais ambientes, favorecendo a conservação de áreas mais abrangentes no contexto das formações ferríferas.

Dessa forma, o objetivo do estudo é avançar na compreensão da distribuição espaço-temporal da fauna subterrânea em uma porção de canga, comparando a composição de grupos de fauna troglóbia e não troglóbia. Para tal, inventariamos a fauna de invertebrados no meio subterrâneo superficial de regiões com rochas ferríferas e avaliamos a riqueza e composição de todas as espécies de invertebrados (troglóbios e não troglóbios). Em seguida, descrevemos a composição das espécies baseada nos componentes espaço-temporais da diversidade  $\beta$  e, por fim, discutimos a conectividade subterrânea entre as comunidades de invertebrados.

Em ambientes MSS esperamos encontrar uma diferença no padrão de distribuição espaço-temporal de invertebrados troglóbios quando comparados aos invertebrados não troglóbios. Considerando a variação de composição da fauna ao longo do tempo e do espaço, esperamos que os invertebrados não troglóbios irão apresentar valores maiores de substituição de espécies do que os invertebrados troglóbios, uma vez que estes últimos são definidos pela restrição ao ambiente subterrâneo, indicando a maior estabilidade local responsável por abrigar as espécies restritas ao ambiente subterrâneo. Além disso, com intuito de verificar a conectividade subterrânea entre as espécies, esperamos que os valores de diversidade  $\beta$  sejam baixos, especialmente para o grupo dos invertebrados troglóbios.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudo**

As áreas selecionadas para o estudo correspondem a áreas de canga da Serra do Sapo, localizadas no município de Conceição do Mato Dentro, estado de Minas Gerais, Brasil, e estão situadas na escarpa leste da Serra do Espinhaço Meridional (SdEM), um orógeno de colisão edificado no Mesoproterozóico composto essencialmente por litologias do Supergrupo Espinhaço, principalmente rochas quartzíticas e, subordinadamente, rochas filíticas, conglomeráticas e vulcânicas de caráter básico e ácido (Almeida-Abreu, 1995). Tal região é cercada por importantes Unidades de Conservação (UC), como o Parque Estadual da Serra do

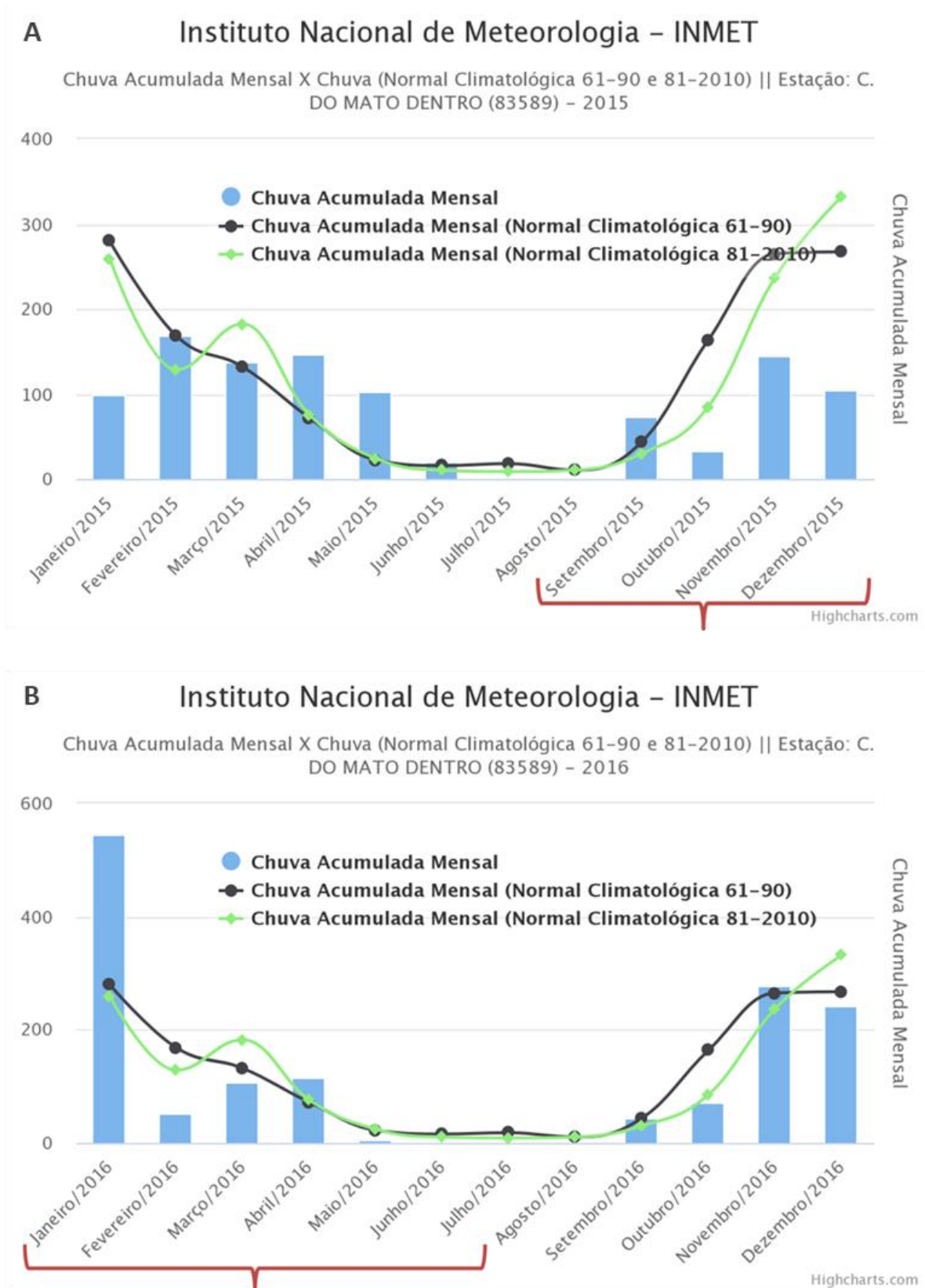
Intendente, Parque Natural Municipal Salão de Pedras e Monumento Natural Municipal Serra da Ferrugem.

A área de estudo está localizada numa região que constitui um ecótono onde ocorre o contato entre dois biomas (Mata Atlântica e Cerrado) e ocorre também refúgios vegetacionais montanos (comunidades relíquias), conforme o Mapa de Vegetação do Brasil (IBGE, 2004).

Na região da borda leste do Espinhaço predominam a Floresta Estacional Semidecidual Montana, ocorrendo também as Savanas Florestada e Gramíneo-lenhosa, assim como os refúgios alto-montanos e montanos. A Floresta Estacional Semidecidual é a fitofisionomia de maior distribuição original do bioma de Mata Atlântica, sendo considerada a fitofisionomia mais devastada do bioma, restando pouco mais de 4% da sua distribuição original (MMA, 2007).

## **2.2 Amostragem dos invertebrados no Meio Subterrâneo Superficial (MSS)**

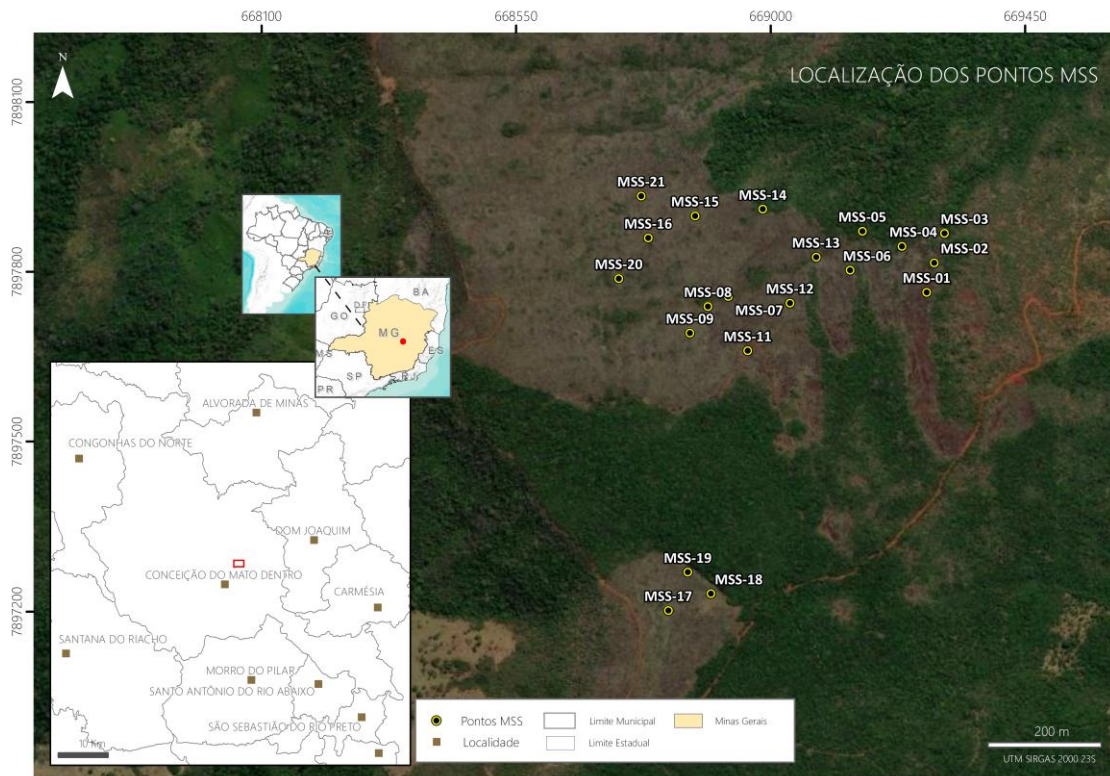
Em uma área de canga ferruginosa de 17,8 hectares, foram determinados 20 pontos de amostragem, com distância média entre eles de  $354,02 \pm 207,7$  m (média  $\pm$  desvio padrão), nos quais foram inseridas armadilhas para a coleta de fauna subterrânea. O monitoramento faunístico nos pontos de amostragem no MSS foi padronizado com 11 campanhas entre os meses de setembro de 2015 a julho de 2016, contemplando as estações seca e úmida dos referidos anos (Figura 3).



**Figura 3.** Precipitação acumulada mensal na estação meteorológica de Conceição do Mato Dentro (MG) nos anos de 2015 (A) e 2016 (B). As chaves vermelhas indicam os meses de amostragem. Fonte: INMET 2021.

Visando compreender a distribuição espaço-temporal da fauna subterrânea em rochas ferríferas e a conectividade do meio local, foram instaladas 20 armadilhas em pontos viáveis, em porções de canga da área de estudo (Figura 4), nos quais foi possível verificar maior porção de rocha e menos solo e vegetação. Para amostrar a fauna presente no ambiente subterrâneo superficial da área de estudo, em canalículos e espaços menores na rocha, foi utilizado o aparato desenvolvido para espaços subterrâneos superficiais/rasos (Lopez e Oromí, 2010), que consiste em um tubo de PVC com furos ao longo da sua superfície, no interior do qual está um recipiente com isca atrativa (um *eppendorf* contendo presunto) e outro, no fundo, com líquido fixador (propilenoglycol) (Figura 5). Foram abertos furos rasos, de aproximadamente 1 m, utilizando uma furadeira portátil, para instalar os aparatos na rocha. Após a instalação, o aparato permaneceu em campo durante todo o período do estudo, sendo que apenas o pote com o líquido conservador foi retirado periodicamente e a isca, substituída. O tempo de vistoria nos aparatos foi mensal e, deste modo, foram obtidas 220 amostras no estudo, sendo uma amostra para cada aparato, ao longo de 11 meses (a primeira campanha contemplou apenas a instalação das armadilhas e não obteve, portanto, amostras para análise).

