FAUNA CAVERNÍCOLA DO BRASIL

ORGANIZADORES

Robson de Almeida Zampaulo e Xavier Prous

VALE

VALE

FAUNA CAVERNÍCOLA DO BRASIL

ORGANIZADORES

Robson de Almeida Zampaulo e Xavier Prous

EDITORA RUPESTRE

Belo Horizonte • Agosto 2022

Gruta da Lapa Doce – Iraquara (BA)
Ataliba Coelho

Caverna Terra Ronca – São Domingos (GO)
Ataliba Coelho

Gruta Lago Azul – Bonito (MS)
Daniel Menin

Organizadores
ROBSON DE ALMEIDA ZAMPAULO
XAVIER PROUS

Design
FLÁVIA GUIMARÃES

Edição
EDITORA RUPESTRE

Ilustrações e mapas
MARCOS BRITO

Foto capa – Lapa da Onça – Itacarambi (MG)
DANIEL MENIN

Fotos mosaico luva
LUCAS MENDES RABELO
ROBSON DE ALMEIDA ZAMPAULO
RODRIGO LOPES FERREIRA

Revisão técnica
ALINE DA SILVA REIS

Revisão ortográfica
EDDA CABRAL MARTINS DA COSTA

Revisão normas ABNT
CARINA REJANE MARTINS - CRB-6/2336
RACHEL BRAGANÇA DE CARVALHO MOTA - CRB-6/2838

Esta obra foi produzida com recursos de compensação espeleológica estabelecida na Licença de Instalação e Operação 001/2018 do Projeto Expansão Oeste Cava da Divisa – Mina de Brucutu, Processo Administrativo 00022/1995/070/2017 e em atendimento a Condicionante nº 7 do Termo de Compromisso de Compensação Espeleológica (TCCE) estabelecido entre a Vale e a Superintendência de Projetos Prioritários (SUPPRI) da Secretaria de Estado de Meio-Ambiente e Desenvolvimento Sustentável do Estado de Minas Gerais (SEMAD).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
(Câmara Brasileira do Livro, SP, Brasil)

Fauna cavernícola do Brasil / organizadores Robson de Almeida Zampaulo e Xavier Prous. --
Belo Horizonte, MG : Rupestre, 2022.

ISBN 978-65-87674-05-6

1. Cavernas - Brasil 2. Cavernas - Ecologia
3. Cavernas - Fauna - Identificação 4. Zoologia
I. Zampaulo, Robson de Almeida. II. Prous, Xavier.

22-123859 CDD-591.9

Índices para catálogo sistemático:

1. Fauna cavernícola : Zoologia 591.9

Eliete Marques da Silva - Bibliotecária - CRB-8/9380

autores

ADRIANO MARQUES DE SOUZA
Bios Réplicas
adrianoms15@yahoo.com.br

ALESSANDRO DAMASCENO MARQUES
Universidade do Vale do Rio dos Sinos - Unisinos
alessandrodm@outlook.com

ALINE DA SILVA REIS
Observatório Espeleológico - OE
alineambiental@yahoo.com.br

ALMIR ROGÉRIO PEPATO
Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG
apepato@gmail.com

AMAZONAS CHAGAS-JR
Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT
amazonaschagas@gmail.com

ANA MARIA LEAL-ZANCHET
Pesquisadora do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPQ
lealzanchet@gmail.com

ANDREY JOSÉ DE ANDRADE
Universidade Federal do Paraná - UFPR
andreyandrade@ufpr.br

ANGÉLICO ASENJO
Instituto Tecnológico Vale - ITV
pukara8@gmail.com

ANTONIO DOMINGOS BRESCOVIT
Instituto Butantan
antonio.brescovit@butantan.gov.br

BRENDA KAROLINA GOMES ALMEIDA
Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG
g.almeidabrenda@gmail.com

CAIO CÉSAR PIRES DE PAULA
Biology Centre CAS
piresdepaula@yahoo.com.br

CLÁUDIO A. R. DE SOUZA
Instituto Butantan
claudio.souza@meioambiente.mg.gov.br

CRISTIANO SAMPAIO COSTA
Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT
csampaioc@gmail.com

DANILO PACHECO CORDEIRO
Instituto Nacional da Mata Atlântica - INMA
d.pacheco.c@gmail.com

DANTE BATISTA RIBEIRO
Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG
dante.dantebatista@gmail.com

DIEGO DE MEDEIROS BENTO
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV
diego.bento@icmbio.gov.br

DIEGO MONTEIRO VON SCHIMONSKY
Laboratório de Estudos Subterrâneos - LES
Universidade Federal de São Carlos, São Carlos - UFSCar
dmvschimonsky@gmail.com

DOUGLAS ZEPPELINI
Universidade Estadual da Paraíba - UEPB
zeppelini@daad-alumni.de

ERICA CRISTINA PACÍFICO DE ASSIS
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP
ericapacifico81@gmail.com

ESTEVAM CIPRIANO ARAÚJO DE LIMA
Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ
estevam.araujo@gmail.com

EUNICE APARECIDA BIANCHI GALATI
Universidade de São Paulo - USP
egalati@usp.br

FELIPE F. F. MOREIRA
Fundação Oswaldo Cruz - Fiocruz
ppmeiameiameia@gmail.com

GIOVANNA MONTICELLI CARDOSO
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Universidade Federal de Lavras - UFLA
gmcardoso.bio@gmail.com

GISELE LOPES NUNES
Instituto Tecnológico Vale - ITV
gisele.nunes@itv.org

GIULLIA ROSSI
Universidade Estadual Paulista - UNESP
giulliarossi@hotmail.com

GUILHERME OLIVEIRA
Instituto Tecnológico Vale - ITV
guilherme.oliveira@vale.com

HÉLCIO R. GIL-SANTANA
Fundação Oswaldo Cruz - Fiocruz
helciogil@uol.com.br

IGOR CIZAUSKAS
Organização de Apoio à Pesquisa da Biodiversidade - OAPBio
icizauskas@gmail.com

IVANKLIN SOARES CAMPOS-FILHO
Department of Biological Sciences
Lefkosia (Nicosia) - Cyprus
ivanklin.filho@gmail.com

JADER OLIVEIRA
Universidade de São Paulo - USP
Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho - UNESP
jdr.oliveira@hotmail.com

JOSÉ PAULO LEITE GUADANUCCI
Universidade Estadual Paulista - UNESP
joseguadanucci@gmail.com

JULIO CÉSAR DO CARMO VAZ SANTOS
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Universidade Federal de Lavras - UFLA
Julio.santos3@estudante.ufla.br

JÚLIO CÉSAR ROCHA COSTA
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV
julio.costa@icmbio.gov.br

KLEBER MAKOTO MISE
Grupo de Estudos Espeleológicos do Paraná - GEEP - Açungui
klebermise@yahoo.com.br

LEONARDO SILVA MARUJO
Acadêmico de Ciências Biológicas e Ilustrador científico
leomarujo.ornito@gmail.com

LEOPOLDO FERREIRA DE OLIVEIRA BERNARDI
Universidade Federal de Lavras - UFLA
leopoldobernardi@gmail.com

LETÍCIA MARIA VIEIRA
Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras - UFLA
leticia.vieira@ufla.br

LIVIA CORDEIRO MEDEIROS
Ciclo Azul Meio Ambiente e Sustentabilidade
liv.biosubt@gmail.com

LUCAS DENADAI DE CAMPOS
Universidade de São Paulo - USP
lcdenadai@gmail.com

LUDSON NEVES DE ÁZARA
Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ
ludsonazara@yahoo.com.br

LUIZ F. MORETTI INIESTA
Universidade de São Paulo - USP
Instituto Butantan
luiz-moretti@hotmail.com

LUIZ RICARDO L. SIMONE
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP
lrsimone@usp.br

MARCIO PEREZ BOLFARINI
Laboratório de Estudos Subterrâneos - LES
Universidade Federal de São Carlos - UFSCar
biobolf@gmail.com

MARCONI SOUZA-SILVA
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Universidade Federal de Lavras - UFLA
marconisilva@ufla.br

MARCOS RYOTARO HARA
Universidade de São Paulo - USP
harvestmaniac@gmail.com

MARIA ELINA BICHUETTE
Laboratório de Estudos Subterrâneos - LES
Universidade Federal de São Carlos - UFSCar
lina.cave@gmail.com

MARIANE SOARES RIBEIRO PEREIRA
Vale S.A.
mariane.ribeiro@vale.com

MARINA HENRIQUES LAGE DUARTE
Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais - PUC MINAS
marinabioacustica@hotmail.com

MATHEUS HENRIQUE SIMÕES
Vale S.A.
matheus.simoes@vale.com

MAURÍCIO CARLOS MARTINS DE ANDRADE
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV
mauricio.icmbio@gmail.com

MAYARA HIDAKA COVIZZE
Instituto Butantan
mayara.hidaka@butantan.gov.br

MAYSA FERNANDA VILLELA REZENDE SOUZA
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Universidade Federal de Lavras - UFLA
mvillelabio@yahoo.com.br

PAULA CABRAL ETEROVICK
Zoologisches Institut - Braunschweig - Germany
pceterovick@gmail.com

PEDRO GUILHERME BARRIOS SOUZA DIAS
Museu Nacional do Rio de Janeiro - Museu MNRJ
pedrogdias@gmail.com

RAFAELA BASTOS-PEREIRA
Centro de Estudo em Biologia Subterrânea - CEBS
Universidade Federal de Lavras - UFLA
rafaelabastospereira@gmail.com

RENATA NEVES BIANCALANA
Universidade Federal do Pará - UFPA
Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG
renata.biancalana@gmail.com

ROBSON DE ALMEIDA ZAMPAULO
Gerência de Espeleologia e Tecnologia – Vale
Grupo de Estudos Ambientais da Serra do Mar – GESMAR
Observatório Espeleológico - OE
robson.zampaulo@vale.com

RODRIGO LOPES FERREIRA
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Universidade Federal de Lavras - UFLA
drops@ufla.br

RODRIGO S. BOUZAN
Universidade de São Paulo - USP
Instituto Butantan
rodrigobouzan@outlook.com

RONNIE ALVES
Instituto Tecnológico Vale - ITV
ronnie.alves@itv.org

SAMUEL CHAGAS BERNARDES
Museum für Naturkunde
samuel.geneticafarm@gmail.com

SAMUEL GEREMIAS DOS SANTOS COSTA
Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG
estoupa.bob@gmail.com

SANTELMO VASCONCELOS
Instituto Tecnológico Vale - ITV
santelmo.vasconcelos@itv.org

TANISE GRACIELE DE OLIVEIRA VASCONCELOS
Universidade do Vale do Rio dos Sinos - Unisinos
tanisevasconcelos@gmail.com

THAIS GIOVANNINI PELLEGRINI
Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras - UFLA
thais.g.pellegrini@gmail.com

THIAGO DOS SANTOS
Bios Réplicas
thiagoherpeto@gmail.com

VALÉRIA DA CUNHA TAVARES
Universidade Federal da Paraíba - UFPB
Instituto Tecnológico Vale - ITV
val.c.tavares@gmail.com

Thecadactylus rapicauda
Robson de Almeida Zampaulo

apresentação

As pesquisas biológicas em cavernas, em diferentes litologias, têm proporcionado significativos avanços no conhecimento da biodiversidade e no funcionamento dos ecossistemas subterrâneos. Tais avanços são determinantes para a evolução das análises ambientais pertinentes à espeleologia, seja no contexto do licenciamento ambiental ou nas pesquisas científicas de uma maneira geral.

Nesse sentido, a Vale, em parceria com dezenas de pesquisadores de diferentes instituições, promoveu a organização do presente livro, o qual contempla os principais grupos taxonômicos e parte expressiva da diversidade de espécies conhecidas da fauna subterrânea do Brasil. Ao longo desse precioso trabalho, é possível perceber a evolução do tema nos últimos anos, expressa pela dedicação de todos na construção de cada capítulo e na busca pela excelência retratada em fotografias de alta qualidade em cenários de extremo valor ecológico e, muitas vezes, ainda intocados, que refletem a valiosa biodiversidade existente no universo subterrâneo.

