

Characterisation and ecological insights into the soil/sediment mycodiversity of the Gruta do Penhasco cave in the Brazilian Savannah

José Prazeres (1), Pedro Oliveira (2), Emilly Fonseca (3), Lorena Miranda (4), Renata Santos Momoli (5), Cristina Motta (6), Ana Antunes (7), Jadson Bezerra (8)

- (1) Programa de Pós Graduação em Biologia de Fungos, Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, fredson.alves@ufpe.br
 (2) Instituto de Patologia Tropical e Saúde Pública, Universidade Federal de Goiás, felix.pedro@discente.ufg.br
 (3) Programa de Pós Graduação em Biologia de Fungos, Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, emilly.fonseca@ufpe.br
 (4) Pequi Espeleogrupo de Pesquisa e Extensão e Instituto de Estudos Socioambientais, Universidade Federal de Goiás, lorena.geo.br@gmail.com
 (5) Pequi Espeleogrupo de Pesquisa e Extensão e Instituto de Estudos Socioambientais, Universidade Federal de Goiás, rsmomoli@ufg.br
 (6) Programa de Pós Graduação em Biologia de Fungos, Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, cristina.motta@ufpe.br
 (7) Instituto de Patologia Tropical e Saúde Pública, Universidade Federal de Goiás, anaangelo@discente.ufg.br
 (8) Instituto de Patologia Tropical e Saúde Pública, Universidade Federal de Goiás, jadsonbezerra@ufg.br

Resumo

Os ecossistemas cavernícolas apresentam condições extremas que influenciam a biodiversidade e os processos ecológicos. Os solos e sedimentos das cavernas atuam como reservatórios de nutrientes e suporte para microrganismos, incluindo fungos, que desempenham um papel essencial nesse ambiente. No Brasil, a espeleomicologia tem avançado, especialmente no Cerrado, um *hotspot* global de biodiversidade. Este estudo investigou a diversidade fúngica no solo/sedimento da Gruta do Penhasco, em Buritinópolis, Goiás. Amostras de solo/sedimento foram coletadas em pontos da caverna, sendo quatro em seu interior e dois na área externa, e posteriormente submetidas ao isolamento de fungos. Após identificação com base no Blastn, foram realizadas análises que incluíram coeficiente de similaridade, índices de diversidade, correlação de Pearson e PCA. *Ascomycota* foi o filo dominante (95,3%), com destaque para *Sordariomycetes* (41,9%) e *Dothideomycetes* (30,2%). A ordem *Hypocreales* (37,2%) foi a mais prevalente, seguida por *Eurotiales* (20,9%) e *Pleosporales* (16,3%). A diversidade variou entre os pontos de coleta, e a análise PCA apontou ferro, matéria orgânica e micronutrientes como fatores diferenciadores, embora não determinantes para a presença fúngica. Os resultados evidenciam a adaptação dos fungos a ambientes oligotróficos e destacam a importância da espeleomicologia na conservação das cavernas.

Abstract

Cave ecosystems present extreme conditions that influence biodiversity and ecological processes. Cave soils and sediments act as reservoirs of nutrients and support for microorganisms, including fungi, which play an essential role in this environment. In Brazil, speleomycology is advancing, especially in the Cerrado, a global biodiversity hotspot. This study investigated fungal diversity in the soil/sediment of the Gruta do Penhasco, in Buritinópolis, Goiás. Soil/sediment samples were collected from four points inside and two outside the cave and then submitted for fungal isolation. After identification using Blastn, analyses were carried out including similarity coefficients, diversity indices, Pearson's correlation and PCA. *Ascomycota* was the dominant phylum (95.3%), with *Sordariomycetes* (41.9%) and *Dothideomycetes* (30.2%) standing out. The order *Hypocreales* (37.2%) was the most prevalent, followed by *Eurotiales* (20.9%) and *Pleosporales* (16.3%). Diversity varied between the collection points, and the PCA analysis indicated iron, organic matter and micronutrients as differentiating factors, although not determinants of fungal presence. The results highlight the adaptation of fungi to oligotrophic environments and emphasise the importance of speleomycology in cave conservation.