As amostras coletadas foram transportadas ao laboratório, onde foram triadas com a utilização de um microscópio estereoscópio. Após a triagem, os organismos foram agrupados por morfoespécies e identificados com o uso de chaves dicotômicas (i.e. Brinkurst & Marchese, 1989; Righi, 1984; Krantz & Walter, 2009; Carvalho et al.; Duarte et al.; Grandcolas & Pellens; Grazia et al.; Haas; Melo et al.; Monteiro & Mound; Sperber et al.; Terra & Agudelo; Rafael et al., 2012; Triplehorn & Johnson, 2013; Baccaro et al., 2015; Constantino, 1999; Smithers, 1990; Mahnert & Adis, 2002) e mantidos em álcool 70% para conservação. Os organismos troglomórficos foram identificados ao menor nível taxonômico possível e pareados de acordo com a coleção de referência dos organismos registrados nas cavidades da área (inclusive comparados ao registro prévio de animais troglomórficos em cavernas da área de estudo). Após a identificação os invertebrados foram classificados como troglóbios e não troglóbios.



**Figura 4.** Pontos de amostragem com instalação de armadilhas no meio subterrâneo superficial (MSS).



**Figura 5.** (a) Área de estudo; (b) Perfuratriz executando o furo na rocha (canga); (c) Material testemunho retirado da rocha (canga) com pequenos canálculos; e (d) armadilha sendo instalada.

### 2.3 Análise dos dados

O número de espécies e o número de indivíduos presentes em cada ponto amostral, em cada campanha, foram utilizados para o cálculo dada riqueza de espécies e abundância, determinadas a partir do número de morfoespécies ou indivíduos de invertebrados coletados. Para que a riqueza de espécies não fosse superestimada, a presença de um táxon jovem (sem identificação precisa) foi contabilizada apenas se não ocorreu, no mesmo ponto e na mesma campanha, a presença de adulto com identificação mais precisa.

A princípio, determinamos a riqueza acumulada de todas as amostras para cada mês de amostragem e para cada ponto do MSS ( $n = 20$ ) e a riqueza de cada período amostral (11 eventos em cada ponto;  $n = 220$ ). Além disso, calculamos a frequência relativa de ocorrência para cada espécie como um indicador específico da distribuição espaço-temporal utilizando a porcentagem de unidades de amostragem onde elas estiveram presentes.

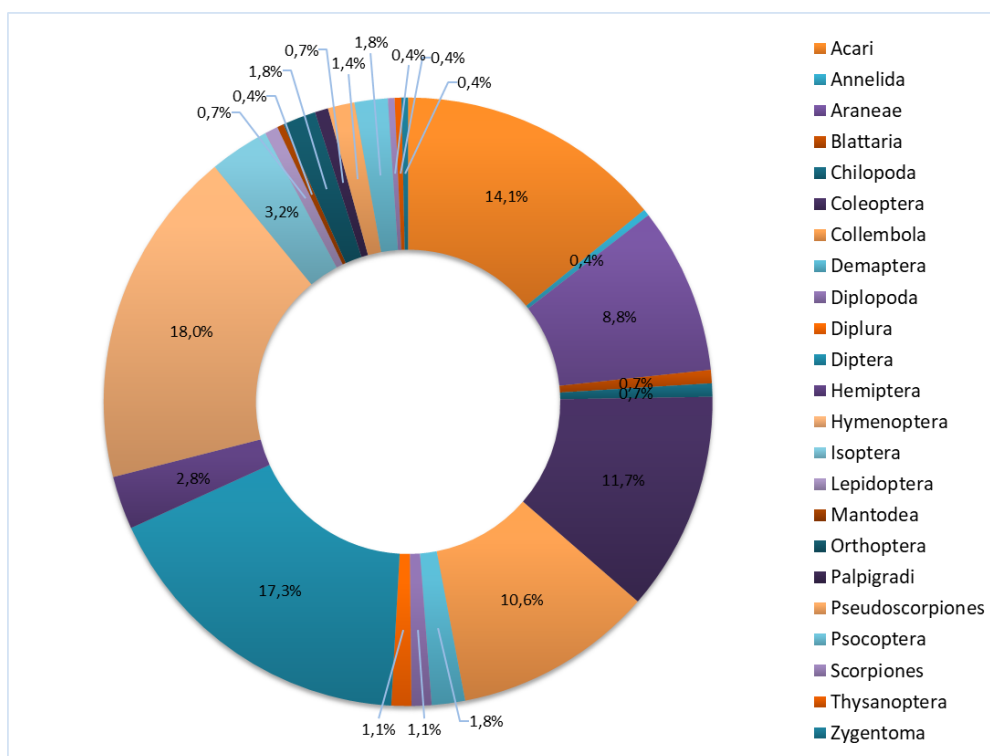
Para determinar a variação da composição das espécies entre os pontos no MSS (espacialmente) e entre os meses de amostragem (temporalmente), utilizamos a dissimilaridade de Sorensen como medida de diversidade  $\beta$  de troglóbios e não troglóbios separadamente, utilizando o pacote R “betapart” (Baselga e Orme, 2012). O coeficiente de dissimilaridade de Sorensen foi escolhido porque dá maior importância às espécies compartilhadas entre amostras (Anderson et al., 2011; Baselga, 2012). A diversidade  $\beta$  espacial representa a dissimilaridade da composição de espécies entre os 20 pontos do MSS, enquanto que a diversidade  $\beta$  temporal representa a variação da composição de espécies de cada ponto amostral ao longo do tempo (11 meses de amostragem). O valor de diversidade  $\beta$  espacial e temporal foi particionado (através da dissimilaridade de Sorensen) em substituição e aninhamento de espécies, tanto para as espécies troglóbias quanto para as não troglóbias, para verificarmos qual é o principal processo (substituição ou aninhamento) direcionando a composição de espécies ao longo do espaço e do tempo (Baselga, 2010, 2012). Ambos os componentes foram calculados para múltiplos locais (espaciais) ou períodos de amostragem (temporais) e contabilizando a dissimilaridade total, utilizando a função beta-multi do pacote “betapart” (Baselga e Orme, 2012). Esta função calcula o valor total da diversidade  $\beta$  espacial e temporal e o particionamento dos seus componentes (substituição ou aninhamento). Estas medidas variam de 0 a 1 (cada amostragem possui um conjunto único de espécies, isto é, a comunidade foi completamente modificada de uma estação para a outra) (Koleff et al., 2003).

Ao final, realizamos uma análise de modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) comparando a variação temporal da composição de espécies entre invertebrados troglóbios e

não troglóbios, utilizando como variáveis resposta a diversidade  $\beta$  temporal (dissimilaridade de Sorensen), além dos valores de substituição e aninhamento por ponto de amostragem (Apêndice I). A identidade dos pontos amostrais foi utilizada como variável aleatória, uma vez que são contabilizados mais de uma vez na análise (troglóbios e não troglóbios) (Bolker et al., 2009). Utilizamos a distribuição de erros gaussiana e avaliamos a sobredispersão dos dados (Crawley, 2013). Definimos o modelo mínimo após a remoção de variáveis não significativas ( $p$ -valor  $> 0,05$ ). Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R versão 4.0.4 (R Core Team, 2021).

### 3. RESULTADOS

O levantamento faunístico realizado nos 20 pontos do MSS, somando-se todas as campanhas de coleta de campo, amostrou um total 22.821 exemplares de invertebrados distribuídos em 283 morfoespécies pertencentes a dois filis: Annelida e Arthropoda (Apêndice II). Após a identificação do material oriundo do campo, verificamos uma fauna diversificada, distribuída em 23 grupos distintos, a saber: Acari, Annelida, Araneae, Blattaria, Chilopoda, Coleoptera, Collembola, Demaptera, Diplopoda, Diplura, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Isoptera, Lepidoptera, Mantodea, Orthoptera, Palpigradi, Pseudoscorpiones, Psocoptera, Scorpiones, Thysanoptera e Zygentoma (Figura 6). Vale destacar que todos os grupos coletados possuem representantes de ocorrência comum ao ambiente epígeo.



**Figura 6.** Composição taxonômica da fauna amostrada no meio subterrâneo superficial (MSS). Grupos da fauna organizados em ordem alfabética, apresentados em sentido horário, a partir do topo do gráfico.

A riqueza média de morfoespécies dos pontos de MSS, considerando-se todos os 11 meses de amostragem, foi de  $51,2 \pm 11,9$  (média  $\pm$  desvio padrão). O ponto MSS-02 foi o mais rico, com 82 táxons, e o ponto com menor riqueza de espécies foi o MSS-09, com 32 morfoespécies.

O filo Annelida foi representado por apenas um táxon, Tubificinae sp. 1, pertencente à família Naididae, coletado em apenas dois pontos (MSS-07 e MSS-11), representando 0,3% das morfoespécies amostradas. O filo Arthropoda distribuiu-se em cinco classes: Arachnida, Chilopoda, Diplopoda, Enthognatha e Insecta. A classe Insecta apresentou a maior riqueza, com 172 spp., correspondendo a 60,7% do total de invertebrados registrados, seguida por Arachnida, com 72 spp. (25,4%), Enthognatha, com 33 spp. (11,6%), Diplopoda, com o registro de três spp. (1%) e, por último, Chilopoda, com duas spp. (0,7%). A classe Insecta compreendeu 172 *taxa* inseridos em 13 ordens. As maiores riquezas foram das ordens Hymenoptera, com 51 spp. (29,6%), Diptera, totalizando 49 spp. (28,4%) e Coleoptera, com 33 spp. (19,1%). Os menores valores foram registrados para Blattaria e Lepidoptera, Zygentoma, com duas spp. cada (1,1%) e Mantodea, Thysanoptera e Zygentoma, com um táxon cada (0,3%). A classe Arachnida foi representada por cinco grupos: Acari, Araneae, Palpigradi, Pseudoscorpiones e Scorpiones. A subclasse Acari apresentou a maior riqueza dentre os aracnídeos, totalizando 40 spp. (55,5%), seguida por Araneae, com 25 spp. (34,7%), Pseudoscorpiones, que somou quatro spp. (5,5%), Palpigradi, com duas spp. (2,7%) e, por fim, Scorpiones, com apenas um táxon (1,3%). A classe Enthognatha foi representada por duas ordens: Collembola e Diplura. A primeira totalizou 30 morfoespécies (90,9%) e a última, três táxons (9,1%).