Reportam-se aqui os resultados de anos de pesquisa decorrentes tanto dos monitoramentos espeleológicos, estudos taxonômicos, bem como dos trabalhos de análise de relevância de cavernas. Fruto de um esforço altamente especializado que compartilha conhecimento acerca da fauna subterrânea, aliado a belíssimas imagens de várias espécies em seu ambiente natural (muitas das quais endêmicas, raras e únicas), este maravilhoso livro nos permite "mergulhar" no mundo subterrâneo e conhecer um pouco mais da vida presente nesses ambientes desprovidos de luz e com escassos recursos para sobrevivência desses seres vivos extremamente adaptados.

Dessa forma, no sentido de perpetuar-se e divulgar o conhecimento alcançado pelo árduo esforço de cientistas, consultores e inciativa privada, a Vale, por meio do seu corpo técnico, promove com essa obra mais um passo para o avanço na formação de novos profissionais e especialistas em Biologia Subterrânea. Sem dúvida, temos aqui informações importantes que certamente contribuirão para os processos de licenciamento ambiental e para a evolução desta ciência no país, corroborando o compromisso de promover ações efetivas para a preservação ambiental e a mineração sustentável.

Iuri Viana Brandi
Gerente de Espeleologia e Tecnologia – Cadeia de Valor Ferrosos

Rodrigo Dutra Amaral
Gerente Executivo de Licenciamento Ambiental, Estudos e Espeleologia – Cadeia de Valor Ferrosos

Giupponia chagasi
Rodrigo Lopes Ferreira

prefácio

A publicação da obra "*Essai sur les problèmes biospéologiques*", em 1907, pelo zoólogo romeno Emil G. Racovitza, é considerada como um marco importante no estabelecimento da Bioespeleologia mundial (do grego *bios* = vida; *spelaion* = caverna; *logos* = estudo). Atualmente, o termo Biologia Subterrânea é o mais usual e pode ser definido como a ciência que se dedica ao estudo dos organismos que vivem no meio subterrâneo, assim como das interações entre as espécies e relações entre organismos e ambiente. Isto porque o ambiente subterrâneo é complexo e amplo, sendo as cavernas nossa principal "janela", mas apenas um dos ambientes que compõem esse mosaico de ecossistemas. Sendo assim, o meio subterrâneo compreende o conjunto de cavidades naturais subterrâneas interconectadas do subsolo, de tamanhos variáveis, formados por grandes redes de espaços heterogêneos e que podem ser preenchidos por ar ou água.

Atualmente, temos catalogadas aproximadamente 22 mil cavernas no território brasileiro, com potencial para mais de um milhão de ocorrências, conforme as estimativas mais recentes. Em relação à fauna, temos pelo menos 591 espécies descritas a partir de holótipos coletados nesses ambientes, das quais 283 são consideradas troglóbias, ou seja, espécies endêmicas que evoluíram e possuem adaptações específicas para sobreviverem nesses ecossistemas singulares. No entanto, ainda existem centenas de espécies já conhecidas à espera de sua descrição científica, além de um número incalculável de espécies a serem descobertas.

Nesse contexto, reunimos em 22 capítulos as informações mais atualizadas sobre os principais grupos da fauna cavernícola do Brasil, além de cinco capítulos iniciais que trazem aspectos históricos, legislação, dinâmica ecossistêmica e áreas da ciência ainda pouco exploradas, como a biologia molecular e a microbiologia. Consolidar todo o conhecimento disponível nesta obra foi uma tarefa intrincada, tendo em vista o aumento expressivo na quantidade de profissionais que estão especializando-se e dedicando-se ao estudo da nossa biodiversidade subterrânea, que por consequência, tem resultado no aumento expressivo de publicações sobre novas espécies. É indiscutível a capacidade de produção de nossos pesquisadores, que certamente possuem notório destaque no cenário internacional. Portanto, torna-se fundamental o investimento de recursos financeiros na formação de especialistas, na implantação e manutenção de infraestrutura dos atuais e de novos centros de pesquisa, bem como investimentos para a manutenção de nossas valiosas coleções científicas. Somente assim, poderemos continuar produzindo conhecimento de alta qualidade sobre nossas cavernas e outros ambientes subterrâneos.

Assim, esperamos que esta obra seja uma importante referência para todos aqueles que se dedicam ao estudo da fauna cavernícola do Brasil, seja no âmbito da pesquisa acadêmica, do licenciamento ambiental ou em atividades junto aos grupos de espeleologia. Esperamos ainda que ela permita a todos os leitores uma bela viagem em uma pequena parte de nossas maravilhosas cavernas e da vida que ali coexiste.

Robson de Almeida Zampaulo
Gerência de Espeleologia e Tecnologia – Vale
Grupo de Estudos Ambientais da Serra do Mar – GESMAR
Observatório Espeleológico – OE

Caverna B05 - Doresópolis (MG)
André Bernardes Machado

índice

22 **1.** Evolução do conhecimento

58 **2.** Dinâmica Trófica

82 **3.** Guano

104 **4.** Diversidade dos microbiomas cavernícolas

130 **5.** Ferramentas moleculares

INVERTEBRADOS

146 **6.** Acari

170 **7.** Amphipoda

194 **8.** Araneae

210 **9.** Chilopoda

222 **10.** Coleoptera

246 **11.** Collembola

264 **12.** Diplopoda

284 **13.** Diptera - Psychodidae

304 **14.** Gastropoda

316 **15.** Hemiptera - Auchenorryncha

340 **16.** Hemiptera - Heteroptera

362 **17.** Isopoda

388 **18.** Onychophora

402 **19.** Opiliones

418 **20.** Orthoptera

434 **21.** Palpigradi

450 **22.** Platyhelminthes

466 **23.** Pseudoscorpiones

VERTEBRADOS

490 **24.** Anfíbios e Répteis

510 **25.** Aves

546 **26.** Morcegos

570 **27.** Peixes

Caverna Terra Ronca – São Domingos (GO)
Ataliba Coelho

1

História e evolução do conhecimento sobre a fauna cavernícola do Brasil

ROBSON DE ALMEIDA ZAMPAULO
Gerência de Espeleologia e Tecnologia – Vale
Grupo de Estudos Ambientais da Serra do Mar – GESMAR
Observatório Espeleológico – OE

MATHEUS HENRIQUE SIMÕES
Gerência de Espeleologia e Tecnologia – Vale

O início da Biologia Subterrânea no contexto mundial

A história da Biologia Subterrânea no Brasil é recente quando comparada a outros países, em especial os da Europa e da América do Norte (BARR, 1968; CAMACHO, 1992; PACKARD, 1888; ROMERO, 2009; SHAW, 1992; VANDEL, 1964). Os primeiros registros escritos de espécies cavernícolas no mundo correspondem a algumas espécies de anfípodes e peixes que, apesar de datarem do século XVI, algumas foram descritas apenas recentemente, como o peixe chinês *Sinocyclocheilus hyalinus*, descoberto em 1540 e descrito apenas em 1994 (CHEN *et al*., 1994; MA, ZHAO, YANG, 2019). Outro importante apontamento corresponde ao registro pré-histórico de um grilo cavernícola com morfologia muito semelhante ao gênero *Troglophilus* Krauss, 1879, precisamente entalhado em um osso de bisão encontrado na caverna La grotte des Trois-Frères, na França (CHOPARD, 1928).

No entanto, o mais emblemático animal cavernícola já registrado até os dias de hoje corresponde a uma espécie de salamandra cega e despigmentada, descoberta no século XVII, pelo barão Janez Vajkard Valvasor (VALVASOR, 1689) e descrita quase 80 anos depois como *Proteus anguinus,* pelo médico e naturalista austríaco Josephus Nicolaus Laurenti, em 1768. Esta salamandra corresponde à primeira espécie cavernícola (troglóbia) descrita para o mundo. Mais de três séculos desde a sua descrição, inúmeros estudos foram realizados com esta espécie símbolo da Biologia Subterrânea mundial e peça importante nas pesquisas científicas de naturalistas renomados, como Carl Linnaeus, George Cuvier, Jean-Baptiste de Lamarck e Charles Darwin (ALJANČIČ, 2019).

Enquanto os estudos sobre a fauna cavernícola eram impulsionados pela exploração de grandes sistemas em algumas regiões do mundo (*e.g.* Mammoth Cave, nos Estados Unidos, e o Sistema Postojna-Planina, na Eslovênia) e pela publicação de novas espécies, como por exemplo *Dolichopoda palpata* (Sulzer, 1776); *Eurycea lucifuga* Rafinesque, 1822; *Leptodirus hochenwartii* Schmidt, 1832; *Amblyopsis spelaea* DeKay, 1842; *Stalita taenaria* (Schiödte, 1847) e *Niphargus stygius* (Schiødte, 1847), inusitadamente a primeira referência científica para uma espécie cavernícola na América do Sul, também é contemporânea a este período, e corresponde à descrição do guácharo *Steatornis caripensis* Humboldt, 1817, uma ave descrita para cavernas da Venezuela. Trata-se do único representante da família Steatornithidae Bonaparte, 1843, que, assim como os morcegos, possui a capacidade de orientar-se no escuro por ecolocalização, o que lhe permite ter hábitos noturnos, abrigar-se e reproduzir em zonas afóticas de cavernas (ROJAS *et al*., 2004). Hoje, sua distribuição é conhecida para outros países, como Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana, Panamá, Peru, Trindade e Tobago e Brasil (BRINKLØV *et al*., 2013; CISNEROS-HEREDIA *et al*., 2012).

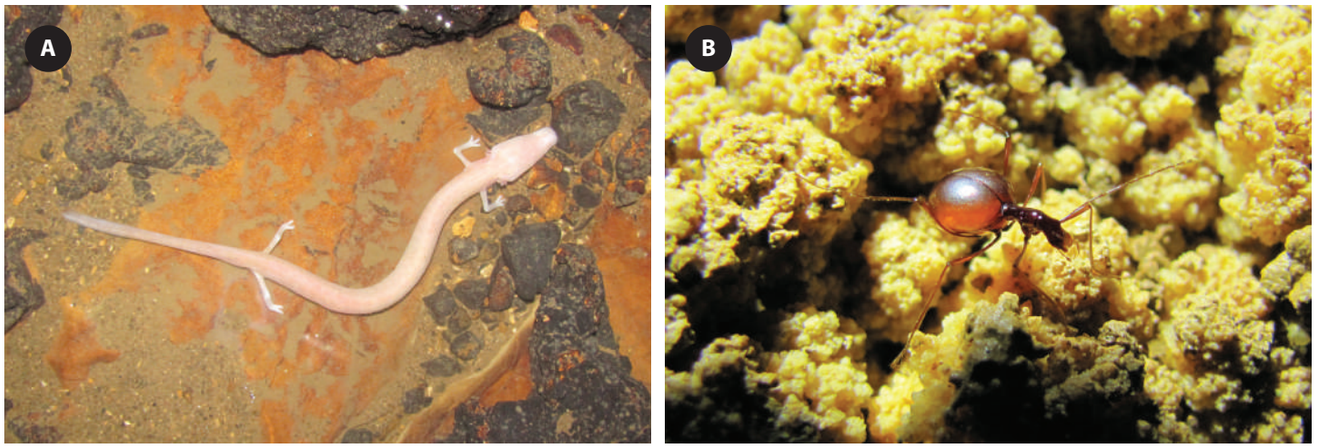


Figura 1. A) *Proteus anguinus* Laurenti, 1768, primeira espécie troglóbia descrita no mundo; **B)** *Leptodirus hochenwartii* Schmidt, 1832, primeira espécie de invertebrado troglóbio descrito no mundo. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

Nos séculos XVIII e XIX, dezenas de espécies cavernícolas foram descritas para a Europa e América do Norte e, apesar das primeiras propostas de classificação da fauna cavernícola terem sido criadas por Schiödte (1849), Schiner (1854) e Joseph (1882), o termo Bioespeleologia somente seria introduzido em 1904, pelo francês Armand Viré (VIRÉ, 1904). Armande Viré (1869 -1951) foi um grande espeleólogo e colaborador de Édouard-Alfred Martel (pai da espeleologia), tendo participado de explorações em diferentes regiões cársticas da Europa. Três anos depois, em 1907, o advogado e zoólogo romeno Emil Gustave Racovitza (1868-1947, "pai da Bioespeleologia moderna") publicou uma das mais importantes obras da Bioespeleologia mundial – "*Essai sur les problèmes biospéologiques*" (Ensaio sobre os problemas bioespeleológicos) – trazendo, neste momento, uma abordagem moderna a esta ciência e desmitificando uma série de generalizações incorretas vigentes à época (MARTÍNEZ-GIL *et al*., 2007).