1. Introdução

Os ecossistemas cavernícolas se destacam por suas condições ambientais extremamente peculiares, que dificultam a vida e o desenvolvimento da maioria dos organismos (KUZMINA et al., 2012). Esses ecossistemas subterrâneos são caracterizados por uma elevada zonabilidade, com atributos moldados pela água subterrânea, pelas rochas circundantes e pela morfologia das cavernas (OGÓREK et al., 2024a;

OGÓREK et al., 2024b). As condições internas das cavernas diferem significativamente do ambiente externo, apresentando temperatura constante ao longo do ano, alta umidade relativa, ausência total ou parcial de luz, escassez de nutrientes, fluxo de ar restrito ou inexistente e, em alguns casos, elevados níveis de CO₂ (OGÓREK et al., 2017). Devido a essas características, as cavernas são classificadas como ambientes

extremos (BASTIAN et al., 2009).

A ausência de luz solar nas cavernas limita a produção primária, que é realizada principalmente por organismos quimioautotróficos, como bactérias que utilizam ferro ou enxofre (SARBU et al., 1996; CULVER, 1982). A maior parte da produção nos ecossistemas cavernícolas, no entanto, é secundária, originada de matéria orgânica de fontes alóctones, resultando em uma cadeia alimentar hipógena baseada na decomposição de detritos e com predominância de organismos decompositores (SIMON et al., 2003; SILVA et al., 2012). Assim, o solo cavernícola se torna um micro-habitat ecologicamente importante.

O sedimento das cavernas, como componente essencial dos ecossistemas subterrâneos, desempenha um papel crucial não apenas como suporte físico, mas também como reservatório de nutrientes para os organismos adaptados (HE et al., 2023). A capacidade dos solos e sedimentos de manter sua estabilidade e fornecer nutrientes, embora limitados, é vital para o equilíbrio das cavernas (CRUZ & PILÓ, 2019). Além disso, os microrganismos presentes nesses ambientes, como os fungos, mostram uma notável capacidade de sobrevivência em condições de escassez de recursos, o que tem gerado crescente interesse científico. Nos últimos anos, diversas espécies fúngicas encontradas em solos e sedimentos de cavernas foram descritas, evidenciando a diversidade única desses ambientes e a adaptação desses organismos a condições extremas (ALVES et al., 2022; LIMA et al., 2024). Os fungos cavernícolas desempenham um papel direto na ecologia desse ecossistema, atuando como fonte de nutrientes para outros organismos e participando da decomposição da matéria orgânica (PORTILLO et al., 2008). Além disso, podem influenciar

a formação estrutural das cavernas por meio do biodeterioramento de rochas e minerais (BURFORD et al., 2003).

As pesquisas sobre os processos biológicos de produção, transferência e processamento de nutrientes em sistemas cavernícolas ainda são limitadas (CRUZ & PILÓ, 2019). No entanto, tais estudos são fundamentais para compreender a dinâmica trófica desses ambientes, que influencia diretamente a organização das comunidades subterrâneas e fornece dados valiosos para a conservação da biota cavernícola. Nesse cenário, investigar as interações fúngicas com os nutrientes presentes em sedimentos cavernícolas é essencial para entender as relações ecológicas nesses ambientes, além de contribuir para o desenvolvimento de estratégias eficazes de manejo e conservação, garantindo a proteção desses ecossistemas únicos e frágeis.

A espeleomicologia no Brasil tem se desenvolvido nos últimos anos, com avanços significativos na compreensão da diversidade fúngica em ambientes cavernícolas (PRAZERES et al., 2025). O país abriga aproximadamente 23.000 cavernas conhecidas, das quais 46% estão registradas no Cerrado (CECAV/CANIE, 2022). Esse bioma, a maior savana neotropical e o segundo maior da América do Sul, cobre cerca de 25% do território brasileiro e se destaca pelo alto grau de endemismo e biodiversidade, sendo considerado a savana tropical mais rica do mundo (KLINK & MACHADO, 2005; DOS REIS et al., 2022). Diante da importância ecológica desse ambiente, este estudo teve como objetivo avaliar a diversidade de fungos presentes no solo e sedimento da caverna Gruta do Penhasco, além de realizar análises químicas das amostras e investigar aspectos ecológicos da comunidade fúngica.