De todos os grupos amostrados nas porções de canga, quatro apresentaram espécies com características troglomórficas: Araneae, Pseudoscorpiones, Collembola e Coleoptera. Dentre os 283 táxons amostrados, 12 apresentaram caracteres morfológicos típicos de animais exclusivamente subterrâneos, perfazendo 4,2% das espécies consideradas troglomórficas/troglóbias. Dentro da ordem Araneae, uma morfoespécie pertencente à família Caponiidae foi considerada troglomórfica: Caponiidae jovem. O táxon foi amostrado em seis pontos, a saber: MSS-01, MSS-02, MSS-04, MSS-11, MSS-14 e MSS-21. Quanto aos Pseudoscorpiones, um táxon pertencente à família Chthoniidae foi apontado como troglomórfico: *Pseudochthonius* sp. 1 (Figura 7A). Ele foi amostrado em sete pontos da canga: MSS-02, MSS-04, MSS-05, MSS-11, MSS-18, MSS-20 e MSS-21. Em relação ao grupo Collembola, foram amostrados sete táxons com características decorrentes do isolamento subterrâneo: *Trogolaphysa* sp. 2 (Figura 7B) e *Trogolaphysa* sp. 6 (família Entomobryidae), *Folsomina* sp. 2 (família Isotomidae), *Pseudosinella* sp. 1 e *Pseudosinella* sp. 5 (família



Lepidocyrtidae), *Oncopodura* sp. 1 (família Oncopoduridae) e *Tullbergia* sp. 1 (família Tullbergiidae). Tais espécies foram coligidas em 14 pontos da área de estudo, a saber: MSS-01, MSS-02, MSS-03, MSS-04, MSS-05, MSS-06, MSS-11, MSS-12, MSS-14, MSS-15, MSS-18, MSS-19, MSS-20 e MSS-21. Dentre os Coleoptera, três táxons foram apontados como troglomórficos, quais sejam: *Polyphaga* sp. 5, Carabidae sp. 11 e Carabidae sp. 13. Juntos, os coleópteros troglomórficos foram coletados em três pontos (MSS-01, MSS-11 e MSS-21). A Tabela 1 elenca as morfoespécies troglóbias registradas por grupo da fauna e cada ponto de amostragem.

**Tabela 1.** Morfoespécies troglóbias amostradas no MSS

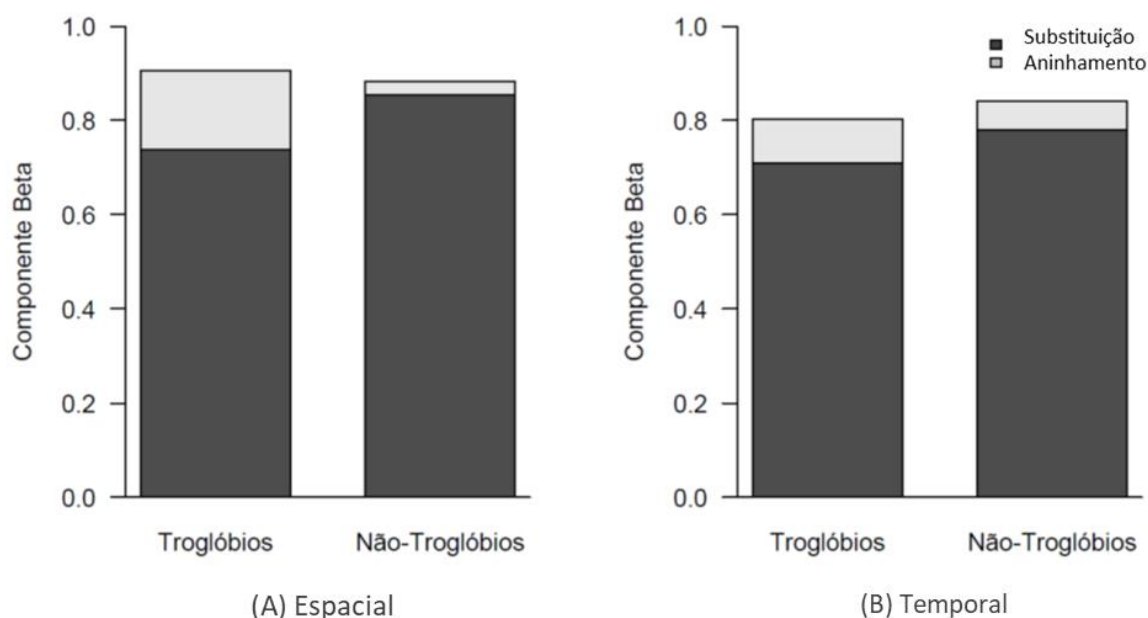
<b>Grupo</b>	<b>Morfoespécie</b>	<b>Pontos MSS</b>
Araneae	Caponiidae jovem	MSS-01, MSS-02, MSS-04, MSS-11, MSS-14 e MSS-21
Pseudoscorpiones	<i>Pseudochthonius</i> sp. 1	MSS-02, MSS-04, MSS-05, MSS-11, MSS-18, MSS-20 e MSS-21
Collembola	<i>Trogolaphysa</i> sp. 2	MSS-02 e MSS-21
	<i>Trogolaphysa</i> sp. 6	MSS-01, MSS-02, MSS-04, MSS-05, MSS-11, MSS-12 e MSS-21
	<i>Folsomina</i> sp. 2	MSS-19
	<i>Pseudosinella</i> sp. 1	MSS-03, MSS-05, MSS-12, MSS-14, MSS-15, MSS-19 e MSS-21
	<i>Pseudosinella</i> sp. 5	MSS-01, MSS-04, MSS-06, MSS-14, MSS-15, MSS-18, MSS-19 e MSS-20
	<i>Oncopodura</i> sp. 1	MSS-02
	<i>Tullbergia</i> sp. 1	MSS-11
Coleoptera	<i>Polyphaga</i> sp. 5	MSS-21
	Carabidae sp. 11	MSS-01 e MSS-11
	Carabidae sp. 13	MSS-21



**Figura 7.** Exemplos de morfoespécies troglóbias amostradas no MSS: (a) Araneae: Caponiidae jovem; (b) Pseudoscorpiones: *Pseudochthonius* sp. 1; Collembola: (c) *Folsomina* sp. 2; (d) *Oncopodura* sp. 1; (e) *Pseudosinella* sp. 1; (f) *Trogolaphysa* sp. 2; (g) *Trogolaphysa* sp. 6; (h) *Pseudosinella* sp. 5; e (i) *Tullbergia* sp. 1.

### 3.1 Variação espaço-temporal da composição das espécies (diversidade $\beta$ )

Há uma elevada dissimilaridade na composição de espécies troglóbias como não troglóbias, tanto entre pontos amostrais (diversidade  $\beta$  espacial) como entre os meses de coleta (diversidade  $\beta$  temporal) (Figura 8). Porém, verificamos que a variação espacial da composição das espécies amostradas no MSS é maior do que a variação temporal, considerando tanto o grupo de espécies troglóbias como não troglóbias (Figura 8). Em ambos os cenários, a substituição de espécies contribui mais para a diversidade  $\beta$  espacial e temporal, tanto para os animais troglóbios quanto para os não troglóbios. No entanto, observamos maiores valores de substituição para o grupo dos animais não troglóbios. Verificamos também uma maior importância do aninhamento para o grupo dos animais troglóbios, especialmente para a diversidade  $\beta$  espacial (Figura 8A).

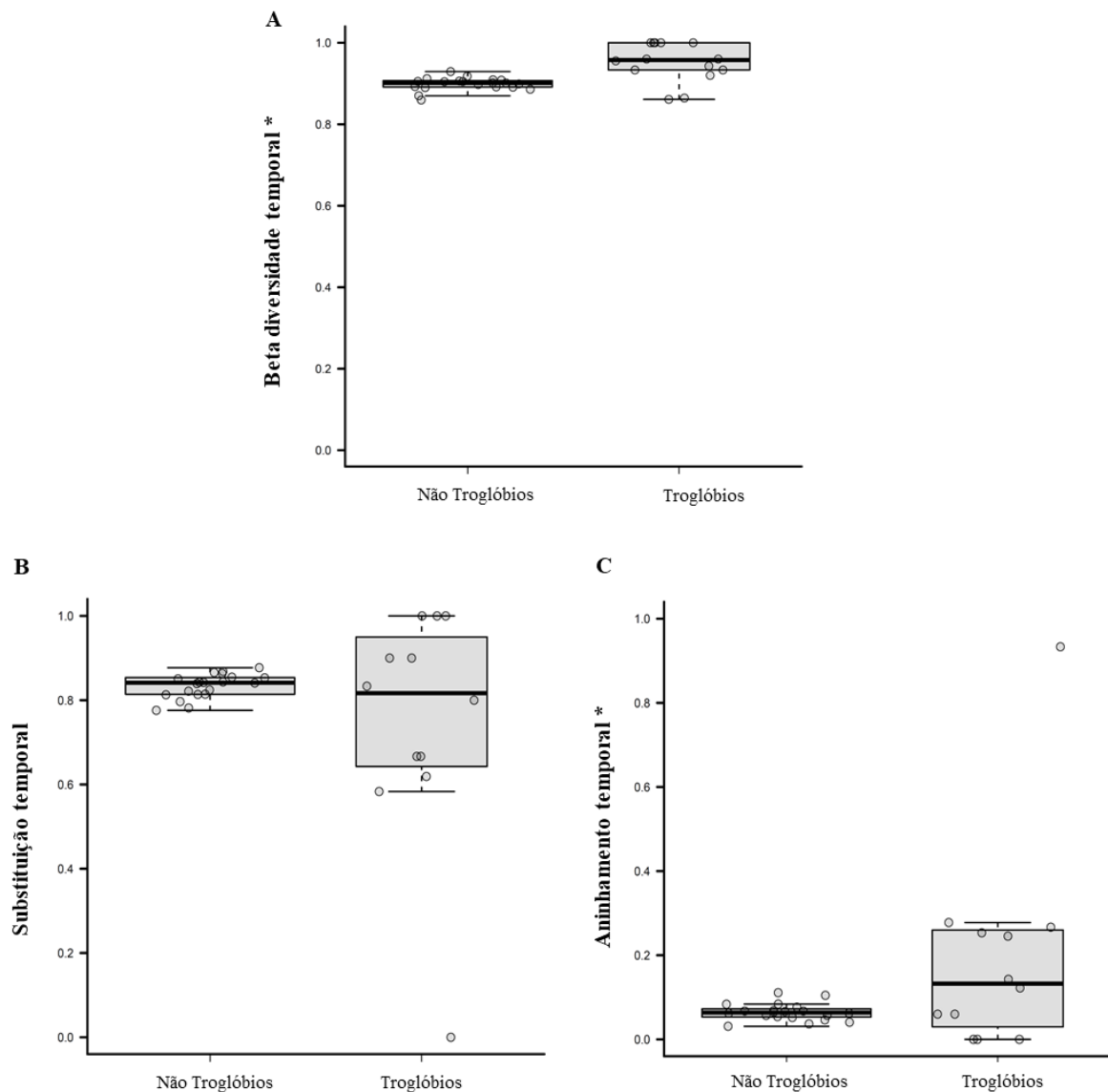


**Figura 8.** Decomposição da diversidade  $\beta$  (dissimilaridade de Sorensen) dos grupos de animais troglóbios e não troglóbios em seus componentes de substituição (barra cinza escura) e aninhamento (barra cinza clara), sendo (A) espacialmente (entre pontos do MSS) e (B) temporalmente (entre os meses de amostragem), em uma área de canga da Serra do Sapo, localizada no município de Conceição do Mato Dentro (Minas Gerais).

### 3.2 Variação temporal (diversidade $\beta$ temporal) de animais troglóbios e não troglóbios

Levando em conta os valores de diversidade  $\beta$  temporal, verificamos que os valores para os animais troglóbios são maiores do que para os não troglóbios ( $\chi^2 = 17,801$ ,  $p < 0,001$ , Figura 9A). Embora a análise que considera a substituição temporal para troglóbios e não troglóbios

não tenha apresentado diferença significativa ( $\chi^2= 2,06$ ,  $p= 0,1513$ , Figura 9B), verificamos que o componente de aninhamento temporal para animais troglóbios é maior do que para os não troglóbios ( $\chi^2= 5,04$ ,  $p= 0,02$ , Figura 9C).