Outro marco importante da história dessa ciência, corresponde à criação do *Laboratoire Souterrain de Moulis* (Centre National de la Recherche Scientifique – CNRS), em 1948 na França, sendo este, provavelmente, o mais famoso exemplo de uma estrutura de apoio à pesquisa *in loco* do mundo (MAMMOLA *et al*., 2021). Idealizado por René Jeannel (1879-1965) e implantado por Albert Vandel (1894-1980), trata-se de uma grande infraestrutura de pesquisa associada à caverna de mesmo nome que permitiu o estudo de diferentes organismos cavernícolas em seu ambiente natural, incluindo pesquisas sobre o desenvolvimento e ciclo reprodutivo do *P. anguinus*. Outros modelos de laboratórios subterrâneos foram implantados em diferentes regiões do mundo, inclusive no Brasil, cujo experimento foi realizado no Sistema Areais, no estado de São Paulo. Finalmente, em 1965, Vandel publica a obra "*Biospéologie, la biologie des animaux cavernicoles*" (Bioespeleologia, a biologia dos animais cavernícolas), sendo uma obra de referência até os dias atuais.

Os primeiros estudos sobre a fauna cavernícola no Brasil

No Brasil, a primeira publicação de uma espécie proveniente de cavernas corresponde a um Passeriformes – *Scytalopus speluncae* (Ménétries, 1835) (Rhinocryptidae) – coletado em uma caverna carbonática (Gruta da Pedra ou Casa de Pedra) de São João del-Rei, em Minas Gerais (RAPOSO *et al*., 2012). Por sua vez, entre os invertebrados, o registro mais antigo é o opilião troglófilo *Eusarcus hastatus*, descrito em 1884 pelo aracnólogo dinamarquês William Emil Sørensen (1848-1916) e coletado na caverna Lapa Vermelha, município de Pedro Leopoldo, também em Minas Gerais. No entanto, foi somente na primeira metade do século XX que um número maior de espécies coletadas em cavernas foram descritas, entre elas o peixe *Pimelodella kronei* (Miranda Ribeiro, 1907); os dípteros *Lutzomyia cavernicola* Costa-Lima, 1932, *Bruchomyia brasiliensis* Alexander, 1940 e *Micropygomyia peresi* (Mangabeira-Filho, 1942); os grilos *Eidmanacris speluncae* (Mello-Leitão, 1937) e *Endecous cavernicolus* Costa-Lima, 1940; o amblipígio *Trichodamon froesi* Mello-Leitão, 1940; os diplópodes *Leodesmus yporangae* Schubart, 1946 e *Yporangiella stygius* Schubart, 1946; a aranha *Ctenus fasciatus* Mello-Leitão, 1943; o opilião *Daguerreia inermis* Soares & Soares, 1947 e o heteróptero *Amilcaria lapinhaensis* (Wygodzinsky, 1950). Além destes, vale destacar a descrição do bagre *Phreatobius cisternarum* Goeldi, 1905 que, apesar de não ser cavernícola, trata-se de uma espécie subterrânea encontrada em cisternas pouco profundas, na periferia da cidade de Belém e na Ilha de Marajó, bacia amazônica (MURIEL-CUNHA; PINNA, 2005).

Embora *P. cisternarum* tenha sido de fato o primeiro animal subterrâneo descrito para o Brasil, o "peixe cego de Iporanga" – *Pimelodella kronei* – certamente corresponde à descoberta mais expressiva e é considerada um marco na Biologia Subterrânea do país. Esta espécie é ainda tratada como o primeiro animal cavernícola troglóbio descrito para a América do Sul, tendo sido o estudo publicado no mesmo ano em que Emil Racovtiza publicaria a obra "*Essai sur les problèmes biospéologiques"*. Cego e despigmentado, esse peixe é endêmico de um dos mais importantes sistemas subterrâneos (conjunto de cavernas) do Brasil, o sistema Areias. Com mais de 7km de extensão e mais de cem anos de pesquisas (TRAJANO, 2006), o sistema Areias está localizado no município de Iporanga, no sul do estado de São Paulo, possui atualmente 28 espécies troglóbias e é considerado um dos *hotspots* de biodiversidade subterrânea da América do Sul (SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2016; TRAJANO, 2006).

Ainda em relação à *P. kronei,* parte importante do processo de descoberta desta espécie é atribuída a um dos precursores da

espeleologia brasileira, o alemão Sigismund Ernst Richard Krone (1861-1917), responsável pela coleta dos exemplares utilizados em sua descrição. Richard Krone era um naturalista alemão que viveu na região do Vale do Ribeira (estado de São Paulo), no final do século XIX e início do século XX e foi responsável pela sistematização do primeiro cadastro de cavernas brasileiras, organizando uma lista com 41 cavernas desta região entre os anos de 1897 e 1909 (KRONE, 1898, 1909). Posteriormente, ainda na primeira metade do século XX, essa espécie foi alvo de um importante estudo conduzido pelo geneticista Crodowaldo Pavan que, em sua tese de doutorado, estudou aspectos morfológicos, comportamentais e evolutivos dessa espécie (PAVAN, 1946).

Posteriormente, um estudo muito interessante realizado ainda na década de 1950 corresponde à publicação do pesquisador Augusto Ruschi em cavernas carbonáticas do estado do Espírito Santo – Grutas do Limoeiro (município de Castelo) e do Monte Líbano (município de Cachoeiro do Itapemirim). Neste trabalho, além de realizar um inventário e apresentar ilustrações das espécies de morcegos encontrados nestas cavernas, o autor ainda avalia aspectos relacionados à fidelidade do abrigo e à ocorrência de outras espécies de vertebrados (incluindo aves), trata de aspectos geológicos destes ambientes, bem como comenta sobre o potencial turístico e estado de conservação destas cavernas (RUSCHI, 1952). Augusto Ruschi (1915-1986) é considerado "Patrono da Ecologia do Brasil" e foi um importante naturalista. Pesquisador do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ) e criador do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (MBML), em Santa Teresa (estado do Espírito Santo), ele chegou a coletar morcegos em dezenas de cavernas daquele estado, contribuindo, inclusive, com estudos sobre aspectos epidemiológicos relativos à transmissão da raiva (MAIA; FRANCO, 2021).

A partir da segunda metade do século XX, inúmeros trabalhos de taxonomia foram realizados, sendo estes resultantes, principalmente, do estudo de material biológico coletado durante expedições realizadas por bioespeleólogos estrangeiros em cavernas da região Sudeste do Brasil, como a Gruta da Tapagem (Caverna do Diabo) e o Sistema Areais, ambas localizadas no Vale do Ribeira. Entre eles, destaca-se o bioespeleólogo suíço Pierre Strinati, que visitou cavernas em aproximadamente 70 países e descobriu centenas de novas espécies, publicando vários artigos científicos e livros, sendo responsável, inclusive, pelas primeiras publicações sobre a composição da fauna de algumas cavernas brasileiras (SOUZA *et al*., 2019; STRINATI, 1971; 1975).

Entre os anos de 1950 e 1975, foram descritas aproximadamente duas dezenas de espécies cavernícolas no Brasil, das quais, pelo menos metade foi coletada por Pierre Strinati, incluindo algumas nomeadas em sua homenagem. Dentre as espécies descritas para este período, temos diplópodes *Obiricodesmus rupestris* Schubart, 1956*, Sandalodesmus stramineus* Schubart, 1956, *Leptodesmus ravus* Schubart, 1956, *Peridontodesmella alba* Schubart, 1957 e *Pseudonannolene strinatii* Mauries, 1974; opiliões *Eugyndes patellaris* Soares, 1966, *Eusarcus maquinensis* Soares, 1966, *Spaeleoleptes spaeleus* Soares, 1966 e *Pachylospeleus strinatii* Silhavy, 1974; o grilo *Strinatia brevipennis* Chopard, 1970; o pseudoescorpião *Pseudochthonius strinatii* Beier,1969; o besouro *Schizogenius ocellatus* Whitehead, 1972; aeglídeos *Aegla cavernicola* Turkay, 1972 e *Aegla strinatii* Turkay, 1972, e o anfípoda *Spelaeogammarus bahiensis* Brum, 1975. É importante destacar ainda nesta fase a descrição de uma terceira espécie de peixe troglóbio para o país, *Stygichthys typhlops* Brittan & Bohlke, 1965 (Characiformes) que, apesar de não ser uma espécie cavernícola, assim como *P. cisternarum*, trata-se de um peixe extremamente especializado ao ambiente subterrâneo e encontrado em cisternas na região norte de Minas Gerais. Esta espécie é considerada como deficiente de dados pela União Internacional para a Conservação da Natureza – IUCN e "Em Perigo" pela lista oficial de espécies ameaçadas de extinção do Brasil (BRASIL, 2022; IUCN, 2022; MOREIRA *et al.*, 2010; ROMERO; MCLERAN, 2000).

Outro importante marco na década de 1970 foi a tentativa de implantação do primeiro e, até o momento, único laboratório subterrâneo instalado no Brasil. Este experimento foi construído na ressurgência do Sistema Areias (Gruta Laboratório), no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), em 1974, e foi coordenado pelo espeleólogo francês Guy-Christian Collet (1929-2004) e inspirado em experiências internacionais como o Laboratório de Moulis na França (COLLET, 1985). Além de estudos biológicos, este laboratório tinha o objetivo de realizar pesquisa sobre microclima e gênese de espeleotemas, por exemplo.

Finalmente, para este período, ainda vale destacar a publicação de dois trabalhos científicos relativos à araneofauna cavernícola brasileira. O primeiro, publicado por Brignoli (1972), traz um compilado sobre aranhas coletadas por Pierre Strinati, em cavernas da América do Sul (Argentina, Brasil, Uruguai e Venezuela). O segundo, publicado no periódico "Memórias do Instituto Butantan", em 1975, traz um compilado de registros de três espécies de aranhas coletadas por integrantes do Centro Excursionista Universitário – CEU, em cavernas calcárias da região de Iporanga (estado de São Paulo) e inclui a redescrição de *Ctenus fasciatus* Mello-Leitão, 1943 (EICKSTEDT, 1975).