2. Materiais e Métodos

A Gruta do Penhasco está localizada em Buritinópolis (GO) (Fig. 1), nas Fazendas Barro Preto e Olho d'Água, próxima ao Rio Vermelho, com coordenadas -14,436233S e -46,226426O (MIRANDA, 2024). Com cerca de 2 km de extensão, possui duas entradas, onde a entrada principal se localiza sob o maciço rochoso que suporta um trecho da rodovia GO-236. O acesso é de dificuldade moderada, por uma trilha cercada pela mata seca. O local abriga um cânion, que originou seu nome, e a caverna apresenta espeleotemas como estalactites, estalagmites e colunas no seu interior. Apesar da vegetação calcária conservada ao redor, há registros do avanço do cultivo de subsistência em áreas de preservação permanente (MIRANDA, 2024).

Foram coletadas amostras triplicadas de solo/sedimento em seis pontos da caverna (dois do ambiente externo e quatro do interno), com aproximadamente 10 gramas por ponto. As amostras foram suspensas em água destilada esterilizada e diluídas até 10^{-4} . Dessas, 1 mL foi transferido para meios DRBC e ASC em placas de Petri, incubadas a 25 °C por até 14 dias. Após o crescimento, as colônias foram purificadas e transferidas para outros meios específicos. O número de UFC por 1 g de sedimento foi calculado como média das réplicas (CUNHA et al., 2020). Análises químicas de fertilidade do solo e sedimentos foram realizadas nos laboratórios do Instituto de Estudos Socioambientais e da Escola de Agronomia da Universidade Federal de Goiás seguindo as metodologias descritas no Manual de Métodos de Análises de Solo da Embrapa (2017).

A extração do DNA genômico das culturas de fungos seguiu a metodologia proposta pelo fabricante do Wizard® Genomic DNA Purification Kit (Promega, USA). Os primers ITS1/ITS4 (WHITE et al., 1990) e LR0R/LR5 (VILGALYS & SUN, 1994) foram utilizados para a amplificação das regiões ITS (Internal Transcribed Spacer) e LSU (Partial Large Subunit), respectivamente. De acordo com os dados prévios, após as análises dessas regiões, outros lócus (ex.: *tef1*, *RPB1*, *RPB2*, *calmodulina*, β -*tubulina* e *actina*) foram selecionados conforme o gênero ou grupo taxonômico dos fungos identificados. As reações de amplificação, purificação de amplicons e as reações de sequenciamento foram realizados seguindo BEZERRA et al. (2017). As sequências obtidas foram comparadas com sequências depositadas no *GenBank*, utilizando a ferramenta *BLASTn*.

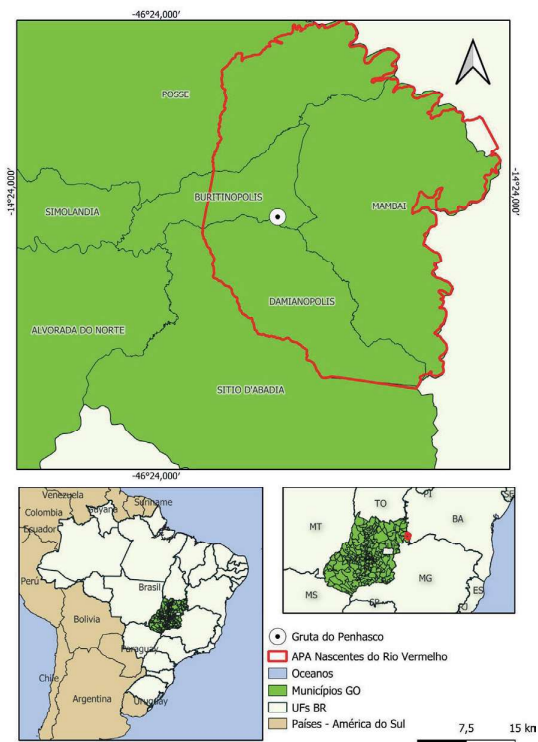


Figura 1: Localização geográfica da caverna Gruta do Penhasco, APA das Nascentes do Rio Vermelho, Goiás

Todas as análises estatísticas foram realizadas no software Past, com exceção da análise de componentes principais (PCA), que foi conduzida no software R. O estudo examinou a contagem de unidades formadoras de colônias (UFC) e a riqueza de espécies dos isolados, avaliando a diversidade por meio do índice de Shannon-Weaver. A similaridade entre as amostras foi estimada pelo coeficiente de DICE. A relação en-

tre a ocorrência das espécies e os parâmetros ambientais foi avaliada pelo coeficiente de correlação de Pearson. A significância estatística foi determinada pelo valor de p ($\alpha = 0,05$), considerando correlações fortes para valores entre 0,7 e 1,0 (positivas ou negativas), moderadas entre 0,4 e 0,6 e fracas entre 0,1 e 0,3, conforme Dancy e Reidy (2006).