**Figura 9.** GLMMs de diversidade  $\beta$  temporal. (A) diversidade  $\beta$  temporal total (dissimilaridade de Sorensen); (B) componente de substituição de espécies temporal; (C) componente de aninhamento temporal; o asterisco (\*) indica que a diferença entre a composição de troglóbios e não troglóbios é significativa ( $p < 0,05$ ).

#### 4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A amostragem realizada nos 20 pontos do MSS ao longo dos 11 meses de coleta inventariou uma fauna bastante variada, pertencente a diversos grupos de invertebrados. Foram identificadas 12 morfoespécies de animais troglóbios e 271 não troglóbios. É importante comentar que, devido à rigidez desse tipo de ambiente, as relações estabelecidas entre

organismos do meio externo e organismos exclusivamente subterrâneos são extremamente importantes para a manutenção dos processos ecológicos ocorrentes no MSS. Em um estudo relacionado ao resgate de 75 cavernas da região, realizado entre os anos de 2018 a 2021 (ver Carste, 2021), foram registradas 362 morfoespécies de invertebrados. Comparando os resultados do levantamento da fauna de invertebrados no MSS ao estudo de resgate da fauna nas cavidades, a riqueza média das morfoespécies no MSS foi consideravelmente superior à das cavernas, já que a riqueza média obtida com o resgate espeleológico foi de  $13,8 \pm 8,6$  espécies. Ademais, o número de espécies troglomórficas/troglóbias registradas no resgate foi notadamente menor (sete) do que as elencadas no presente estudo (12). Tal resultado é um efeito da complementaridade da amostragem no MSS, que foi responsável por acessar espaços inexplorados pelo ser humano.

Segundo Ferreira (2005), as comunidades associadas a cavernas ferruginosas possuem, como característica marcante, uma dominância de espécies de hábitos intersticiais, que preferem abrigar-se em fendas, espaços sob rochas ou outros espaços intersticiais. Quando micro-habitats (como espaços sob rochas) são investigados, uma grande riqueza de espécies é revelada.

No que diz respeito à composição das espécies no MSS observamos, como esperado, uma diferença no padrão de distribuição espaço-temporal de invertebrados troglóbios quando comparados aos não troglóbios. Como padrão geral, as análises indicam altos valores de diversidade  $\beta$  ao se considerar a variação da composição da fauna ao longo do tempo e do espaço, com maiores valores de substituição para os animais não troglóbios em detrimento dos troglóbios. O estudo dos padrões de biodiversidade no MSS é um desafio (Ledesma et al., 2020). O trabalho de amostragem é difícil e há uma predominância de espécies de baixa prevalência (Jiménez-Valverde et al., 2015; Ledesma et al., 2019). Isto se reflete em uma alta heterogeneidade entre os conjuntos (Růžička e Klimeš, 2005; Giachino e Vailati, 2010; Jiménez-Valverde et al., 2015), o que pode justificar os altos valores de diversidade  $\beta$ , mesmo que para espécies especialistas.

Ao se avaliar os componentes da diversidade  $\beta$ , conforme esperado e já descrito por Soininen et al. (2018) para diversos grupos e ecossistemas, verificou-se que a substituição é o principal componente, quando comparado ao aninhamento, tanto para a diversidade  $\beta$  espacial quanto temporal. Tal resultado pode ser justificado pelo fato de que uma proporção significativa das espécies de artrópodes que são coletadas no MSS são elementos exógenos (Nitzu et al., 2014; Jiménez-Valverde et al., 2015; Mammola et al., 2016; Ledesma et al., 2019), fauna

transitória que habita ocasionalmente no MSS ou que não depende do MSS como o principal habitat para a conclusão de todo o seu ciclo de vida (Ledesma et al., 2020).

Quando buscamos avaliar melhor a composição das espécies ao longo do tempo identificamos que, embora a análise não tenha se apresentado significativa para o componente da substituição, o aninhamento é o componente mais relevante para o conjunto das espécies troglóbias do que para as não troglóbias, o que não era esperado, já que tais animais revelam adaptações específicas ao ambiente subterrâneo, podendo ser considerados especialistas. Outro fator que pode justificar tal composição seria a característica oportunística de tal fauna. Em ambientes extremos como a superfície de canga na alta montanha, os artrópodes devem desenvolver diferentes estratégias para evitar condições ambientais adversas, e a seleção de microhabitats através de movimentos verticais, inclusive indo para o subsolo, é um comportamento adaptativo comum (Dowdy, 1944; May, 1979; Dajoz, 2002). Assim, o MSS surge como um refúgio para a fauna artrópode, permitindo a sobrevivência de muitas espécies e evitando as condições desfavoráveis da superfície. Além do mais, a disponibilidade de nutrientes é outro fator limitante crucial no MSS (Gers, 1992, 1998). A principal forma de entrada de energia no sistema é pela infiltração de água e matéria orgânica ou pelo movimento vertical ativo de animais das camadas mais superficiais (Juberthie e Delay, 1981; Gers, 1998). Assim, a presença de vegetação na superfície pode contribuir com uma quantidade substancial de recursos para o MSS, que podem ter uma influência determinante sobre a biodiversidade padrões no MSS (Rendoš et al., 2016).

Como o MSS é entendido como uma extensão do ambiente cavernícola, quando se discute a preservação de cavidades, deve-se compreender que o MSS também faz parte do ambiente subterrâneo e deve ser incluído nas medidas de conservação. O conceito de cavidade natural subterrânea considera legalmente apenas os espaços subterrâneos acessíveis ao ser humano, embora existam estudos que consideram outros espaços no ambiente hipógeo, incluindo as meso e micro cavidades, acessíveis a muitos animais de tamanho reduzido, em especial invertebrados (Juberthie et al., 1980; Culver e Pipan, 2009; Pipan e Culver, 2012). A existência de tais espaços está diretamente relacionada à litologia de inserção das cavidades, pois quanto mais compacta for a formação rochosa, menor será a capacidade de trânsito dos animais entre as cavernas. Cavidades em litologia ferrífera tendem a apresentar mais canalículos, protocondutos e uma maior porosidade da rocha quando comparada com litologias mais compactas (Piló e Auler 2009). Dito isso, a legislação brasileira, por efeito do art. 2º do Decreto nº 99.556, de 1º de outubro de 1990 e do art. 3º do Decreto Federal nº 6.640, de 7 de novembro de 2008, estabelece a delimitação de uma área de entorno necessária para assegurar

a integridade física e a manutenção do equilíbrio ecológico de cavidades e, sob a forma de um Termo de Referência elaborado pelo CECAV (ICMBio, 2013) expõe diretrizes para se delimitar tais áreas. Dentre os critérios, sugere a utilização de espécies troglóbias como “traçadores biológicos” para compreender a conectividade do sistema subterrâneo e qual a extensão dessa ligação, através do mapeamento da dispersão dessas espécies. Na eventualidade de não existir compartilhamento de espécies troglóbias, conexões físicas evidenciadas entre as cavidades podem atuar nesse quesito.

Nosso trabalho demonstra uma grande heterogeneidade na distribuição dos animais troglóbios no MSS, um sistema totalmente integrado às cavidades. Tal constatação pode questionar a utilização do critério de “traçadores biológicos” como evidência da conectividade do sistema subterrâneo baseado única e exclusivamente na presença de espécies troglóbias em cavernas, mesmo com a esperada conectividade natural do ambiente, considerando as características físicas da rocha. Contudo, mesmo que tenha sido evidenciada uma alta heterogeneidade na composição dessa fauna em um pequeno espaço e tempo, isso, por si só, não quer dizer que haveria ou não evidências de fluxo gênico das espécies, uma vez que os dados testados pertencem exclusivamente ao MSS. Ademais, embora alguns trabalhos tenham discutido que cavernas ferríferas com mais espécies troglóbias apresentam menores valores de substituição de espécies, considerando-as mais ecologicamente “estáveis” (Ferreira et al., 2015), diferentemente do esperado, os valores de diversidade  $\beta$  total no MSS apresentaram-se elevados, tanto para animais troglóbios quanto para não troglóbios. Tal fato reforça a ideia de baixa conectividade entre os pontos amostrais no MSS, mesmo que o ambiente apresente condições favoráveis à evolução e permanência da fauna, uma vez que se tenha assumido tais sistemas como mais “estáveis” do ponto de vista ecológico ao se comparar ao ambiente edáfico. Conforme evidenciado pelo estudo da diversidade no tempo e no espaço, outro fator importante que pode ser discutido é a superficialidade desse sistema, que se apresenta bem próximo à superfície e está sujeito às instabilidades do ambiente externo, como mudança na temperatura e umidade, por exemplo. Tal característica pode justificar a elevada modificação na composição das espécies, uma vez que os animais podem estar utilizando o meio apenas como passagem para adentrar ambientes mais estáveis no interior da rocha.

Consideramos muito importante que a composição das espécies da fauna seja avaliada para se evidenciar a conectividade do sistema subterrâneo, subsidiando a conservação de áreas importantes para manutenção das espécies, principalmente aquelas específicas de tal sistema, como as espécies troglóbias. Estudos de diversidade  $\beta$  são elucidativos no contexto da conservação da biodiversidade e auxiliam na tomada de decisões para a gestão de ambientes

em mudança (Gossner et al., 2016). Além do mais, comparar os padrões de diversidade  $\beta$  em diferentes grupos bióticos, ecossistemas e contextos geográficos tem o potencial de contribuir muito para a compreensão dos fatores por trás da variação espacial na funcionalidade do ecossistema e lançar mais luz sobre como as mudanças ambientais podem afetar a ecologia de comunidades (Graco-Roza et al., 2022).

Em resumo, encontramos altos valores de variação nas composições espaciais e temporais nas comunidades de invertebrados troglóbios e não troglóbios em uma pequena área de canga ferruginosa, e este padrão demonstrou-se dinâmico, muito mais do que o esperado. Além disso, encontramos uma maior estabilidade temporal da composição de espécies troglóbias, em comparação com a fauna não troglóbia, embora a substituição de espécies seja o processo dominante direcionando as mudanças de composição dos invertebrados no MSS. Estes resultados indicam a baixa conectividade do meio subterrâneo baseada na composição das espécies amostradas no MSS, dada a elevada diversidade beta no espaço e no tempo. Basear-se somente no critério de distribuição de espécies troglóbias como evidência de conectividade subterrânea das espécies pode ser entendido como um argumento inconsistente.

Considerando toda a complexidade do ambiente subterrâneo, bem como todos os processos responsáveis pela dinâmica evolutiva e equilíbrio ecológico do meio hipógeo, cabe concluir a indiscutível importância da preservação do MSS para os ecossistemas cavernícolas e do entorno. O nosso trabalho discute uma parcela do meio biótico desse sistema e compreendemos que há muito mais que se conhecer do ambiente subterrâneo. No entanto, percebemos uma grande correlação deste com o ambiente externo, cuja conservação também é imprescindível para a manutenção do equilíbrio do ambiente cavernícola e subterrâneo, como um todo.