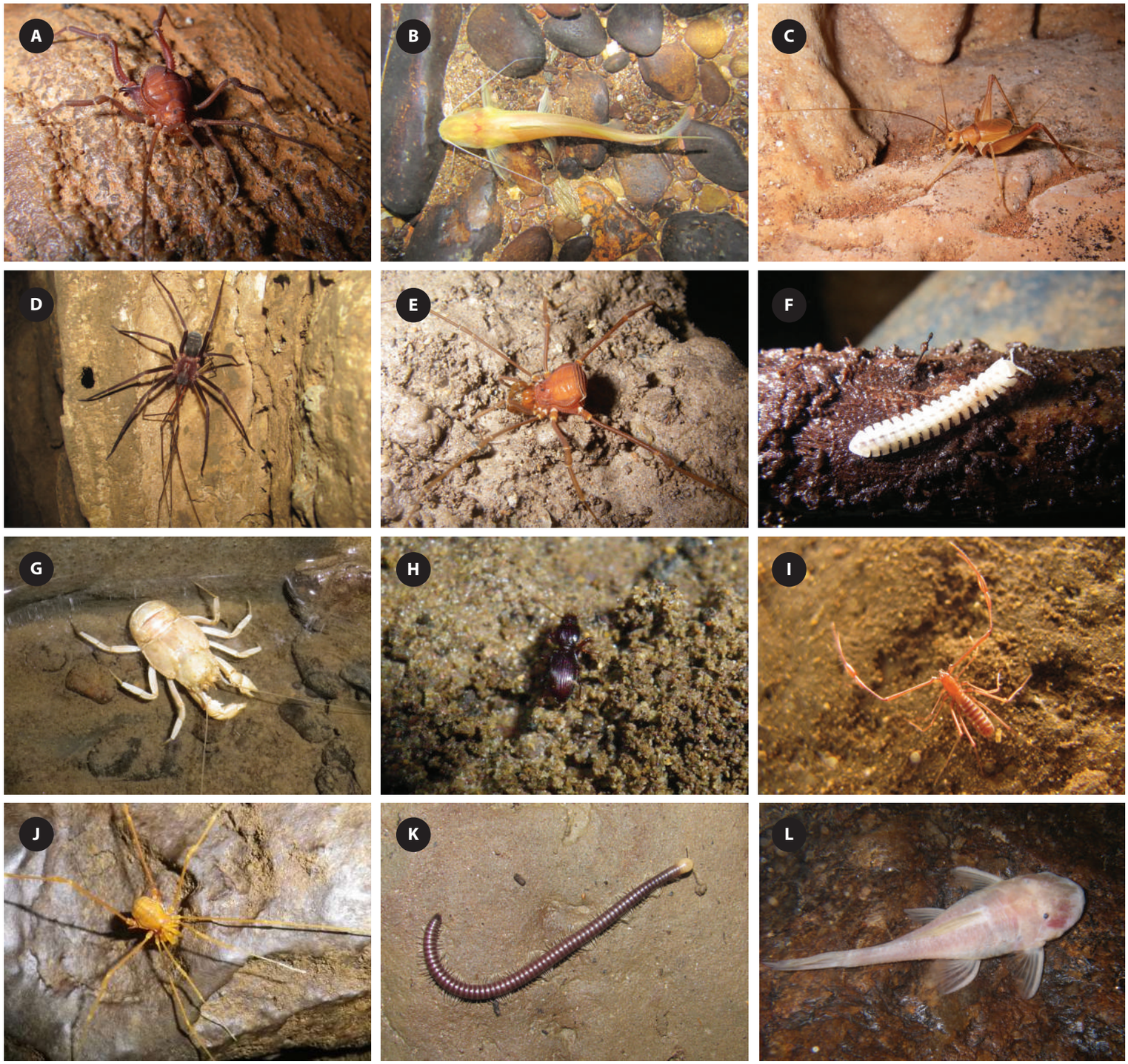


Figura 2. Espécies históricas descritas para cavernas brasileiras. **A)** *Eusarcus hastatus* Sorensen, 1884; **B)** *Pimelodella kronei* (Miranda Ribeiro, 1907); **C)** *Endecous cavernicolus* Costa-Lima, 1940; **D)** *Ctenus fasciatus* Mello-Leitão, 1943; **E)** *Daguerreia inermis* Soares & Soares, 1947; **F)** *Yporangiella stygius* Schubart, 1957; **G)** *Aegla cavernicola*, Turkay, 1972; **H)** *Schizogenius ocellatus* Whitehead, 1972; **I)** *Spelaeobochica muchmorei* Andrade & Mahnert, 2003; **J)** *Pachylospeleus strinatii* Šilhavý, 1974; **K)** *Pseudonannolene strinatii* Mauries, 1974; **L)** *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1986. Fotos: A, C, E-H, J, L (Robson de A. Zampaulo); B, I, K (Rodrigo L. Ferreira).

Figura 3. Imagens históricas da implantação e do aspecto geral do laboratório subterrâneo construído na ressurgência do Sistema Areias (Gruta Laboratório) no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) durante a década de 1970. Fotos: Acervo Guy-Christian Collet/Sociedade Brasileira de Espeleologia (SBE).

As décadas de 1980 e 1990 e a implantação dos principais centros de pesquisa no país

Já na década de 1980, a publicação realizada pela Dra. Eliana Maria Beluzzo Dessen e colaboradores do Centro Excursionista Universitário – CEU é considerada um marco importante na Biologia Subterrânea brasileira e reúne informações sobre a fauna de 28 cavernas de cinco regiões cársticas do país (DESSEN *et al*., 1980). Também é interessante destacar que, em 1979, esta mesma autora publicou uma nota na revista "Espeleo-Tema", da Sociedade Brasileira de Espeleologia (SBE), destacando a importância de organização da Bioespeleologia no país, estando entre suas principais recomendações: i) Divulgação e publicação científica para formação de novos profissionais interessados por esta ciência; ii) Organização de uma base de dados unificada que permitiria o planejamento adequado de pesquisas futuras; iii) O intercâmbio e colaboração entre diferentes grupos de pesquisas e; iv) A participação de taxonomistas em pesquisas sobre a fauna subterrânea (DESSEN, 1979).

Posteriormente, trabalhos relevantes sobre a composição e estrutura de comunidades cavernícolas foram realizados em diferentes áreas cársticas do país (CHAIMOWICZ, 1984, 1986; GNASPINI-NETO, 1989; GNASPINI; TRAJANO, 1994; GODOY, 1986; PINTO-DA-ROCHA, 1994, 1995; TRAJANO, 1984, 1987, 1989; TRAJANO; GNASPINI, 1991; TRAJANO; GNASPINI-NETO, 1986; TRAJANO; MOREIRA, 1991). Nesse período, aproximadamente 40 espécies foram descritas de diferentes táxons, entre elas espécies de anfípodes, besouros, colêmbolos, crustáceos, diplópodes,

dípteros, escorpiões, isópodes, peixes, grilos e traças.

Na década de 1990, importantes grupos de pesquisas consolidaram-se em algumas das principais instituições do país, entre os quais vale destacar aqueles atrelados ao Instituto de Biociências (IB) da Universidade de São Paulo – USP, coordenados pela Dra. Eleonora Trajano e pelos Doutores Pedro Gnaspini e Ricardo Pinto-da-Rocha. Esta tríade foi responsável pela orientação de dezenas de trabalhos acadêmicos sobre fauna cavernícola, especialmente nas décadas de 1990 e 2000, e pela formação de renomados bioespeleólogos e taxonomistas. Entre eles, podemos destacar aqueles que deram continuidade a esta linha de pesquisa como a Dra. Maria Elina Bichuette, hoje coordenadora do Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES (http://www.lesbio.ufscar.br/) da Universidade de São Carlos – UFSCar e da Dra. Leila Aparecida Souza, hoje pesquisadora na Universidade Estadual do Ceará – UECE.

Posteriormente, outros grupos também consolidaram-se, como o Laboratório de Sistemática de Collembola e Conservação, coordenado pelo Dr. Douglas Zeppelini, na Universidade Estadual da Paraíba – UEPB e o Laboratório de Coleções Zoológicas do Instituto Butantan, coordenado pelo Dr. Antônio Domingos Brescovit. Apesar destes não serem grupos de pesquisa específicos de fauna subterrânea, destacam-se pelo número expressivo de espécies cavernícolas publicadas nos últimos 20 anos. Finalmente, vale destaque para o Centro de Pesquisas em Biologia Subterrânea – CEBS da Universidade Federal de Lavras – UFLA, coordenado pelos pesquisadores Dr. Rodrigo Lopes Ferreira e Dr. Marconi Souza-Silva, hoje um dos principais centros de pesquisas em Biologia Subterrânea com publicações nas áreas de Ecologia, Microbiologia, Taxonomia, Paleontologia e Educação Ambiental (http://www.biologiasubterranea.com.br). O CEBS e LES atualmente correspondem aos dois principais centros de pesquisa em Biologia Subterrânea do país, responsáveis pela descoberta e descrição de uma parcela expressiva da fauna cavernícola brasileira e formação de inúmeros especialistas nesta linha de pesquisa. Além disso, dentre as principais coleções zoológicas, a Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA) e o Museu de Zoologia da USP (MZUSP) atualmente possuem aproximadamente 50% dos holótipos das espécies descritas para cavernas do Brasil. Considerando as coleções do Instituto Butantan e da Universidade Estadual da Paraíba (UEPB), estas instituições em conjunto detêm 70% dos holótipos cavernícolas do país. Desta forma, considera-se fundamental o investimento na consolidação e manutenção destas e de outras coleções que salvaguardam parte significativa da biodiversidade subterrânea do Brasil.

Ainda para este período, é relevante destacar a valiosa contribuição da Dra. Eleonora Trajano e da Dra. Maria Elina Bichuette para o conhecimento da ictiofauna cavernícola do Brasil. Atualmente são conhecidas 37 espécies de peixes troglóbios para o país, das quais 22 espécies foram descritas, o que representa a segunda maior diversidade de peixes subterrâneos do mundo, atrás apenas da China (BICHUETTE, 2021; NIEMILLER *et al.*, 2019).

Além do estabelecimento desses e de outros grupos de pesquisa, alterações na legislação espeleológica nos últimos 15 anos foram fundamentais para um incremento significativo nos estudos espeleológicos no contexto do licenciamento ambiental, bem como o investimento em pesquisas, o que tem proporcionado uma significativa evolução do conhecimento sobre a fauna cavernícola do país, como será abordado a seguir.

Alterações na legislação espeleológica brasileira e sua influência sobre o conhecimento da fauna cavernícola

A despeito das cavernas serem parte integrante do Meio Ambiente e que já deveriam ter seu uso regulamentado desde os primeiros atos regulatórios no Brasil, foi nas décadas de 1960 e 1970 que a preservação ambiental começou a ganhar maior importância. Neste período, o país passou a ser signatário de acordos internacionais sobre o tema e a publicar legislações para proteção desses bens, por exemplo, o Decreto Nº 58.054, de 23 de março de 1966, que "Promulga a Convenção para a proteção da flora, fauna e das belezas cênicas dos países da América" (BRASIL, 1966), a Lei de Proteção da Fauna Nº 5.197, de 3 de janeiro de 1967 (BRASIL, 1967) e a participação na Convenção de Estocolmo de 1972.

Em 1987, é publicada a Resolução Nº 005 do Conselho Nacional do Meio Ambiente (CONAMA) que, considerando a necessidade de implantar o Programa Nacional de Proteção ao Patrimônio Espeleológico, elaborado pela Comissão Especial instituída através da Resolução CONAMA Nº 009, de 24 de janeiro de 1986, estabelece dez ações fundamentais para a proteção do patrimônio espeleológico brasileiro, entre as quais ações de proteção ao bagre cego de Iporanga (*P. kronei*), a obrigatoriedade de elaboração de Estudo de Impacto Ambiental nos casos de empreendimentos potencialmente lesivos ao Patrimônio Espeleológico Nacional e a execução de levantamentos espeleológicos na região de Carajás e em Altamira (estado do Pará) para proteção das, até então, "raras cavernas de minério de ferro e arenito existentes nestas duas regiões". Posteriormente, as cavernas passaram a ser consideradas como bens da União e Patrimônio Cultural Brasileiro, conforme Constituição Federal de 1988 e Decreto Federal 99.556 de 1990 (BRASIL, 1988; 1990).