3. Resultados

O filo *Ascomycota* foi o mais dominante (95,3%). A classe mais representativa foi *Sordariomycetes* (41,9%), seguida por *Dothideomycetes* (30,2%). A ordem mais dominante foi *Hypocreales*, com 37,2%, seguida pelas ordens *Eurotiales* (20,9%) e *Pleosporales* (16,3%). O gênero mais frequente foi *Penicillium* (Fig. 2A).

Referente aos pontos de coleta, P2 apresentou a maior riqueza de espécies (12) e a menor dominância (0,08876), com alta diversidade ($H = 2,458$) e equitabilidade (0,9893), indicando uma distribuição equilibrada. P3, apesar da maior ocorrência (216 registros), teve a menor diversidade ($H = 0,1473$) e equitabilidade (0,08221), com forte dominância (0,9543), sugerindo o predomínio de poucas espécies. P5 apresentou os menores valores de ocorrência (7 registros) e riqueza (6 espécies). P1 e P6 apresentaram riqueza e diversidade moderadas, com baixa dominância, enquanto P4 e P5 apresentaram menor diversidade, mas a dominância variou de moderada a baixa (Fig. 3A).

O índice de similaridade Sorensen/Dice indicou que o segundo e o quinto pontos de coleta formaram um grupo com 20% de similaridade, seguidos pelo quarto e o sexto pontos, que também apresentaram cerca de 20% de similaridade (Fig. 2B).

A ausência de correlações estatisticamente significativas entre os nutrientes do solo e a ocorrência de fungos na Gruta do Penhasco sugeriram que os fatores químicos do solo não são os principais determinantes da presença das espécies. O ambiente oligotrófico e estável das cavernas, com baixa luminosidade, alta umidade e pouca variação térmica, favoreceu a adaptação dos fungos a condições extremas. Embora correlações negativas moderadas tenham sido observadas para K (-0,68258) e Zn (-0,62737), os resultados não foram significativos, indicando que outros fatores ecológicos, como adaptação específica e interações biológicas, podem ter maior impacto na distribuição das espécies. Elementos como Mg, M.O. e pH apresentaram correlações muito fracas, reforçando a ideia de que a estabilidade química das cavernas permite a sobrevivência de organismos altamente especializados (Fig. 3B). A análise multivariada dos componentes principais (PCA), incluindo a ocorrência dos fungos, macro e micronutrientes, matéria orgânica e pH, demonstrou que o PC1 (74,31%) e PC2 (14,75%) explicaram 89,06% de separação dos pontos de coleta. O ferro e a matéria orgânica foram as variáveis que mais contribuíram para essa separação.