## REFERÊNCIAS

- Almeida-Abreu, P. A. 1995. O Supergrupo Espinhaço da Serra do Espinhaço Meridional, Minas Gerais: o rifte, a bacia e o orógeno. *Geonomos*, 3(1): 1–18.
- Anderson, M. J.; Crist, T. O.; Chase, J. M.; Vellend, M.; Inouye, B. D.; Freestone, A. L.; Sanders, N. J.; Cornell, H. V.; Comita, L. S.; Davies, K. F.; Harrison, S. P.; Kraft, N. J. B.; Stegen, J. C. & Swenson, N. G. 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1): 19–28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Andrade, R. & Saback, L. 2015. Levantamento da fauna troglomórfica em meso e micro cavidades no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. In: I Simpósio Brasileiro de Biologia Subterrânea, 2015, Lavras. SBBS – Resumos... Lavras: CEBS.
- Andrade, R. 2007a. Fauna cavernícola da FLONA Carajás, Pará. p. 106. In: II Encontro Brasileiro de Estudos do Carste, São Paulo. Resumos... São Paulo: Redespeleo Brasil.
- Andrade, R. 2007b. Arachnids recorded in caves at Carajas National Forest, Para, Brazil. In: 17th International Congress of Arachnology, São Pedro-SP. Resumos... São Paulo: American Arachnological Society.
- Baccaro, Fabrício B; Feitosa, Rodrigo M.; Fernandez, Fernando; Fernandes, Itanna O. Izzo, Thiago J.; De Souza, Jorge L. P.; Solar, Ricardo. 2015. Guia para os gêneros de formigas do Brasil. Manaus: Editora INPA, 388p.
- Barr, T. C. Jr. 1967. Observations on the ecology of caves. *American Naturalist*, v.101, p.475-491.
- Barr, T. C. Jr. 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evolutionary Biology*, v.2, p. 35-102.
- Bartkowiak, D.; Tschardtke, T. & Weber, F. 1991. Effects of stabilizing selection in the regressive evolution of compound eyes in hypogean carabid beetles. *Mémoires de Biospéologie*, 18: 19–24.
- Baselga, A. & Orme, C. D. L. 2012. Betapart: an R package for the study of beta diversity: Betapart package. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 808–812.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity: partitioning beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134–143.
- Bellés, X. 1991. Survival, opportunism and convenience in the processes of cave colonization by terrestrial faunas. *Oecologia Aquatica*, 10: 325–335.
- Bichuette, M. E.; Simões, L. B.; Von Schimonsky, D. M.; Gallão, J. E. 2015. Effectiveness of quadrat sampling on terrestrial cave fauna survey—a case study in a Neotropical cave. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 37: 345–351. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v37i3.28374>.

- Bini, L. M.; Diniz-Filho, J. A. F. & Hawkins, B. A. 2004. Macroecological explanations for differences in species richness gradients: a canonical analysis of South American birds. *Journal of Biogeography*, 31: 1819–1827.
- Bini, L. M.; Diniz-Filho, J. A. F.; Rangel, T. F. L. V. B.; Bastos, R.P. & Pinto, M. P. 2006. Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions*, 12: 475–482.
- Biota Environmental Sciences Pty Ltd. 2006. Mesa A and Robe Valley Mesas troglobitic fauna survey: subterranean fauna assessment. Robe River Iron Associates, Australia. 64 p.
- Bolker, B. M.; Brooks, M. E.; Clark, C. J.; Geange, S. W.; Poulsen, J. R.; Stevens, M. H. H. & White, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3): 127–135.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Brescovit, A. D.; Ferreira, R. L.; Souza-Silva, M. & Rheims, C. 2012. *Brasilomma* gen. nov., a new prodidomid genus from Brazil (Araneae, Prodidomidae). *Zootaxa*, 3572: 23–32.
- Brinkurst, R. O. & Marchese, M. R. 1989. Guia para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamerica. Santa Fé: Asociación de ciencias naturales del litoral. 207 p.
- Caetano, D. S.; Bená, D. C. & Vanin, S. A. 2013. *Copelatus cessaima* sp. nov. (Coleoptera Dytiscidae Copelatinae) first record of a troglomorphic diving beetle from Brazil. *Zootaxa*, 3710: 226–232.
- Carste Ciência Ambiental. 2021. Projeto Extensão da Mina do Sapo. Resgate de cavernas: Registro cartográfico e fotográfico, resgate de rocha, de sedimentos clásticos e químicos, de invertebrados e quirópteros. Relatório Técnico. Belo Horizonte, MG. 93 p.
- Carvalho, C. J. B. de; Rafael, J. A.; Couri, M. S.; Silva, V. C. Diptera Linnaeus, 1758, p. 701-743. In: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino. 2012. *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. Ribeirão Preto, Holos Editora, 796p.
- Christiansen, K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*, 2: 76–78
- Cianciaruso, M. V.; Silva, I. A. A. & Batalha, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9: 93–103.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series*, 184: 21–29.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS, Version 9.1: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide).
- Constatino, R. 1999. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo*, 40(25): 387-448,
- Crawley, M. J. 2013. *The R book*. Chichester: John Wiley & Sons.

- Culver, D. C. & Pipan T. 2009. The biology of caves and other subterranean habitats. Oxford University Press: Oxford. 254 p.
- Culver, D. C. & Pipan, T. 2010. Climate, abiotic factors, and the evolution of subterranean life. *Acta Carsologica*, 39: 577–586. <https://doi.org/10.3986/ac.v39i3.85>.
- Culver, D. C. 1982. Cave life: evolution and ecology. Harvard University Press, Cambridge. 189 p.
- Dajoz, R. 2002. Les Coléoptères Carabidés Et Ténébrionidés. *Écologie Et Biologie*. Paris: Editions Tec & Doc.
- Dessen, E. M. B.; White, W. B.; Silva, M. S.; Temperini-Beck, M. T. & Trajano, E. 1980. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. *Ciência & Cultura*, 32(6): 714-25.
- Devictor, V.; Mouillot, D.; Meynard, C.; Jiguet, F.; Thuiller, W. & Mouquet, N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13: 1030–1040.
- Dice, L. R. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*, 26(3): 297–302.
- Dowdy, W. W. 1944. The influence of temperature on vertical migration of invertebrates inhabiting different soil types. *Ecology*, 25: 449–460. <https://doi.org/10.2307/1932020>
- Duarte, M.; Marconato, G.; Specht, A.; Casagrande, M. M. *Lepidoptera Linnaeus, 1758*, p. 625-682. In: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino. 2012. *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. Ribeirão Preto, Holos Editora, 796p.
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1-10.
- Ferreira, R. L. & Horta, L. C. S. 2001. Impactos sobre comunidades de invertebrados em cavernas brasileiras. *Revista Brasileira de Biologia*, 61: 7–17.
- Ferreira, R. L. & Martins, R. P. 1999. Trophic Structure and Natural History of Bat Guano Invertebrate Communities with Special Reference to Brazilian Caves. *Tropical Zoology*, 12(2): 231-59.
- Ferreira, R. L. & Pompeu, P. S. 1997. Riqueza e diversidade da fauna associada a depósitos de guano na gruta Taboa, Sete Lagoas, Minas Gerais, Brasil. *O Carste*, 9(2): 30–33.
- Ferreira, R. L. 2005. A vida subterrânea nos campos ferruginosos. *O Carste*, 3(17): 106–115.
- Ferreira, R. L.; Oliveira M. P. A. & Silva, M. S. 2015. Biodiversidade Subterrânea em Geossistemas Ferruginosos. In: Carmo, F. F. & Kamino, L. H. Y. (Org.). *Geossistema Ferruginosos: áreas prioritárias para conservação da diversidade geológica e biológica, patrimônio cultural e serviços ambientais*. Belo Horizonte: 3i Editora. p. 195-231.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220–227.

- Gers, C. 1992. *Ecologie et biologie des arthropodes terrestres du Milieu Souterrain Superficiel: fonctionnement et écologie évolutive*. Thèse d'état, Université Toulouse III, France.
- Gers, C. 1998. Diversity of energy fluxes and interactions between arthropod communities: from Soil to Cave. *Acta Oecologica*, 19: 205–213.
- Gnaspini, P. & Trajano, E. 1994. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. *Revista Brasileira de Entomologia*, 38(3/4): 549–584.
- Gnaspini, P. 1989. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil. Primeira aproximação. *Revista Brasileira de Entomologia*, 33: 183–192.
- Gossner, M. M.; Lewinsohn, T. M.; Kahl, T.; Grassein, F.; Boch, S.; Prati, D.; Birkhofer, K.; Renner, S. C.; Sikorski, J.; Wubet, T.; Arndt, H.; Baumgartner, V.; Blaser, S.; Blüthgen, N.; Börschig, C.; Buscot, F.; Diekötter, T.; Jorge, L. R.; Jung, K.; ... Allan, E. 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540: 266–269. <https://doi.org/10.1038/nature20575>
- Gotelli, N. & Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379–391.
- Graco-Roza, C.; Aarnio, S.; Abrego, N.; Acosta, A. T. R.; Alahuhta, J.; Altman, J.; Angiolini, C.; Aroviita, J.; Attorre, F.; Baastrup-Spohr, L.; Barrera-Alba, J. J.; Belmaker, J.; Biurrun, I.; Bonari, G.; Bruelheide, H.; Burrascano, S.; Carboni, M.; Cardoso, P.; Carvalho, J. C.; ... Soininen, J. 2022. Distance decay 2.0 –A global synthesis of taxonomic and functional turnover in ecological communities. *Global Ecology and Biogeography*, in press, 1–23. <https://doi.org/10.1111/geb.13513>
- Grandcolas, P. & Pellens, R. Blattaria Burmeister, 1829, p. 333-346. In: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino. 2012. *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. Ribeirão Preto, Holos Editora, 796p.
- Grazia, J.; Cavichioli, R.R.; Wolff, V.R.S.; Fernandes, J.A.M. & Takiya, D.M. 2012. Hemiptera, p. 347-406. In: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino. 2012. *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. Ribeirão Preto, Holos Editora, 796p.
- Guimarães, M.M.; Ferreira, R.L. 2014. Morcegos cavernícolas do Brasil: novos registros e desafios para conservação. *Revista Brasileira de Espeleologia*, v.2, n.4, 33p.
- Haas, F. Dermaptera de Geer, 1773, p. 297-305. In: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino. 2012. *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. Ribeirão Preto, Holos Editora, 796p.
- Halse, S. A. & Pearson G. B. 2014. Troglifauna in the vadose zone: comparison of scraping and trapping results and sampling adequacy. *Subterranean Biology*, 13: 17–34. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.13.6991>
- Harrison, S.; Ross, S. J. & Lawton, J. H. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61: 151–158.