Vale ressaltar que alguns bens importantes e de interesse econômico (água, minério de ferro e calcário, por exemplo) es-

tão localizados em regiões de alto potencial para ocorrência de cavernas e/ou em litologias ainda pouco estudadas até aquele momento – cavernas em rochas ferríferas, por exemplo. Apesar de em 1988 ter sido apresentado o primeiro relato de biologia das cavernas da região da Serra dos Carajás, estado do Pará (MOREIRA; PAIVA, 1988), até o momento não existia nenhum estudo mais robusto no Brasil sobre a fauna de cavernas em litologia ferrífera. A primeira publicação mais consistente foi realizada por Ferreira (2005) para a região do Quadrilátero Ferrífero, em Minas Gerais, como resultado de estudos para licenciamento ambiental em áreas da antiga Minerações Brasileiras Reunidas (MBR). Este trabalho descreveu uma fauna bastante diversificada, com dezenas de espécies troglóbias e, de certa forma, inesperadas, uma vez que as cavernas nesta litologia possuem pequenas dimensões, sendo poucas (proporcionalmente ao número de cavernas conhecidas atualmente, cerca de 3.000 mil cavernas – CECAV, 2020) as cavernas que realmente possuem zonas afóticas. Sendo assim, a implementação de alternativas que permitissem conciliar a preservação do patrimônio espeleológico e o desenvolvimento socioeconômico tornaram-se necessárias.

Dessa forma, nos anos seguintes, quase uma dezena de atos regulatórios foram publicados. A principal alteração foi apresentada pelo Decreto Federal 6.640 de 2008, que deu nova redação ao Decreto Federal 99.556 de 1990. Neste Decreto, foi estabelecida a possibilidade de impactos negativos irreversíveis em cavidades naturais subterrâneas (cavernas). O documento trouxe a obrigatoriedade de estudos prévios para a classificação das cavernas de acordo com seu grau de relevância, seguindo as diretrizes apresentadas em instruções normativas publicadas posteriormente. Nesse contexto, apenas cavernas classificadas como de Máxima Relevância continuaram protegidas. Esta alteração foi duramente criticada e considerada um retrocesso para a conservação de cavernas no país (FIGUEIREDO *et al.,* 2010). De fato, vale ponderar que a nova legislação passou a ser "permissiva" e, naquele momento, não era possível saber quais seriam as reais consequências dessa decisão sobre o patrimônio espeleológico brasileiro. Do ponto de vista da biodiversidade subterrânea, a perda de habitats com a supressão de cavernas e maciços rochosos tornou-se um dos pontos de maior preocupação pois, até aquele momento, não era possível quantificar os impactos decorrentes dessa mudança.

No entanto, por outro lado, a obrigatoriedade de estudar as cavernas fez com que o conhecimento sobre a fauna cavernícola brasileira evoluísse de forma exponencial, principalmente em decorrência da maior disponibilidade de recursos (financeiros e humanos) para estudos de licenciamento, pesquisas e a descrição de novas espécies. A Instrução Normativa MMA Nº 2, de 30 de agosto de 2009 (BRASIL, 2009), que regulamentou a aplicação do Decreto Federal 6.640, de 2008, trouxe a exigência de amostragens sazonais em pelo menos dois períodos (seco e chuvoso) e os parâmetros que deveriam ser avaliados, tais como, presença de espécies troglóbias, riqueza, abundância, presença de táxons novos, espécies raras e ameaçadas de extinção.

Dessa forma, essas alterações na legislação e a necessidade de incentivos por parte do setor privado podem ter, direta ou indiretamente, acelerado a descoberta e a descrição de novas espécies, uma vez que a Instrução Normativa Nº2 de 2009 vedava, inclusive, a ocorrência de impactos negativos irreversíveis em cavernas com a presença de táxons novos até a sua descrição formal, por meio da publicação de artigo científico. Portanto, a ocorrência de táxons novos obrigava a descrição dessas novas espécies, o que aumentou o incentivo do setor privado tanto para a publicação das espécies, quanto para a formação de especialistas nos diferentes grupos taxonômicos, organização de coleções científicas e maior celeridade nas publicações.

Consultando os artigos de descrição das espécies listadas nesse capítulo (Tabela 2), é possível observar que até 1990 a descrição de uma nova espécie demorava, em média, 10 anos para ser publicada. Entre a década de 1990 e 2010, o tempo diminuiu para cerca de seis anos. Nas últimas duas décadas, espécies novas passaram a ser descritas, em média, três anos após sua descoberta. Além disso, alguns artigos têm descrito várias espécies em uma mesma publicação, resultado de coleções organizadas e um grande volume de material depositado nessas instituições. Como exemplo, Cipola *et al*. (2020) descreveram 23 espécies da ordem Collembola (gênero *Pseudosinella* Schaeffer, 1897) em uma única publicação. Outro grupo taxonômico que teve um número elevado de espécies descritas por trabalhos desta natureza são as aranhas. Brescovit *et al*. (2018), Brescovit e Cizauskas (2019) e Passanha *et al*. (2019) descreveram, respectivamente, sete espécies do gênero *Ochyrocera* Simon, 1892, sete do gênero *Matta* Crosby, 1934 e seis do gênero *Tonton* Passanha, Cizauskas & Brescovit, 2019.

Outra forma de geração de conhecimento por meio da iniciativa público-privada é o aporte de recursos financeiros provenientes de compensações espeleológicas direcionadas para estudos sobre a fauna subterrânea brasileira, seja através de editais para projetos de pesquisas ou bolsas de pós-graduação. Muitas espécies foram descritas a partir de ações desta natureza, além de pesquisas mais gerais com abordagens ecológicas. Um dos exemplos recentes é o estudo de Rabelo *et al*. (2018), onde os autores, a partir do mapeamento de vulnerabilidade de algumas áreas, propuseram 48 cavernas do centro-norte de Minas Gerais como prioritárias para conservação. Além disso, neste

trabalho, os autores identificaram 86 espécies troglóbias, sendo a maioria desconhecida até aquele momento.

No entanto, em janeiro de 2022, ocorreu a última modificação relevante na legislação que trata do patrimônio espeleológico. A publicação do Decreto Federal Nº 10.935 tornou possível o impacto negativo irreversível (incluindo a supressão) de cavernas de Máxima Relevância, ou seja, as cavernas com os atributos mais singulares previstos na legislação. Todavia, este Decreto encontra-se parcialmente suspenso pelo Supremo Tribunal Federal – STF. Nesse novo contexto, apenas cavernas com espécies raras ou ameaçadas de extinção estariam protegidas, uma vez que este novo decreto não considera permissível a perda líquida de espécies, ou seja, sua extinção (BRASIL, 2022).

Evolução no número de espécies descritas para o Brasil

Diante desse contexto de organização de grupos de pesquisa em Biologia Subterrânea e de mudanças na legislação ao longo tempo, neste item pretendemos apresentar um levantamento sistematizado do número de espécies descritas a partir de holótipos coletados em cavernas brasileiras, incluindo espécies troglóbias e espécies não troglomórficas que podem ser categorizadas nas demais categorias ecológica-evolutivas. Dessa forma, foram também incluídas no presente levantamento espécies comprovadamente subterrâneas, mas que não necessariamente foram coletadas em cavernas, como os peixes dos gêneros *Phreatobius* e *Stygichthys*, por exemplo. Apesar deste levantamento representar o cenário mais refinado sobre a fauna cavernícola brasileira após a publicação de Gallão e Bichuette (2018), obviamente não temos a pretensão de esgotar o assunto. Aqui pretendemos apenas fornecer um cenário geral sobre o tema no país a partir de revisão bibliográfica que considera publicações até julho de 2022.

Em relação ao nível de dependência dessas espécies ao ambiente subterrâneo, vale lembrar que os organismos cavernícolas podem ser classificados de acordo com seu status ecológico-evolutivo. Em geral, todas as classificações propostas são derivadas do Sistema Schiner-Racovitza. Nesse sentido, Sket (2008) apresentou uma revisão sobre o histórico, os conceitos e a aplicabilidade das diferentes categorias.

Embora existam novas abordagens sobre o tema (*e.g.* TRAJANO 2017; TRAJANO & CARVALHO, 2017), no Brasil tem-se aplicado os conceitos utilizados por pesquisadores americanos (*e.g.* BARR, 1968), inclusive em nossa legislação espeleológica. Assim, as espécies cavernícolas são geralmente divididas em quatro categorias: troglóbias, troglófilas, trogloxenas e acidentais. Estas categorias possuem equivalências com as categorias listadas por Sket (2008), conforme apresentado na Tabela 1.

As espécies troglóbias são conhecidas por possuírem adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais relacionadas à vida em ambientes subterrâneos. As adaptações morfológicas foram denominadas de troglomorfismos por Christiansen

Tabela 1. Classificações e definições mais utilizadas para a fauna subterrânea no Brasil.

Sket (2008)		Brasil	
Troglóbio	Forte ligação com ambientes hipógeos	Troglóbio	Ocorrência restrita ao ambiente subterrâneo
Eutroglófilo	Espécie essencialmente epígea capaz de manter uma população subterrânea permanente	Troglófilo	Capazes de completar todo o seu ciclo de vida no meio hipógeo e ou epígeo
Subtroglófilo	Espécie inclinada a habitar perpetuamente ou temporariamente um habitat subterrâneo, mas precisa do habitat epígeo para algumas funções biológicas (*e.g.* alimentação)	Troglóxeno	Obrigatoriamente devem sair das cavernas para completar seu ciclo de vida
Trogloxeno	Espécie que ocorre apenas esporadicamente em um habitat hipógeo e incapaz de estabelecer uma população subterrânea	Acidental	Penetram no ambiente cavernícola, mas não apresentam nenhuma pré-adaptação que proporcione a sua sobrevivência dentro das cavernas

(1962), sendo as principais modificações encontradas nos mais diferentes táxons a redução ou ausência de pigmentação, de olhos e de asas e alongamento de apêndices locomotores e sensoriais (pernas, antenas e outros órgãos sensoriais). É importante ressaltar que várias espécies troglóbias são troglomórficas, mas não todas, como mencionado por Christiansen (2012). Desse modo, torna-se importante conhecer a efetiva distribuição e o habitat ocupado pela espécie antes de definir seu status ecológico-evolutivo, bem como comparar eventuais troglomorfismos de espécies cavernícolas com seus parentes filogenéticos epígeos – para revisão, ver Deharveng e Bedos (2018).

Em virtude das especializações morfológicas, fisiológicas e comportamentais derivadas das pressões seletivas do ambiente subterrâneo, e por possuírem como caraterísticas a distribuição restrita e a baixa abundância populacional, qualquer espécie troglóbia deveria ser considerada, minimamente, como vulnerável à extinção, segundo a *International Union for Conservation of Nature* – IUCN. Entretanto, como existem pouquíssimos estudos sobre a história natural de espécies cavernícolas e nem todas as espécies troglóbias apresentam troglomorfismos evidentes, devemos reconhecer que a classificação de uma espécie pode ser considerada uma atividade complexa e que pode requerer mais investimentos em pesquisa, antes que se torne possível sua categorização (SKET, 2008). Portanto, neste capítulo, a classificação ecológica evolutiva das espécies considerou apenas as informações disponíveis nos artigos originais de descrição ou nos capítulos deste livro.