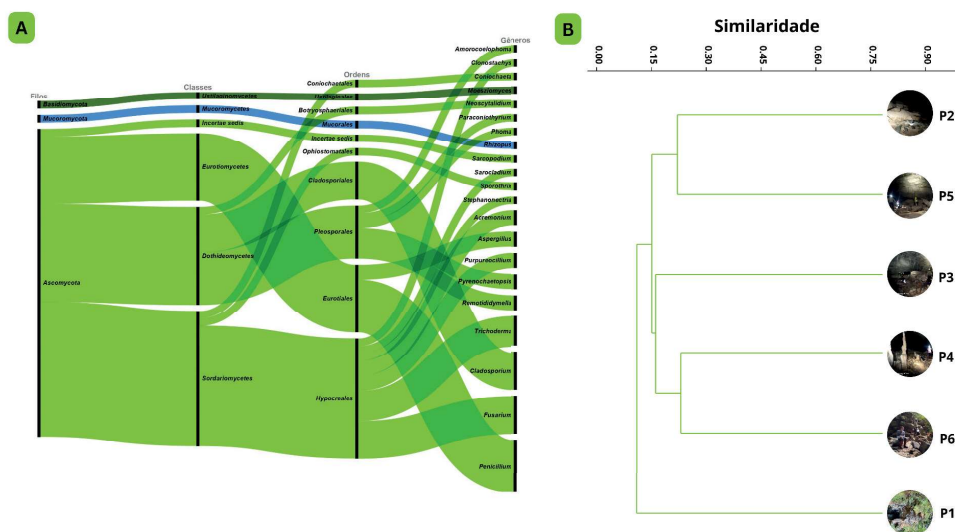


Figura 2: A) Diagrama aluvial representando a composição da comunidade de fungos cultiváveis classificada em filos, classes, ordens e gêneros; B) Análise de componentes principais (PCA); C) Dendrograma de similaridade da comunidade de fungos cavernícolas do solo da Gruta do Penhasco.

4. Discussão

Estudos sobre fungos em cavernas frequentemente destacam a predominância de *Ascomycota*, com *Sordariomycetes* sendo a classe mais abundante no Brasil (MAN et al., 2018; ALONSO et al., 2023; BABALOLA et al., 2024; VANDERWOLF et al., 2013; HE et al., 2021; PRAZERES et al., 2025). Neste estudo, *Sordariomycetes* representou 41,9% das ocorrências, seguida por *Dothideomycetes* (30,2%). Entre as ordens, *Hypocreales* foi

a mais frequente (37,2%), seguida por *Eurotiales* (20,9%) e *Pleosporales* (16,3%), padrão também observado em cavernas brasileiras analisadas por PRAZERES et al. (2025). O gênero *Penicillium* destacou-se como um dos mais comuns, corroborando estudos prévios no Cerrado (OLIVEIRA et al., 2024).

A estrutura da comunidade fúngica revelou grande heterogeneidade,

com baixo índice de similaridade (20%), possivelmente influenciada pela zonalidade da caverna e fatores ambientais locais, como umidade, temperatura e fluxos de ar (ZHANG et al., 2018). P2 apresentou maior diversidade e equilíbrio ecológico, enquanto P3 foi dominado por poucas espécies. P1 e P6 exibiram diversidade moderada, enquanto P4 e P5 tiveram menor riqueza, possivelmente devido a limitações nutricionais ou condições microclimáticas adversas.

Em contraste com os nossos resultados de fertilidade do solo e sedimentos, OGORÉK et al. (2024) demonstraram uma relação mais direta entre os níveis de nutrientes e o pH com a presença de fungos. Nesse

estudo, a presença de nutrientes como N, P, K, CO e matéria orgânica teve correlação positiva com o número de fungos, enquanto níveis elevados de Mg, Ca e pH foram associados à diminuição da abundância de fungos. Esses achados sugerem que, no caso do estudo de OGORÉK et al. (2024), fatores químicos, especialmente o pH e os nutrientes disponíveis, desempenharam um papel mais significativo na distribuição dos fungos, contrastando com nossa conclusão de que fatores ecológicos mais amplos, como a adaptação às condições extremas da caverna, foram mais influentes.

A						
ÍNDICES	PONTOS					
	P1	P2	P3	P4	P5	P6
RIQUEZA	10	12	6	7	6	10
OCORRÊNCIA	19	13	216	88	7	14
DOMINÂNCIA (D)	0,169	0,08876	0,9543	0,4659	0,1837	0,1429
DIVERSIDADE (H)	2,032	2,458	0,1473	1,014	1,748	2,144
EQUITABILIDADE (J)	0,8824	0,9893	0,08221	0,521	0,9755	0,9311

B		
Elementos	Correlação	Significância
Fe	0,36639	0,47501
K	-0,68258	0,13514
Ca	-0,39928	0,43291
Mg	-0,17809	0,7357
M.O.	-0,27058	0,60404
pH	0,13505	0,79866
Mn	-0,4764	0,33946
Zn	-0,62737	0,18241
Cu	-0,049316	0,92609
P	-0,5693	0,2383
H+Al	-0,40901	0,42069

Figura 3: A) Riqueza e ocorrências de espécies, dominância de Berger-Parker (D), diversidade de Shannon-Wiener (H) e equitabilidade de Pielou (J) de fungos, estimado por ponto de coleta do solo da caverna Gruta do Penhasco; B) Correlação de Pearson entre a ocorrência de fungos, macro e micronutrientes, pH e matéria orgânica do solo da caverna Gruta do Penhasco..