- Harvey, M. S.; Berry, O.; Edward, K. L. & Humphreys, G. 2008. Molecular and morphological systematics of hypogean schizomids (Schizomida: Hubbardiidae) in semiarid Australia. *Invertebrate Systematics*, 22: 167–194.
- Harvey, M. S.; Shear, W. A. & Hoch, H. 2000. Onychophora, Arachnida, Myriapods and Insecta. In: Wilkens, H.; Culver, D. C. & Humphreys, W. F. (eds.). *Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems* Elsevier, Amsterdam. p. 79–94.
- Hoch, H. & Ferreira, R. L. 2012. *Ferricixius davidi* gen. n., sp. n. – the first cavernicolous planthopper from Brazil (Hemiptera, Fulgoromorpha, Cixiidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 59: 201–206.
- Hsieh, T. C.; Ma, K. H. & Chao, A. 2016. iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12): 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041210X.12613>
- Huston, M. A. 1999. Local Processes and Regional Patterns: Appropriate Scales for Understanding Variation in the Diversity of Plants and Animals. *Oikos*, 86: 393–401. <https://doi.org/10.2307/3546645>
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Mapa de Biomas do Brasil. Primeira Aproximação. Escala 1:5.000.000. Rio de Janeiro: IBGE. Disponível em: <http://www.terrabrasil.org.br/ecotecadigital/index.php/estantes/mapas/563-mapa-de-biomas-do-brasil>.
- ICMBIO - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. 2013. Área de Influência Sobre o Patrimônio Espeleológico: Orientações Básicas à Realização de Estudos Espeleológicos Relatório Final. Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas. Brasília, Brasil.
- Jacobi, C. M. & Carmo, F. F. 2008. The contribution of ironstone outcrops to plant diversity in the Iron Quadrangle, a threatened Brazilian landscape. *AMBIO*, 37(4): 324–326.
- Jiménez-Valverde, A.; Gilgado, J. D.; Sendra, A.; Pérez Suárez, G.; Herrero Borgonón, J. J. & Ortuño, V. M. 2015. Exceptional invertebrate diversity in a scree slope in Eastern Spain. *Journal of Insect Conservation*, 19: 713–728. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9794-1>
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88: 2427–2439.
- Juberthie C.; Delay, B. & Bouillon, M. 1980. Extension du milieu souterrain en zone non-calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les coleopteres troglobies. *Mémoires de Biopéologie*, 7: 19–52.
- Juberthie, C. & Delay, B. 1981. Ecological and biological implications of the existence of a “Superficial Underground Compartment” Proc. 8th Int. Congr. Speleol. 1. p. 203–209.
- Jurasinski, G. & Koch, M. 2011. Commentary: do we have a consistent terminology for species diversity? We are on the way. *Oecologia*, 167: 893–902.
- Koleff, P.; Gaston, K. J. & Lennon, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72: 367–382.

Krantz, G. W. & Walter, D. E. (eds.) 2009. A manual of acarology (3rd ed.). Lubbock, TX: Texas Tech U.

Krebs, C. J. 1999. Ecological Methodology. Menlo Park: Addison Wesley Educational Publishers.

Krebs, J. R.; Davies, N. B.; Ramalho, M. & Machado, C. P. 1996. Introdução à ecologia comportamental. Rio de Janeiro: Atheneu Editora.

Ledesma, E.; Jiménez-Valverde, A.; Baquero, E.; Jordana, R.; de Castro, A. & Ortuño, V. M. 2020. Arthropod biodiversity patterns point to the Mesovoid Shallow Substratum (MSS) as a climate refugium. *Zoology*, 141: 125771. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2020.125771>

Ledesma, E.; Jiménez-Valverde, A.; de Castro, A. & Ortuño, V. M. 2019. The study of hidden habitats sheds light on poorly known taxa: spiders of the Mesovoid Shallow Substratum. *ZooKeys*, 841: 39–59. <https://doi.org/10.3897/zookeys.841.33271>

Lomolino, M. V. 2004. Conservation biogeography. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

Lopez, H. & Oromí, P. 2010. A pitfall trap for sampling the mesovoid shallow substratum (MSS) fauna. *Speleobiology Notes*, 2: 7–11.

Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford, Blackwell Science, 256 p.

Mahnert, V.; Adis, J., 2002, Pseudoscorpiones. 2002, In: ADIS, J (ed.) Amazonian Arachnida and Myriapoda.- Identification keys to all classes, orders, families, some genera, and lists of known terrestrial species. Sofia: Pensoft. pp. 367-380.

Mammola, S.; Giachino, P. M.; Piano, E.; Jones, A.; Barberis, M.; Badino, G. & Isaia, M. 2016. Ecology and sampling techniques of an understudied subterranean habitat: the Milieu Souterrain Superficiel (MSS). *Science of Nature*, 103: 88. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1413-9>

May, M. L. 1979. Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology*, 24: 313–349.

Melo, G. A. R.; Aguiar, A. P.; Garcete-Barrett, B. Hymenoptera Linnaeus, 1758, p. 553-612. In: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino. 2012. Insetos do Brasil:

MMA - Ministério do Meio Ambiente. 2007. Mapa de Cobertura Vegetal dos Biomas Brasileiros. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/portallbio>.

Monteiro, R. C. & Mound, L. A. Thysanoptera Haliday, 1836. p. 407-422. In: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino. 2012. Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia. Ribeirão Preto, Holos Editora, 796p.

Morrone, J. J. 2011. América do Sul e Geografia da Vida: Comparação de Algumas Propostas de Regionalização. In: Carvalho, C. J. B. & Almeida, E. A. B. (eds.). Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos. São Paulo: Editora Roca.

- Moser, D.; Dullinger, S.; Englisch, T.; Niklfeld, H.; Plutzer, C.; Sauberer, N.; Zechmeister, H. G. & Grabherr, G. 2005. Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps. *Journal of Biogeography*, 32: 1117–1127.
- Nitzu, E.; Nae, A.; Băncilă, R.; Popa, I.; Giurginca, A. & Plăiașu, R. 2014. Scree habitats: ecological function, species conservation and spatial-temporal variation in the arthropod community. *Systematics and Biodiversity*, 12: 65–75.  
<https://doi.org/10.1080/14772000.2013.878766>
- Pellegrini, T. G. & Ferreira, R. L. 2011. *Coarazuphium tapiaguassu* (Coleoptera: Carabidae: Zuphiini), a new Brazilian troglobitic beetle, with ultrastructural analysis and ecological considerations. *Zootaxa*, 3116: 47–58.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and 860 community composition. *Ecology Letters*, 5: 402–411.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, 100: 33–46.
- Piló, L. B.; Coelho, A. & Reino, J. C. R. Geoespeleologia em rochas ferríferas: cenário atual e conservação. In: Carmo, F. F. & Kamino, L. H. Y. (org.). *Geossistema Ferruginosos: áreas prioritárias para conservação da diversidade geológica e biológica, patrimônio cultural e serviços ambientais*. Belo Horizonte: 3i Editora, 2015. p. 125–148.
- Piló, L.B. & Auler, A. S. 2009. Geoespeleologia das cavernas em rochas ferríferas da região de Carajás, PA. In: *Congresso Brasileiro De Espeleologia*, 30, Montes Claros. *Anais. Montes Claros: SBE*, p.181-186.
- Pinto-da-Rocha, R. 1995. Sinopse da Fauna Cavernícola do Brasil (1907–1994). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 39(6): 61–173.
- Pipan, T. & Culver, D. C. 2012. Convergence and divergence in the subterranean realm: a reassessment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107: 1–14.
- Polak, S. 2012. Vertical migration of the subterranean beetles as a respond to annual temperature fluctuations. In: Kováč, L.; Uhrin, M.; Mock, A. & Luptáčík, P. *Abstract book of the 21th International Conference on Subterranean Biology*. Košice. p. 92.
- Poulson, T. L. & White, W. B. 1969. The cave environment. *Science*, 165(3897): 971– 980.
- R Core Team 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Racovitza, E. G. 2004. Essai sur les problèmes biospéologiques. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 6: 371-488, 1907. [Edición Facsímil. In: Bellés, X, (ed.). *Assaig sobre els problemes bioespeleològics*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona].
- Reddell, J. R. 2012. Spiders and related groups. In: White, W. B. & Culver, D. C. (eds.). *Encyclopedia of Caves*. Elsevier, Waltham, MA: Elsevier. p. 786–797.
- Rendoš, M.; Raschmanová, N.; Kováč, L.; Miklisová, D.; Mock, A. & Luptáčík, P. 2016. Organic carbon content and temperature as substantial factors affecting diversity and vertical

distribution of Collembola on forested scree slopes. *European Journal of Soil Biology*, 75: 180–187. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.06.001>.

Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 1–15. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x>

Righi, G. 1984. Manual de identificação de invertebrados límnicos do Brasil. CNPq/Coordenação Editorial. 48 p.

Shamir, R. R.; Duchin, Y.; Kim, J.; Sapiro, G. & Harel, N. 2019. Continuous dice coefficient: a method for evaluating probabilistic segmentations. arXiv preprint arXiv:1906.11031

Sharratt, N.; Picker, M. D. & Samways, M. J. 2000. The invertebrate fauna of the sandstone caves of the Cape Peninsula (South Africa): patterns of endemism and conservation priorities. *Biodiversity and Conservation*, 9: 107–143.

Shuster, D. L.; Farley, K. A.; Vasconcelos, P. M.; Balco, G.; Monteiro, H. S.; Waltenberg, K. & Stone, J. O. 2012. Cosmogenic <sup>3</sup>He in hematite and goethite from Brazilian “canga” duricrust demonstrates the extreme stability of these surfaces. *Earth Planetary Science Letters*, 329(330): 41–50.

Silva, M. S; Martins, R. P. & Ferreira, R. L. 2011. Cave lithology determining the structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Biodiversity and Conservation*, 20(8): 1713–1729.

Sket, B. 2008. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal Natural History*, v.42, p.1549-1563.

Smith, G. B.; Eberhard, E. M.; Perina, G. & Finston, T. 2012. New species of short range endemic troglobitic silverfish (*Zygentoma*: Nicoletiidae) from subterranean habitats in Western Australia’s semi-arid Pilbara region. *Records of the Western Australia Museum*, 27: 101–116.

Smithers, C. N. 1990. Keys to the Families and Genera of Psocoptera (Arthropoda: Insecta). *Technical Reports of the Australian Museum*, 2, 1–82.

Soares, G.; Andrade, R. & Perroni, G. 2016. Troglomorphic fauna sampling methods in canga formations, Minas Gerais State, Brazil. In: 23rd International Conference on Subterranean Biology, 2016, Fayetteville. ICSB-Abstracts. Fayetteville: University of Arkansas. p. 96.

Soininen, J.; Heino, J. & Wang, J. 2018. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 96–109.

Sørensen, T. J. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. København, I kommission hos E. Munksgaard

Souza-Silva, M.; Martins, R. P. & Ferreira, R. L. 2011. Cave lithology determining the structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Biodiversity and Conservation*, 20: 1713–1729.



- Sperber, C. F.; Mews, C. M.; Lhano, M.G.; Chamorro, J.; Mesa, A. Orthoptera Olivier, 1791, p. 271-287. In: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino. 2012. Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia. Ribeirão Preto, Holos Editora, 796p.
- Terra, P.S.; Agudelo, A. A. Mantodea Burmeister, 1838, p. 323-331. In: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino. 2012. Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia. Ribeirão Preto, Holos Editora, 796p.
- Thinès, G.; Tercafs, R. 1972. Atlas de la vie souterraine. Bruxelles, Albert de Visscher Ed.
- Trajano E. & Carvalho M. R. 2017. Towards a biologically meaningful classification of subterranean organisms: a critical analysis of the Schiner-Racovitza system from a historical perspective, difficulties of its application and implications for conservation. *Subterranean Biology*, 22: 1–26. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.22.9759>
- Trajano, E. & Gnaspini, P. 1991. Notes on the food webs in caves from southeastern Brazil. *Serie documents - Laboratoire souterrain du C.N.R.S*, 18: 75–79.
- Trajano, E. 1987. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. *Revista Brasileira de Zoologia*, 3(8): 533–561.
- Trajano, E. 2000. Cave Faunas in the Atlantic Tropical Rain Forest: Composition, Ecology, and Conservation. *Biotropica*, 32(4): 882–893.
- Trajano, E. 2012. Ecological classification of subterranean organisms. In: White, W. B. & Culver, D. C. (eds.). *Encyclopedia of Caves*. Waltham, MA: Elsevier. p. 275–277.
- Trajano, E.; Bichuette, M. E. 2006. *Biologia subterrânea: introdução*. São Paulo: Redespeleo Brasil.
- Triplehorn, Charles A.; Johnson, Normam F. 2013. Ordem Coleoptera: Besouros. In: (org). *Estudo dos Insetos*. 1 reimpr da 1 ed. São Paulo: Cengage Learning, p. 367-469.
- Triplehorn, Charles A.; Johnson, Normam F. 2013. Ordem Psocoptera: Psocídeos. In: (org). *Estudo dos Insetos*. 1 reimpr da 1 ed. São Paulo: Cengage Learning, p. 343-357.
- Triplehorn, Charles A.; Johnson, Normam F. 2013. Ordem Hemiptera: percevejos, cigarras, cercopídeos, psilídeos, moscas-brancas, pulgões e cochonilhas. In: (org). *Estudo dos Insetos*. 1 reimpr da 1 ed. São Paulo: Cengage Learning. p. 270-334.
- Triplehorn, Charles A.; Johnson, Normam F. 2013. Os Hexápodes Entognatos: Protura, Collembola e Diplura. In: (org). *Estudo dos Insetos*. 1 reimpr da 1 ed. São Paulo: Cengage Learning. p. 170-177.
- Tuomisto, H. 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33: 2–22.
- Vandel, A. 1964. *Biospéologie*. Paris: Gauthier-Villars.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279–338.