No total, identificamos 591 espécies descritas para as cavernas do Brasil, das quais 283 (47,9%) são categorizadas como troglóbias e 308 (52,1%) espécies podem ser classificadas nas demais categorias. Considerando a evolução das descrições, é possível identificar dois marcos importantes que aumentaram consideravelmente a lista de novas espécies. O primeiro é o aumento no número de espécies descritas durante a década de 1990 e início dos anos 2000, reflexo da formação dos primeiros grupos de pesquisa em Biologia Subterrânea no país e, por consequência, aumento no número de cavernas amostradas. Até aquele momento, existiam 82 espécies cavernícolas descritas. O segundo, foi a mudança na legislação brasileira que trata da proteção de cavernas (Decreto Federal 6.640, de 2008). Até 2008, existiam 153 espécies

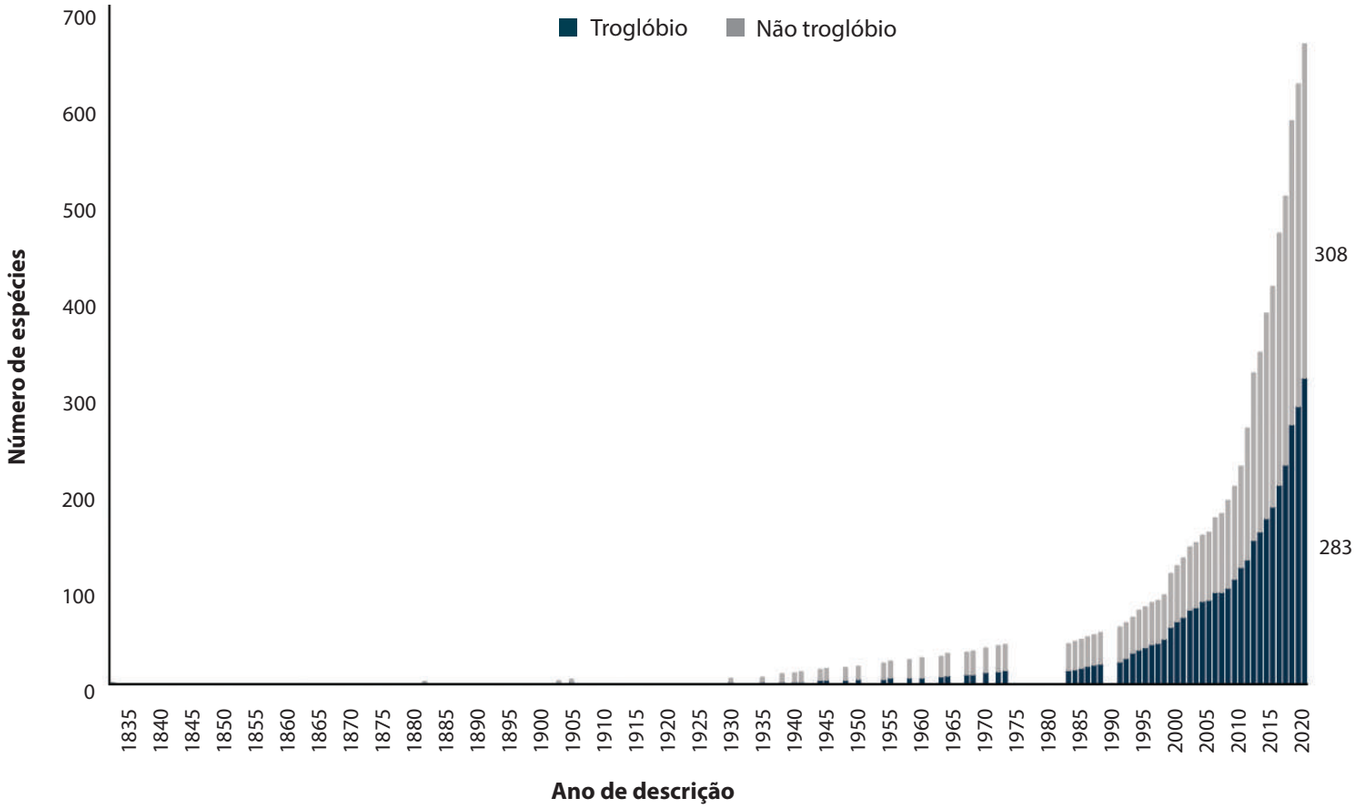


Figura 4. Evolução do número de descrições de espécies subterrâneas no Brasil ao longo de mais de um século de pesquisas. O gráfico evidencia o incremento nas descrições a partir da década de 1990 e depois de 2008, após a publicação do Decreto Federal 6.640.

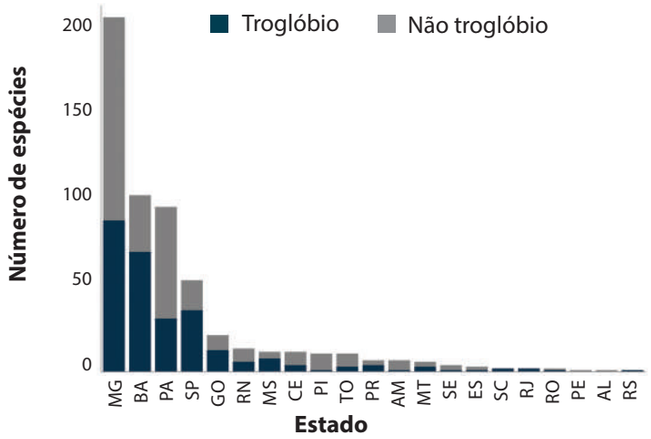


Figura 5. Número de espécies cavernícolas descritas por estado brasileiro e proporção de espécies troglóbias e não troglóbias.

descritas. Quatorze anos depois, esse quantitativo mais que triplicou. A evolução das descrições de táxons cavernícolas a cada ano, desde a primeira espécie, pode ser vista na Figura 4.

As espécies descritas até o momento foram coletadas em cavernas de 21 dos 27 estados do Brasil. Os estados com maior número de espécies descritas são Minas Gerais e Bahia, com 213 (36%) e 106 (17,9%), respectivamente (Figura 5). Estes também são os dois estados com maior número de espécies troglóbias, 91 e 72 respectivamente.

A Figura 6 mostra o resultado do estimador de densidade Kernel (KernelDensity) para a distribuição das localidades tipo das espécies cavernícolas do Brasil. É possível observar que a maior concentração das espécies descritas se sobrepõe com as principais regiões cársticas do Brasil, especialmente o grupo Açungui, na região sul do estado de São Paulo, e os grupos Bambuí e Una (incluindo a Serra do Ramalho), nos estados de Minas Gerais e Bahia. Além destes, vale destaque para as regiões ferríferas de Carajás, no sudeste do estado do Pará, e o Quadrilátero Ferrífero, no centro sul de Minas Gerais. Estas regiões ferríferas somadas representam cerca de 25% das espécies descritas para o Brasil, apesar de possuírem pequena extensão quando comparadas às regiões carbonáticas.

Em relação a litologia, 368 espécies (62,3%) foram descritas para cavernas inseridas em rochas carbonáticas, 141 (23,9%) em rochas de formação ferrífera, 69 (11,7%) em formações siliciclásticas, apenas 11 espécies (1,9%) em cavernas graníticas (Figura 7) e duas espécies (0,3%) em cavernas com o litotipo não identificado. O Sistema Areias, um dos três *hotspot* de biodiversidade subterrânea do Brasil, possui o maior número de espécies descritas, com 19 espécies, número muito superior as demais cavernas, sendo que a segunda caverna com maior número de espécies descritas corresponde à Gruta Olhos D'água, em Itacarambi, Minas Gerais, e a Toca do Gonçalo, em Campo Formoso, Bahia, com sete espécies cada (Figura 8).

Entre os grupos taxonômicos com maior diversidade de espécies descritas, seja de espécies troglóbias ou não troglóbias, estão Araneae, Collembola e Isopoda, com 74 (31 troglóbias), 55 (28 troglóbias) e 54 (40 troglóbias) espécies, respectivamente (Figura 9). A Figura 9 apresenta a riqueza de espécies descritas para os diferentes grupos taxonômicos, assim como a proporção de espécies ameaçadas de extinção, conforme Portaria MMA Nº 148, de 7 de junho de 2022 (BRASIL, 2022). Entre as 591 espécies, 166 (28,1%) estão na lista de espécies ameaçadas da fauna brasileira, sendo 12,7% criticamente em perigo (CR), 8,3% em perigo (EN) e 6,9% vulneráveis à extinção. A espécie *Hyalella imbya*, endêmica do município de Roque Gonzales, estado do Rio Grande do Sul, foi classificada como provavelmente extinta (CR-PEX). Além disso, as espécies *Yporangiella stygius, Trogolaphysa hauseri, Troglorhopalurus lacrau* e *Coarazuphium bezerra*, apesar de não terem sido inseridas na lista, durante o processo de avaliação das espécies foram consideradas como deficientes de dados (DD), portanto, também possuem algum grau de ameaça, conforme Resolução CONABIO Nº 8, de 8 de dezembro de 2021 (BRASIL, 2021).

Lacunas a serem preenchidas

Embora o Brasil registre um número expressivo de espécies descritas com holótipos de suas cavernas, ainda existem várias lacunas a serem preenchidas. Centenas de espécies já coletadas e depositadas em coleções científicas ainda aguardam pela sua descrição, mesmo aquelas de grupos taxonômicos dos quais contamos com especialistas em pleno exercício. Um bom exemplo desse déficit são os opiliões, um dos grupos com maior diversidade de espécies cavernícolas e com pesquisadores de excelência atuando no país e dedicando-se a estudar as espécies brasileiras. Ázara e Ferreira (2018), em um *checklist* sobre diversidade e distribuição das espécies da superfamília Gonyleptoidea, concluíram que pelo menos 30% (46 espécies) das espécies coletadas e depositadas em coleções científicas ainda não foram descritas.

Os inventários de fauna cavernícola no Brasil têm revelado alta diversidade de grupos ainda pouco estudados. Essa grande quantidade de espécies ainda desconhecidas tem sido recorrente para grupos como insetos das ordens Archaeognatha, Blattodea, Diptera, Formicidae, Isoptera, Lepidoptera e Zygentoma, os entognatos Diplura, alguns grupos de quilópodes e diplópodes, e espécies de Acari, Clitellata, Gastropoda, Nematomorpha ou mesmo planárias terrestres são outros exemplos (BICHUETTE *et al.*, 2019; CHAGAS-JR; BICHUETTE, 2018; FERREIRA *et al.*, 2016;

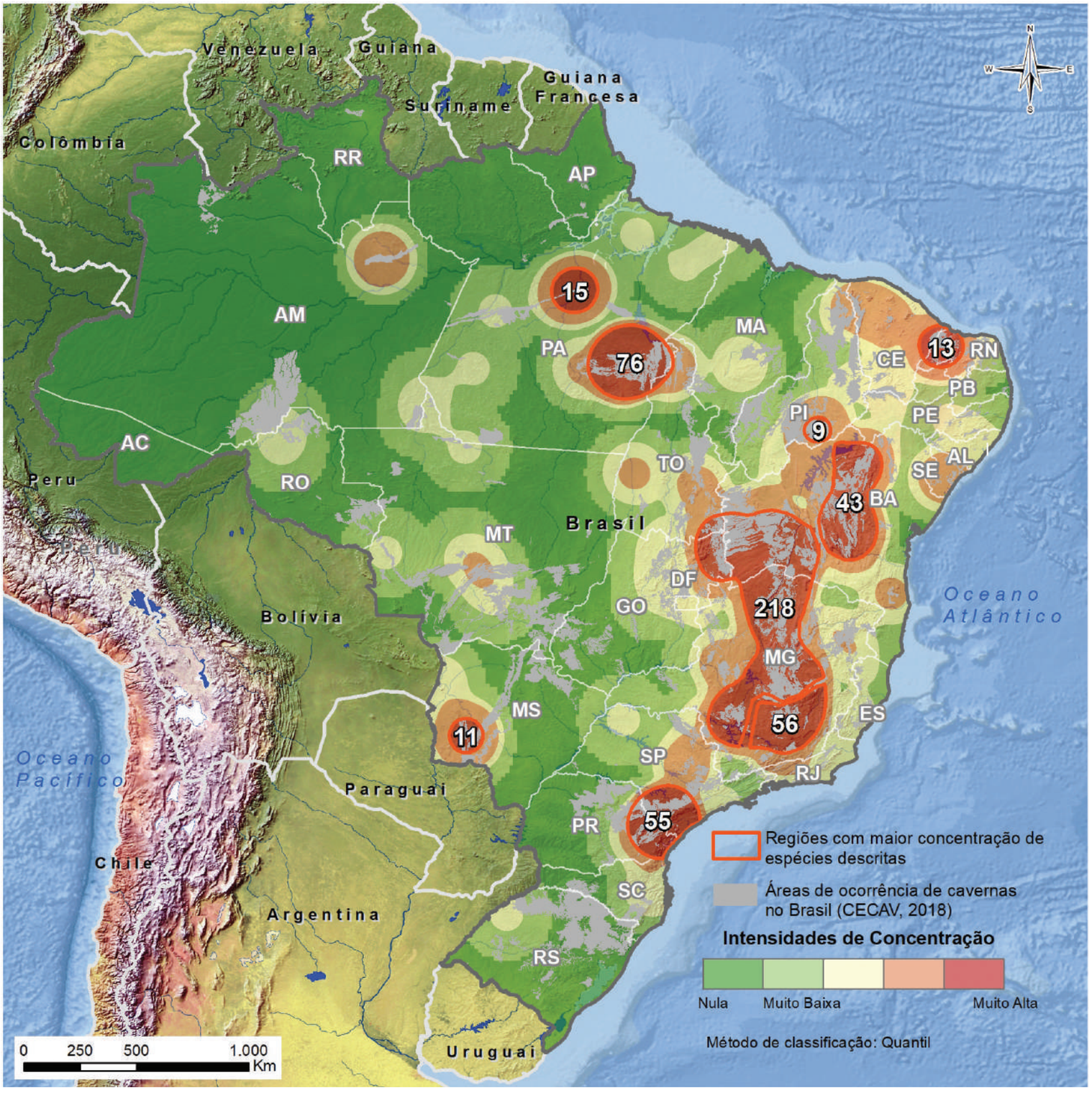


Figura 6. Mapa de calor (Densidade de Kernell) representando a quantidade de espécies descritas por região para as cavernas brasileiras.