5. Conclusão

O presente estudo revelou uma elevada riqueza de fungos na Gruta do Penhasco, com predominância do filo *Ascomycota* e ampla diversidade taxonômica. Os padrões ecológicos variaram entre os pontos de coleta, com P2 apresentando maior equilíbrio e diversidade, enquanto P3 se destacou pela alta ocorrência, mas baixa diversidade e forte dominância. A similaridade taxonômica entre os pontos foi baixa, indicando uma distribuição heterogênea das espécies. Embora não tenha sido encontrada correlação significativa entre os nutrientes do solo e a ocorrência de fungos, a análise PCA indicou o ferro e a matéria orgânica como fatores-chave na separação dos pontos, reforçando a influência de fatores ambientais na distribuição dos fungos na caverna estudada. Diante disso, estudos futuros que explorem com maior profundidade a relação entre os nutrientes do solo e a matéria orgânica e a diversi-

dade fúngica podem fornecer *insights* adicionais sobre os mecanismos ecológicos que regem a colonização e persistência dessas espécies. A análise do ferro como potencial regulador da atividade metabólica fúngica, da matéria orgânica como fonte de carbono e energia, bem como de outros nutrientes, pode fornecer uma compreensão mais detalhada das interações entre os fungos e o ambiente cavernícola. Esse conhecimento é essencial para a definição de padrões ecológicos nesse ecossistema subterrâneo, permitindo identificar fatores-chave que influenciam a biodiversidade fúngica. Além disso, compreender essas dinâmicas ecológicas pode subsidiar estratégias de conservação das cavernas, auxiliando na preservação da microbiota local e na mitigação de impactos ambientais que possam comprometer a estabilidade desse ecossistema sensível.

Agradecimento

Agradecemos ao CNPq e a FAPEG pelo apoio financeiro, ao Laboratório de Micologia da Universidade Federal de Goiás (Labmicol/UFG) pelo suporte técnico e infraestrutura, e ao Termo de Compromisso de Compensação Espeleológica (TCCE) 01/2018, 01/2022 e 01/2023, firmado entre o ICMBio e a Vale S.A., com gestão de recursos pelo Instituto

Brasileiro de Desenvolvimento e Sustentabilidade (IABS), pelo suporte essencial à realização deste estudo. Agradeço ao Pequi Espeleogrupo de Pesquisa e Extensão e à Equipe da APA das Nascentes do Rio Vermelho pelo apoio logístico e pelas orientações essenciais para a realização deste estudo.

Referências

ALVES V.C.S., LIRA R.A., LIMA J.M.S., BARBOSA R.N., BENTO D.M., BARBIER E., BEZERRA J.D.P. (2022) Unravelling the fungal darkness in a tropical cave: Richness and the description of one new genus and six new species. *Fungal Systematics and Evolution* 10(1):139–167.

BEZERRA J. D. P., SANDOVAL-DENIS M., PAIVA L. M., SILVA G. A., GROENEWALD J. Z., SOUZA-MOTTA C. M., CROUS P. W. (2017) New endophytic *Toxicocladosporium* species from cacti in Brazil, and description of *Neocladosporium* gen. nov. *IMA Fungus* 8(1):77–97.