- Whittaker, R. J.; Araújo, M. B.; Paul, J.; Ladle, R. J.; Watson, J. E. M. & Willis, K. J. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11: 3–23.
- Wiens, J. J. 2011. The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “Ecological Limits”. *The Quarterly Review of Biology*, 86: 75–96.
- Wiens, J. J.; Graham, C. H.; Moen, D. S.; Smith, S. A. & Reeder, T. W. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, 168: 579–596.
- Willig, M. R.; Kaufman, D. M. & Stevens, R. D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 273–309.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice-Hall.

**APÊNDICE I - VARIÁVEIS RESPOSTA PARA AS ANÁLISES DE MODELOS  
LINEARES GENERALIZADOS MISTOS (GLMMS).**

<b>Grupo</b>	<b>Ponto</b>	<b>Riqueza</b>	<b>Diversidade Beta (Sorensen)</b>	<b>Substituição</b>	<b>Aninhamento</b>
<b>Troglobios</b>	MSS-01	4	0,96	0,9	0,06
<b>Troglobios</b>	MSS-02	5	0,864407	0,6190476	0,245359
<b>Troglobios</b>	MSS-03	1	1	NA	NA
<b>Troglobios</b>	MSS-04	4	0,96	0,9	0,06
<b>Troglobios</b>	MSS-05	3	0,861111	0,5833333	0,277778
<b>Troglobios</b>	MSS-06	1	1	NA	NA
<b>Troglobios</b>	MSS-07	0	NA	NA	NA
<b>Troglobios</b>	MSS-08	0	NA	NA	NA
<b>Troglobios</b>	MSS-09	0	NA	NA	NA
<b>Troglobios</b>	MSS-11	5	0,942857	0,8	0,142857
<b>Troglobios</b>	MSS-12	2	1	1	0
<b>Troglobios</b>	MSS-13	0	NA	NA	NA
<b>Troglobios</b>	MSS-14	3	1	1	0
<b>Troglobios</b>	MSS-15	2	0,933333	0	0,933333
<b>Troglobios</b>	MSS-16	0	NA	NA	NA
<b>Troglobios</b>	MSS-17	0	NA	NA	NA
<b>Troglobios</b>	MSS-18	2	1	1	0
<b>Troglobios</b>	MSS-19	3	0,92	0,6666667	0,253333
<b>Troglobios</b>	MSS-20	2	0,933333	0,6666667	0,266667
<b>Troglobios</b>	MSS-21	7	0,955556	0,8333333	0,122222
<b>Não Troglobios</b>	MSS-01	54	0,885845	0,8546512	0,031194
<b>Não Troglobios</b>	MSS-02	77	0,901724	0,8394366	0,062288
<b>Não Troglobios</b>	MSS-03	42	0,929293	0,877193	0,0521
<b>Não Troglobios</b>	MSS-04	54	0,90511	0,8682432	0,036866
<b>Não Troglobios</b>	MSS-05	54	0,908235	0,8408163	0,067419
<b>Não Troglobios</b>	MSS-06	34	0,904762	0,8505747	0,054187
<b>Não Troglobios</b>	MSS-07	43	0,912121	0,8657407	0,04638
<b>Não Troglobios</b>	MSS-08	59	0,890985	0,8142857	0,0767
<b>Não Troglobios</b>	MSS-09	32	0,859589	0,7759563	0,083633
<b>Não Troglobios</b>	MSS-11	52	0,906024	0,8433735	0,062651
<b>Não Troglobios</b>	MSS-12	42	0,918033	0,8529412	0,065092
<b>Não Troglobios</b>	MSS-13	48	0,889976	0,8214286	0,068547
<b>Não Troglobios</b>	MSS-14	45	0,87	0,8129496	0,05705
<b>Não Troglobios</b>	MSS-15	51	0,892601	0,7815534	0,111048
<b>Não Troglobios</b>	MSS-16	53	0,899103	0,8421053	0,056998
<b>Não Troglobios</b>	MSS-17	34	0,909091	0,8428571	0,066234
<b>Não Troglobios</b>	MSS-18	62	0,901409	0,7966805	0,104728
<b>Não Troglobios</b>	MSS-19	53	0,904412	0,8636364	0,040775
<b>Não Troglobios</b>	MSS-20	37	0,897611	0,8136646	0,083946
<b>Não Troglobios</b>	MSS-21	52	0,891765	0,8244275	0,067337

## APÊNDICE II - LISTA DE FAUNA INVENTARIADA NO MSS

TÁXON	MSS-01	MSS-02	MSS-03	MSS-04	MSS-05	MSS-06	MSS-07	MSS-08	MSS-09	MSS-11
<b>Annelida</b>										
Clitellata										
Tubificinae sp. 1							11			12
<b>Arthropoda</b>										
Arachnida										
<b>Araneae</b>										
<i>Anapistula</i> sp. 1										
Araneidae Jovem		1								
Caponiidae Jovem	2	2		1						1
Corinnidae Jovem	1	1			2		1	2		
Ctenidae Jovem										
Gnaphosidae Jovem				3						
Gnaphosidae sp. 1	2	2		1		1	2			
Gnaphosidae sp. 2		1								
Linyphiidae Jovem	1				1			3		1
Lycosidae Jovem								1		
Microstigmatidae Jovem										
			1							
Nesticidae Jovem										
								3		1
Nesticidae sp. 1										
			1							
Ninetinae sp. 1										
		2								
Oonopidae Jovem										
	1									
Oonopidae sp. 1										
Pholcidae Jovem										
		1					1			
Pholcidae sp. 1										
		1								
<i>Pseudotyphistes</i> sp. 1										
		1	1							
Salticidae Jovem										
		1		1	1			1		
Salticidae sp. 1										
		1			2			1		2
Scytodes sp. 1										
	1				1					
Theraphosidae Jovem										
	1									
Theridiidae Jovem										
	1	1					1			
Theridiidae sp. 1										
			1							
<b>Palpigradi</b>										
<i>Eukoenia</i> sp. 1										
			5					1		1
Eukoeniidae Jovem										
	1		2							
<b>Pseudoscorpiones</b>										
Neobisioidea Jovem										
Olpiidae Jovem										
		2	1	1	1		1	1		2
<i>Pachyolpium</i> sp. 1										
		2		1	1	2		2		
<i>Pseudochthonius</i> sp. 1										
		6		2	6					2
<b>Scorpiones</b>										
<i>Thestylus</i> Jovem										
<b>Acari</b>										
Acari sp.										
	327	121	2	619	155	711	208	225	119	
Mesostigmata sp. 1										
	1	127	1		1	100				2
Laelapidae sp. 1										
Macrochelidae sp. 1										
Monogynaspida sp. 1										
		7			26					
Oplitidae sp. 1										
		7								
<i>Oplitis apicalis</i>										



TÁXON	MSS-01	MSS-02	MSS-03	MSS-04	MSS-05	MSS-06	MSS-07	MSS-08	MSS-09	MSS-11
Entomobryidae sp. 10										1
Entomobryidae sp. 11										1
Entomobryidae sp. 6					1					
Entomobryidae sp. 7	8	65	6	60	16	30	55	62	16	81
<i>Folsomina</i> sp. 2										
Gen.nov.2 ca. <i>Gisinurus</i> sp. 1										
Isotomidae sp. 1		1	2	1	33	7		3	1	
Isotomidae sp. 2	8	15	5	29	122	11		65	1	
<i>Megalothorax minimus</i>		5	5	3	1		1	1		1
<i>Oncopodura hyleana</i>										
<i>Oncopodura</i> sp. 1		1								
Paronellinae sp. 2				1						
Paronellinae sp. 7						1				
Poduridae sp. 1		3								
Proisotoma sp. 2										
<i>Pseudosinella</i> sp. 1			2		6					
<i>Pseudosinella</i> sp. 5	1			1		1				
Seiridae sp. 1										
Sminthuridae sp. 3		2		43	5	2	3	2		2
Sminthuridae sp. 7	1				4			2		
<i>Trogolaphysa</i> sp. 2		3								
<i>Trogolaphysa</i> sp. 6	1	10		2	1					1
<i>Tullbergia</i> sp. 1										1
<b>Diplura</b>										
Japygidae sp. 1										
Projapygidae Jovem									33	6
Projapygidae sp. 10										
<b>Insecta</b>										
<b>Blattaria</b>										
Blattellidae Jovem										
Blattidae Jovem		1								
<b>Coleoptera</b>										
Carabidae Jovem										
Coleoptera Jovem					1	1	13		1	
Elateridae Jovem			1							
Elmidae Jovem										
Ptiliidae sp.	1									
Scirtidae Jovem							1			
Staphylinidae Jovem		3								
Staphylinidae sp. 13										
Carabidae sp. 11	1	2	8	1				2	257	64
Carabidae sp. 13										
Carabidae sp. 8	2									
Chrysomelidae sp. 8					1					
Histeridae sp. 4										
Mycteridae sp. 1		1								
Phalacridae sp. 1										
<i>Polyphaga</i> Jovem										
<i>Polyphaga</i> sp. 2										
<i>Polyphaga</i> sp. 5										
Ptiliidae sp. 1										
Scarabaeidae sp. 3			1							

TÁXON	MSS-01	MSS-02	MSS-03	MSS-04	MSS-05	MSS-06	MSS-07	MSS-08	MSS-09	MSS-11
Scydmaenidae sp. 1					1		1			
Scydmaenidae sp. 7										
Staphylinidae sp. 1	11	9		1		1	15	1	2	4
Staphylinidae sp. 12				1						
Staphylinidae sp. 13		3						3	1	
Staphylinidae sp. 18				1				1		
Staphylinidae sp. 26		1		1	2					
Staphylinidae sp. 27		6								
Staphylinidae sp. 28		8								
Staphylinidae sp. 29		1								
Staphylinidae sp. 32				1						
Staphylinidae sp. 35					1	1			1	
Staphylinidae sp. 8				1	1					
<b>Dermaptera</b>										
Anisobididae Jovem						1				
Anisobididae sp. 1			2							
Dermaptera Jovem							1			
Labiduridae sp. 1					1			1		
Pygidicranidae Jovem									1	
<b>Diptera</b>										
Cecidomyiidae sp. 10				25			1			
Ceratopogonidae Jovem	53	16	1	8		1	6	13		3
Ceratopogonidae sp.								1		
Ceratopogonidae sp. 10	84	1		8						
Ceratopogonidae sp. 2				3						
Ceratopogonidae sp. 4	3	11		1						
Ceratopogonidae sp. 6		2						1		
Ceratopogonidae sp. 7				6			2			
Ceratopogonidae sp. 8				1						
Chironomidae Jovem	54	2	28	1			5	1		
Chironomidae sp. 13								3		
Chironomidae sp. 14		1		1	2					
Chironomidae sp. 4						1				
Chironomidae sp. 5	13	6		5				4		
Chloropidae sp. 5	1									
Diptera Jovem	10	29	1		1	1	20	39	1	1
Drosophilidae sp. 11										
Drosophilidae sp. 12			1							
Empididae sp. 3	1									
Keroplastidae sp. 3										
Keroplastidae sp. 4										
Muscidae Jovem	1	4	46		1		5		1	1
Mycetophilidae sp. 1										
Mycetophilidae sp. 5										
Phoridae Jovem	5	12	5	1	2	22		10	8	7
Phoridae sp. 10	119	64	88	49	36	21	44	44	47	58
Phoridae sp. 11	9	51	2	9	38	37	50	16	50	7
Phoridae sp. 13										
Phoridae sp. 14						1			1	29