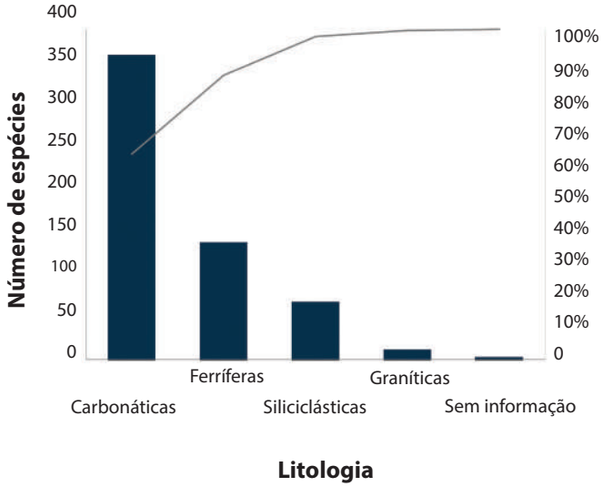


Figura 7. Número de espécies descritas por litologia onde a caverna (localidade-tipo) encontra-se inserida.

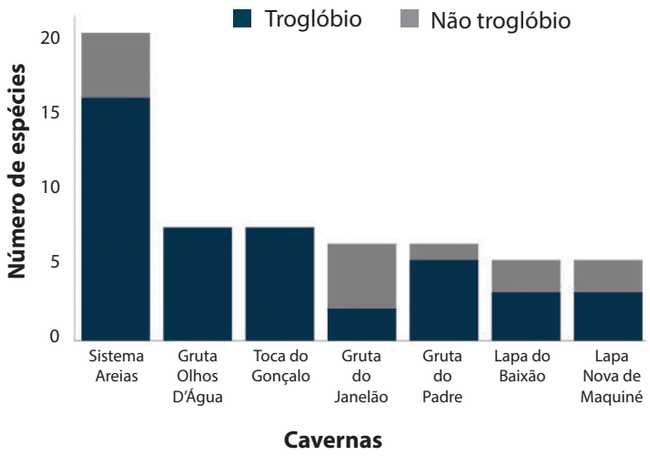


Figura 8. Cavernas com maior número de espécies descritas e proporção de espécies troglóbias e não troglóbias.

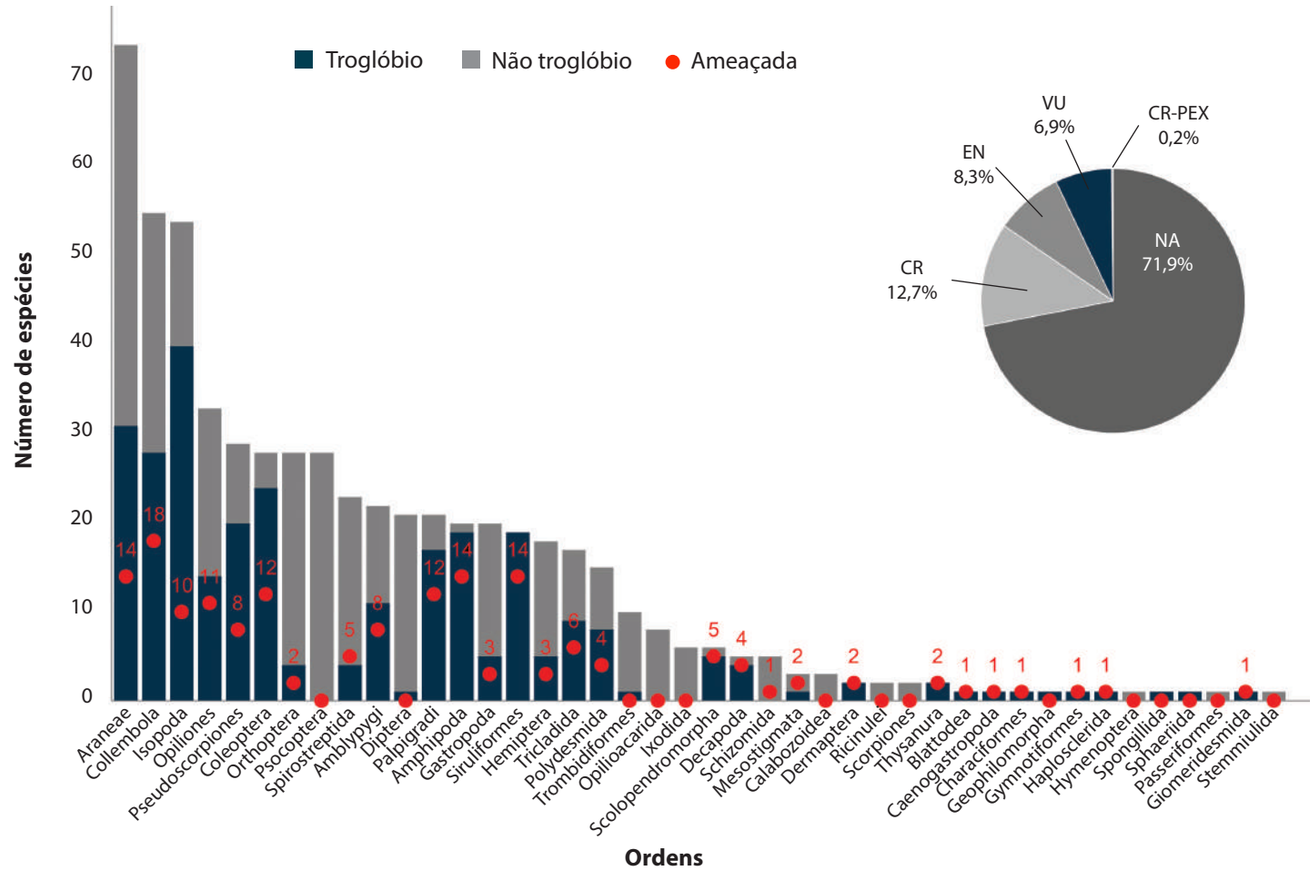


Figura 9. Número de espécies descritas para cada táxon, indicando a proporção de troglóbios e não troglóbios. O valor em vermelho indica o total de espécies classificadas em alguma das categorias de ameaça da IUCN. O gráfico de pizza indica o percentual de espécies não avaliadas ou não ameaçadas (NA), criticamente em perigo (CR e CR/PEX), em perigo (EN), vulnerável (VU) e dados insuficientes (DD) de acordo com a Portaria MMA nº 148 de 08 de junho de 2022 (BRASIL, 2022).

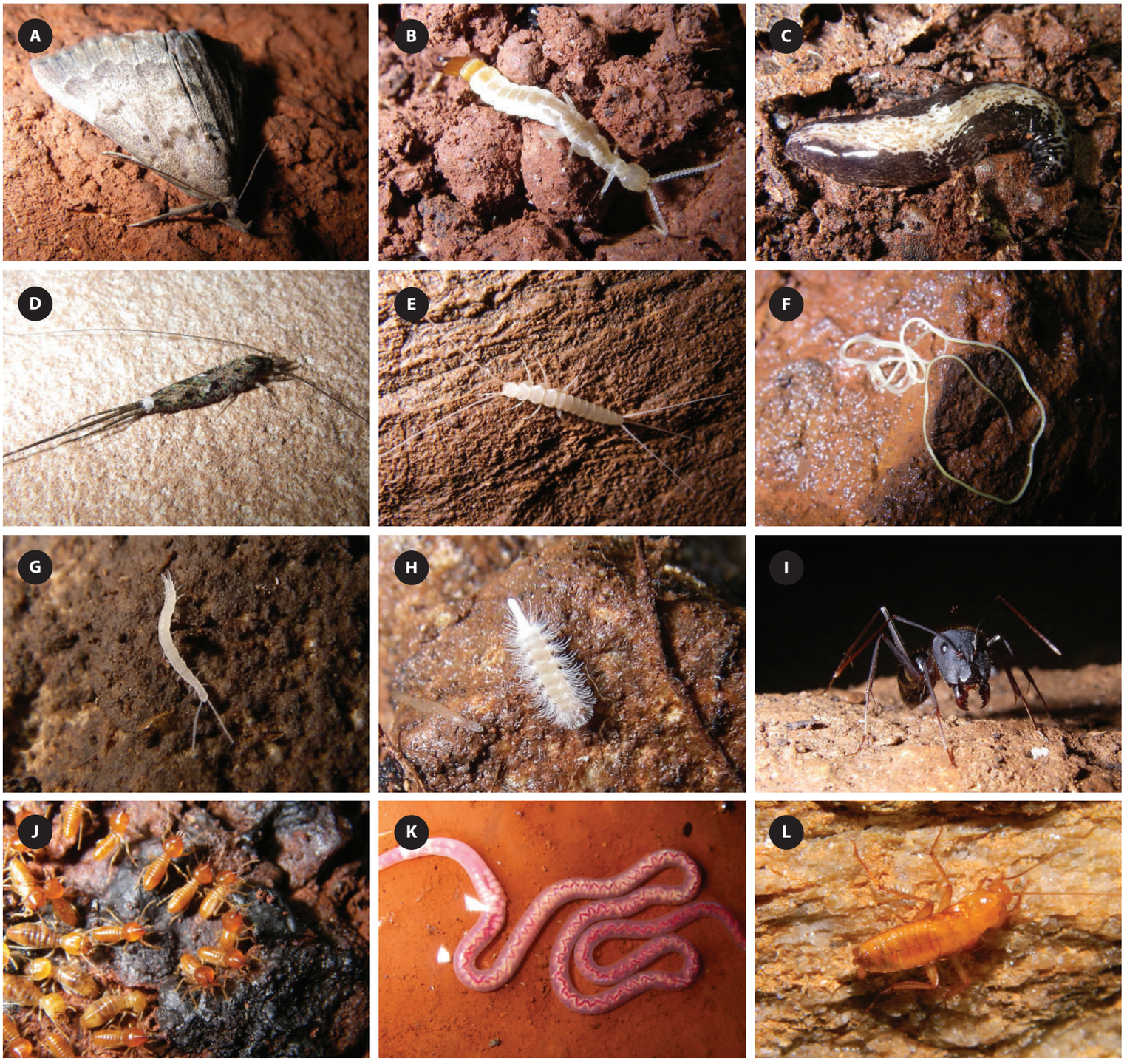


Figura 10. Alguns exemplares de grupos taxonômicos pouco estudados nas cavernas brasileiras. **A)** Lepidoptera (Noctuidae); **B)** Diplura (Japygidae); **C)** Tricladida (Geoplanidae); **D)** Archaeognatha (Meinertellidae); **E)** Zygentoma (Nicoletiidae); **F)** Gordioidea; **G)** Symphyla; **H)** Polyxenida; **I)** Hymenoptera (Formicidae); **J)** Blattodea (Termitidae); **K)** Clitellata; **L)** Blattodea. Fotos: A-K (Robson de A. Zampaulo); L (Matheus H. Simões).