- BURFORD E.P., KIERANS M., GADD G.M. (2003) Geomycology: Fungi in mineral substrata. *Mycologist* 17(3):98–107.
- CENTRO NACIONAL DE PESQUISA E CONSERVAÇÃO DE CAVERNAS. (2024) Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas. Disponível em: <https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/centros-de-pesquisa/cecav/cadastro-nacional-de-informacoes-espeleologicas/canie>. Acesso em: ago. 2024.
- CRUZ J.B., PILÓ L.B. (2019) Espeleologia e licenciamento ambiental. Brasília: Editora IABS.
- CULVER D.C. (1982) *Cave life: evolution and ecology*. Harvard University Press.
- CUNHA A.O., BEZERRA J.D., OLIVEIRA T.G., BARBIER E., BERNARD E., MACHADO A.R., SOUZA-MOTTA C.M. (2020) Living in the dark: Bat caves as hotspots of fungal diversity. *PLoS One* 15(12):e0243494.
- DANCEY, C.; REIDY, J. *Statistics without maths for psychology*. 4th ed. Harlow: Pearson Prentice Hall, 2006.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. (2017) *Manual de métodos de análise de solo*. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. 3^a ed. Brasília.
- HE J., CAO Y., ZHANG K., XIAO S., CAO Z. (2023) Soil loss through fissures and its responses to rainfall based on drip water monitoring in karst caves. *Journal of Hydrology* 617:129000.
- KLINK C.A., MACHADO R.B. (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19(3):707–713.
- KUZMINA L.Y., GALIMZIANOVA N.F., ABDULLIN S.R., RYABOVA A.S. (2012) Microbiota of the Kinderlinskaya Cave (South Urals, Russia). *Microbiology* 81:251–258.
- LIMA J.M.S., BARBOSA R.N., BENTO D.M., BARBIER E., BERNARD E., BEZERRA J.D.P., SOUZA-MOTTA C.M. (2024) *Aspergillus*, *Penicillium*, and *Talaromyces* (Eurotiales) in Brazilian caves, with the description of four new species. *Fungal Systematics and Evolution*.
- OGÓREK R., BORZĘCKA J., SPYCHAŁA K., PIECZUCH A., SUCHODOLSKI J. (2024a) Soil and sediments in natural underground ecosystems as a source of culturable micromycetes: A case study of the Brestovská Cave (Western Tatras, Slovakia). *Applied Sciences* 14(8):3517.
- OGÓREK R., PUSZ W., ZAGOŹDŹON P.P., KOZAK B., BUJAK H. (2017) Abundance and diversity of psychrotolerant cultivable mycobiota in winter of a former aluminous shale mine. *Geomicrobiology Journal* 34(10):823–833.
- OGÓREK R., SPYCHAŁA K., CAL M., LEJMAN A., SUCHODOLSKI J. (2024b) Speleomycological and chemical assessment of sediments in Demänö-vská Slobody Cave (Slovakia). *International Biodeterioration & Biodegradation* 192:105828.
- OLIVEIRA P. H. F., FRANCO R. F. F., NOGUEIRA P. T. S., MOMOLI R. S., MOTTA C. M. S., BEZERRA J. D. P. (2024) Mapa do Tesouro: Riqueza de espécies de *Penicillium* na Caverna Lapa do Boqueirão do Cerrado goiano. *Revista Brasileira de Espeleologia (RBEsp)* 1(13): 339–369.
- PRAZERES J.F.S.A., BERNARD E., SOUZA-MOTTA C.M., BENTO D.M., SILVA-JÚNIOR E.N.M., BARBIER E., FONSECA E.O., LIMA J.M.S., CARVALHO J.L.V.R., MIRANDA L.S., PEREIRA O.L., BARBOSA R.N., MOMOLI R.S., CONDÉ T.O., SILVA T.C., VICENTE V.A., ALVES V.C.S., OLIVEIRA P.H.F., BEZERRA J.D.P. (2025) Current knowledge on the cave fungi in Brazilian biomes. *Fungal Biology Reviews* 51:100412.
- PORTILLO M.D.C., GONZALEZ J.M., SAIZ-JIMENEZ C. (2008) Metabolically active microbial communities of yellow and grey colonizations on the walls of Altamira Cave, Spain. *Journal of Applied Microbiology* 104(3):681–691.
- SARBU S.M., KANE T.C., KINKLE B.K. (1996) A chemoautotrophically based cave ecosystem. *Science* 272(5270):1953–1955.
- SILVA M.S., DE OLIVEIRA BERNARDI L.F., MARTINS R.P., FERREIRA R.L. (2012) Transport and consumption of organic detritus in a neotropical limestone cave. *Acta Carsologica* 41(1).
- SIMON K.S., BENFIELD E.F., MACKO S.A. (2003) Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. *Ecology* 84(9):2395–2406.
- VANDERWOLF K., MALLOCH D., MCALPINE D., FORBES G. (2013) A world review of fungi, yeasts, and slime molds in caves. *International Journal of Speleology* 42(1):77–96.
- WHITE TJ, BRUNS T, TAYLOR J. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *Academic Press* 38:315–322.
- ZHANG Z. F., ZHAO P., CAI L. (2018) Origin of Cave Fungi. *Frontiers in Microbiology* 9.