TÁXON	MSS-01	MSS-02	MSS-03	MSS-04	MSS-05	MSS-06	MSS-07	MSS-08	MSS-09	MSS-11
Phoridae sp. 15	9	16	10	2	6	4	5	14	1	39
Phoridae sp. 16		6								
Phoridae sp. 17										
Phoridae sp. 2										
Phoridae sp. 5		4								
Phoridae sp. 6	19	42	55	12	8		6		45	38
Phoridae sp. 9	1									
Psychodidae Jovem		1			4					
Psychodidae sp. 2				4						
Sarcophagidae Jovem										
Sarcophagidae sp. 1		1						1		
Sarcophagidae sp. 3									1	
Sciaridae Jovem										
Sciaridae sp. 3	27	34		12			1	3		29
Sciaridae sp. 5					4					
Sciaridae sp. 6								1		
Sciaridae sp. 8										
Sphaeroceridae sp. 1		1								29
<b>Hemiptera</b>										
Heteroptera										
Miridae sp. 1	1		1				2			
Pentatomidae sp. 1										
Rhyparochromidae Jovem	1									
Schizopteridae sp. 1							1			
Homoptera										
Cercopidae Jovem			1							
Cicadellidae sp. 6										
Cixiidae Jovem					1					
Sternorrhyncha										
Sternorrhyncha sp.										
<b>Hymenoptera</b>										
<i>Acromyrmex</i> sp. 1			1	1				6		2
<i>Anochetus</i> sp. 1										
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	84			1	2	2	1		7	2
<i>Camponotus</i> sp. 1	1									
<i>Camponotus</i> sp. 3										
<i>Camponotus</i> sp. 4	9			8		1	7	1		2
<i>Camponotus</i> sp. 5										1
<i>Cephalotes</i> sp. 2		88		9	4	54	1	159	16	1
Ceraphronidae sp. 2										
<i>Crematogaster</i> sp. 2	28	73	31	20	40	62		77	32	13
<i>Cyphomyrmex</i> sp. 1		1								
Diapriidae sp. 3	1									
Diapriidae sp. 5										
<i>Dolichoderus</i> sp. 2								1		
<i>Ectatomma</i> sp. 1										
Encyrtidae sp. 1										
Eucolinae sp. 1		3								
Eulophidae sp. 3										
Formicidae Jovem	2									
Formicidae sp.				1						
Formicinae sp. 1				1						







TÁXON	MSS-12	MSS-13	MSS-14	MSS-15	MSS-16	MSS-17	MSS-18	MSS-19	MSS-20	MSS-21
<i>Thestylus Jovem</i>	1									
<b>Acari</b>										
Acari sp.	262	230	133	213	160	38	203	111	175	
Mesostigmata sp. 1	81	77		17		8	4	8		17
Laelapidae sp. 1		100						24	2	
Macrochelidae sp. 1									2	
Monogynaspida sp. 1								27		2
Oplitidae sp. 1										
<i>Oplitis apicalis</i>								24		
<i>Protogamasellopsis</i> sp. 1							7			1
Rhodacaridae sp. 1							7			
<i>Archegozetes</i> sp. 1	3	8			1	30	2	27		30
Astigmata sp. 1										15
Brachypilina sp. 1	400									
Brachypylina sp. 1										14
Brachypylina sp. 2								16		
Galumnidae sp. 1										
Galumnidae sp. 2							7			
Oribatida sp.	3									
Oribatida sp. 1	752	263	133	88	214	106	136	78	47	23
Oribatida sp. 2										
Trombidiformes sp. 1										
Anystina sp. 1				36						
Anystoidea sp. 1										
Bdellidae sp. 1		5								
Bdelloidea sp. 1			23							
Caeculidae sp. 1										
<i>Dactyloscirus</i> sp. 1				36		3				
Johnstonianidae sp. 2										
<i>Lasioerythraeus</i> sp. 1										
<i>Lasioerythraeus</i> sp. nov.						1				
Linopodes sp. 1		8								14
Microtrombidiidae sp. 1	3							8		
Microtrombidium sp. 1										
Microtrombidium sp. 2										
<i>Moyanella</i> sp. nov.					1					
<i>Neoteneriffiola cf.xerophila</i>										
<i>Parasitengonina</i> sp. 1	9			36		7		4		
<i>Parasitengonina</i> sp. 2										
Rhagidiidae sp. 1					10			16		
Teneriffidae sp. 1		5								
Trombiculidae sp. 1								8		
<b>Chilopoda</b>										
<i>Cryptops</i> sp. 1										
<i>Cryptops</i> sp. 3		2								
<b>Diplopoda</b>										
Cryptodesmidae sp. 1										
Pyrgodesmidae sp. 1										
Pseudonannolenidae Jovem							3			



TÁXON	MSS-12	MSS-13	MSS-14	MSS-15	MSS-16	MSS-17	MSS-18	MSS-19	MSS-20	MSS-21
Carabidae sp. 8										
Chrysomelidae sp. 8										
Histeridae sp. 4			1							
Mycteridae sp. 1										
Phalacridae sp. 1				1						
<i>Polyphaga</i> Jovem	2							2		
<i>Polyphaga</i> sp. 2					1					
<i>Polyphaga</i> sp. 5										1
Ptiliidae sp. 1										1
Scarabaeidae sp. 3										
Scydmaenidae sp. 1										1
Scydmaenidae sp. 7						1	1	1		
Staphylinidae sp. 1			3	1		7	11		5	
Staphylinidae sp. 12				1						
Staphylinidae sp. 13	1	2	1	11			2	2	11	1
Staphylinidae sp. 18					1					
Staphylinidae sp. 26		6								2
Staphylinidae sp. 27										
Staphylinidae sp. 28										
Staphylinidae sp. 29										
Staphylinidae sp. 32	2	1								
Staphylinidae sp. 35										
Staphylinidae sp. 8										
<b>Dermaptera</b>										
Anisolabididae Jovem	1									
Anisolabididae sp. 1										
Dermaptera Jovem										
Labiduridae sp. 1										4
Pygidicranidae Jovem										
<b>Diptera</b>										
Cecidomyiidae sp. 10							5			
Ceratopogonidae Jovem		31	46		2		71	6	1	1
Ceratopogonidae sp.										
Ceratopogonidae sp. 10		2					1			
Ceratopogonidae sp. 2		1								
Ceratopogonidae sp. 4					1		10			1
Ceratopogonidae sp. 6										
Ceratopogonidae sp. 7										1
Ceratopogonidae sp. 8		2								
Chironomidae Jovem	14			3			14		13	9
Chironomidae sp. 13				1						
Chironomidae sp. 14										
Chironomidae sp. 4									1	
Chironomidae sp. 5	1	12	3				30	6	8	14
Chloropidae sp. 5										
Diptera Jovem			44	7			39		12	1
Drosophilidae sp. 11							1			
Drosophilidae sp. 12										
Empididae sp. 3							2			



TÁXON	MSS-12	MSS-13	MSS-14	MSS-15	MSS-16	MSS-17	MSS-18	MSS-19	MSS-20	MSS-21
Diapriidae sp. 3										
Diapriidae sp. 5								1		1
<i>Dolichoderus</i> sp. 2										
<i>Ectatomma</i> sp. 1	1									
Encyrtidae sp. 1								1		3
Eucolinae sp. 1								1		
Eulophidae sp. 3						31				
Formicidae Jovem										
Formicidae sp.					3				1	
Formicinae sp. 1										
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1			3							
<i>Gnamptogenys</i> sp. 2				1						
<i>Hylomyrma</i> sp. 1										
<i>Hypoponera</i> sp. 1										1
<i>Hypoponera</i> sp. 3					1					
<i>Hypoponera</i> sp. 5										
<i>Labibus</i> sp. 1										1
<i>Linepithema</i> sp. 1										
Myrmicinae sp. 1					1					
Myrmicinae sp. 5							1			
<i>Neivamyrmex</i> sp. 1			1	5		1	8	25		
<i>Odontomachus</i> sp. 2							2			
<i>Oxyepoecus</i> sp. 1					1					
<i>Pachycondyla</i> sp. 1										
<i>Pachycondyla</i> sp. 2										2
<i>Paratrechina</i> sp. 1										
<i>Pheidole</i> sp. 1					2					
<i>Pheidole</i> sp. 3	1	5	1	59	65	5	49	20	50	3
<i>Pheidole</i> sp. 6										
<i>Pheidole</i> sp. 7										
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 1				1			2		5	
Pteromalidae sp. 1							1			
Pteromalidae sp. 2	2	8		5		5	7	4		2
Signiphoridae sp.						5				
Signiphoridae sp. 1						1				
<i>Solenopsis</i> Jovem										
<i>Solenopsis</i> sp. 1	19		2	2	6	1	32	341		3
<i>Solenopsis</i> sp. 3							13	7	2	
<i>Strumigenys</i> sp. 2										
<i>Tetramorium</i> sp. 1										
<b>Isoptera</b>										
<i>Armitermes</i> sp. 1			17							45
<i>Nasutitermes</i> sp.										
<i>Nasutitermes</i> sp. 3			27		3					
<i>Nasutitermes</i> sp. 4		1	16		829			170		29
<i>Nasutitermitidae</i> sp. 4						1				
<i>Nasutitermitinae</i> sp.								45		
<i>Nasutitermitinae</i> sp. 3							11			
<i>Rhinotermitidae</i> sp.							1			
Termitidae sp.			2		1			4		
<b>Lepidoptera</b>										
Noctuidae Jovem							2			

TÁXON	MSS- 12	MSS- 13	MSS- 14	MSS- 15	MSS- 16	MSS- 17	MSS- 18	MSS- 19	MSS- 20	MSS- 21
Noctuoidea sp. 8							1			
<b>Mantodea</b>										
Mantoididae Jovem										
<b>Orthoptera</b>										
Gryllidae Jovem		8	1	1		1				
Gryllidae sp. 1										
Gryllidae sp. 2			1							
Mogoplistidae sp. 2										
Phalangopsidae Jovem	42						3			
<b>Psocoptera</b>										
Psocidae sp. 1				1						
Liposcelidae Jovem			2	1		1			1	
Liposcelidae sp. 1		1	1			13	1	1		2
Troctomorpha Jovem										
Trogiomorpha Jovem			1							
<b>Thysanoptera</b>										
Phlaeothripidae sp. 2										
<b>Zygentoma</b>										
Nicoletiinae Jovem						1				2