SIMÕES *et al*., 2015; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2015; TRAJANO *et al.*, 2016) (Figura 10). Quando consideramos somente as espécies troglóbias, o cenário também é desafiador. Um bom exemplo são os três atuais *hotspots* de biodiversidade subterrânea brasileira. No Sistema Areias, das 28 espécies troglóbias, apenas 15 (53%) estão descritas; na Toca do Gonçalo, somente sete das 22 espécies (31,8%) e no Sistema Águas Claras, entre as 30 espécies já coletadas, apenas oito foram descritas (26,6%) (SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2016; SOUZA-SILVA *et al.*, 2021).

Outro fato relevante a ser destacado é que a maioria das espécies troglóbias descritas no Brasil foram coletadas em cavernas, sendo que apenas cinco (0,9%) espécies foram descritas a partir de amostragens em outros habitats subterrâneos. É notória a existência de grande diversidade de habitats e micro-habitats subterrâneos, muitas vezes inacessíveis ao homem e que abrigam alta diversidade de espécies (CULVER; PIPAN, 2013; HOWARTH; MOLDOVAN, 2018). Os habitats aquáticos (*e.g.* o epicarste, lençol freático, lagos ou mesmo rios e córregos) e as micro e mesocavernas, na maioria das vezes, não fazem parte da área amostral dos estudos sobre a fauna subterrânea brasileira. Em formações ferríferas da Austrália, por exemplo, é elevado o número de espécies descritas por meio de coletas realizadas em furos de sondagens geológicas (GUZIK *et al*., 2010; HALSE *et al.*, 2014; HALSE; PEARSON, 2013). Apesar da primeira espécie subterrânea do Brasil ter sido encontrada em poços artesianos ligados ao lençol freático (*Phreatobius cisternarum* Goeldi, 1905), estes ambientes permanecem praticamente desconhecidos e apenas recentemente publicamos uma espécie troglóbia coletada em Habitas Subterrâneos Superficiais (HSS), por meio de amostragens em furos de sondagem na região do Quadrilátero Ferrífero, em Minas Gerais (ZEPPELINI *et al.*, 2018).

Além das lacunas existentes sobre a fauna cavernícola brasileira, é importante mencionar que para outros grupos taxonômicos (fungos e bactérias, por exemplo) os estudos são ainda mais escassos (veja capítulo sobre Diversidade de Microbiomas). Um estudo recente mostrou a existência de uma alta diversidade de fungos do gênero *Cladosporium* associados a uma *bat cave* no Nordeste brasileiro, incluindo a descoberta e descrição de duas novas espécies (PEREIRA *et al.*, 2022).

De fato, existem ainda algumas milhares de espécies não descritas de grupos taxonômicos pouco explorados e sem especialistas. Portanto, é evidente a existência de lacunas sensíveis para a preservação da fauna subterrânea brasileira, uma vez que a descoberta e descrição de uma espécie é o primeiro passo para sua conservação (CARDOSO *et al.* 2011). Além disso, a ausência de estudos em outros ambientes subterrâneos e o fato de que a legislação brasileira protege exclusivamente as cavernas, torna-se impossível mensurar a biodiversidade que encontra-se ameaçada nestes ambientes. Assim, a conservação da fauna subterrânea brasileira permanece desafiadora, mesmo com o grande avanço do conhecimento nas últimas décadas. Contornar as lacunas de conhecimento, as fragilidades da legislação e a necessidade do desenvolvimento econômico são grandes desafios, pois estratégias efetivas de conservação da fauna exigem estudos robustos com projeto metodológico adequado, de longo prazo e que considerem o diálogo entre todas as partes envolvidas (pesquisadores, agências governamentais, sociedade e tomadores de decisão), e as melhores informações técnicas e científicas disponíveis (MAMMOLA *et al*., 2022). Portanto, consideramos importante que iniciativas e parcerias público-privadas sejam estimuladas e direcionadas para o preenchimento dessas lacunas e que, com o incentivo do governo em pesquisa básica e aplicada, seja possível ampliar o conhecimento sobre biodiversidade subterrânea e o desenvolvimento sustentável do país.

Tabela 2. Lista de espécies descritas a partir de material coletado em cavernas do Brasil. * indica espécies descritas como troglóbias. A sigla entre parênteses após o autor da descrição indica o grau de ameaça: criticamente em perigo (CR), provavelmente extinta (CR/PEX), em perigo (EN), vulnerável (VU) e dados insuficientes (DD).

INVERTEBRADOS				
	Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Acari	Mesostigmata	Ameroseiidae	*Ameroseius mineiro* Narita, Bernardi & Moraes, 2013	Curvelo (MG)
		Macronyssidae	*Chiasmanyssus cavernícola* Gomes-Almeida & Pepato, 2021	Conceição do Mato Dentro (MG)
		Reginacharlottiidae	*Reginacharlottia braziliensis* Walter, 2013	Carinhanha (BA)
	Ixodida	Argasidae	*Antricola delacruzi* Estrada-Pena, Barros-Battesti & Venzal, 2004	Itabaiana (SE)
			Antricola guglielmonei Estrada-Pena, Barros-Battesti & Venzal, 2004	Itabaiana (SE)
			Antricola inexpectata Estrada-Pena, Barros-Battesti & Venzal, 2004	Araripe (CE)
			Nothoaspis amazoniensis Nava, Venzal & Labruna, 2010	Porto Velho (RO)
			Ornithodoros cavernicola Dantas-Torres, Venzal & Labruna, 2012	Ubajara (CE)

	Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Acari	Ixodida	Ixodidae	*Ixodes paranaenses* Barros-Battesti, Arzua, Pichorim & Keirans, 2003	Quatro Barras (PR)
	Trombidiformes	Bdellidae	*Cyta troglodyta* Hernandes, Bernardi & Ferreira, 2011	Itacarambi (MG)
		Erythraeidae	*Callidosoma cassiculophylla* Bernardi, Wohltmann, Lorenzon & Ferreira, 2017	Buenópolis (MG)
			Lasioerythraeus jessicae Costa *et al.*, 2019	Conceição do Mato Dentro (MG)
			Leptus flechtmanni Bassini-Silva, Jacinavicius & Barros-Battesti, 2020	Parauapebas (PA)
			**Leptus sidorchukae* Costa *et al.*, 2019	Pedro Leopoldo (MG)
		Microtrombidiidae	*Eutrombidium carajas* Noei, Šundic, 2020	Parauapebas (PA)
		Neotrombidiidae	*Birjandtrombella minae* Noei, Šundic, Bernardi, 2022	Pains (MG)
			Birjandtrombella pataxo Noei, Šundic, Bernardi, 2022	Matozinhos (MG)
		Teneriffiidae	*Neoteneriffiola xerophila* Bernardi, Pellegrini & Ferreira, 2012	Aurora do Tocantins (TO)
		Trachytidae	*Uroseius subterraneus* Conceição & Pepato, 2021	Conceição do Mato Dentro (MG)
	Opilioacarida	Opilioacarida	*Caribeacarus brasiliensis* Bernardi, Silva, Zacarias, Klompen & Ferreira, 2013	Canaã dos Carajás (PA)
			Neocarus caipora Bernardi, Klompen & Ferreira, 2014	Canaã dos Carajás (PA)
			Neocarus coronatus Araújo & Feres, 2018	São Desidério (BA)
			Neocarus jonasi Araújo & Duarte, 2021	Monjolos (MG)
			Neocarus potiguar Bernardi, Zacarias & Ferreira, 2012	Baraúna (RN)
			Neocarus proteus Bernardi, Klompen, Zacarias & Ferreira, 2014	Mariana (MG)
			Neocarus simmonsi Bernardi, Zampaulo & Oliveira, 2020	São Gonçalo Rio Abaixo (MG)
			Neocarus spelaion Bernardi, 2018	Matozinhos (MG)
	Amblypygi	Charinidae	*Charinus acarajé* Pinto-da-Rocha, Machado & Weygoldt, 2002 (VU)	Santa Luzia (BA)
			Charinus bichuetteae Giuponi & Miranda, 2016	Vitória do Xingu (PA)
			**Charinus caatingae* Vasconcelos & Ferreira 2016 (CR)	Várzea Nova (BA)
			Charinus carajas Giuponi & Miranda, 2016	Parauapebas (PA)
			**Charinus cearensis* Miranda *et al.*, 2021	Ubajara (CE)
			**Charinus diamantinus* Miranda *et al.*, 2021	Andaraí (BA)
			**Charinus eleonorae* Baptista & Giupponi, 2003 (EN)	Itacarambi (MG)
			**Charinus euclidesi* Miranda *et al.*, 2021	Cantagalo (RJ)
			**Charinus ferreus* Giupponi & Miranda, 2016 (CR)	Canaã dos Carajás (PA)
			Charinus iuiu Vasconcelos & Ferreira, 2016	Iuiú (BA)
			Charinus jibaossu Vasconcelos, Giupponi & Ferreira, 2014	Pains (MG)
			Charinus mysticus Giupponi & Kury, 2002	Gentio do Ouro (BA)
			Charinus orientalis Giupponi & Miranda, 2016	Curionópolis (PA)
			Charinus potiguar Vasconcelos, Giupponi & Ferreira, 2013 (VU)	Felipe Guerra (RN)
			**Charinus puri* Miranda *et al.*, 2021	Cambuci (RJ)
			**Charinus renneri* Miranda *et al.*, 2021	Campo Formoso (BA)
			Charinus ricardoi Giuponi & Miranda, 2016	Presidente Figueiredo (AM)
			Charinus santanensis Vasconcelos & Ferreira, 2017	Santana (BA)
			**Charinus spelaeus* Vasconcelos & Ferreira, 2017 (VU)	Presidente Juscelino (MG)
			**Charinus taboa* Vasconcelos, Giupponi & Ferreira, 2016 (CR)	Sete Lagoas (MG)
			**Charinus troglobius* Baptista & Giupponi, 2002 (EN)	Carinhanha (BA)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Amblypygi	Phrynidae	*Trichodamon froesi* Mello-Leitão, 1940	Ituaçu (BA)
Amphipoda	Artesiidae	**Spelaeogammarus bahiensis* Brum, 1975 (VU)	Curaçá (BA)
		***Spelaeogammarus ginae* Bueno & Penoni, 2022	Coribe (BA)
		**Spelaeogammarus sanctus* Bastos-Pereira & Ferreira, 2015 (CR)	Bom Jesus da Lapa (BA)
		**Spelaeogammarus santanensis* Koenemann & Holsinger, 2000 (CR)	Santa Maria da Vitória (BA)
		**Spelaeogammarus spinilacertus* Koenemann & Holsinger, 2000 (EN)	Iraquara (BA)
		**Spelaeogammarus titan* Senna, Andrade, Castelo-Branco & Ferreira, 2014 (CR)	Santa Maria da Vitória (BA)
		**Spelaeogammarus trajanoae* Koenemann & Holsinger, 2000 (EN)	Campo Formoso (BA)
		**Spelaeogammarus uai* Bastos-Pereira & Ferreira, 2017	Itacarambi (MG)
	Bogidiellidae	*Bogidiella neotropica* Ruffo, 1952	Santarém (PA)
		**Megagidiella azul* Koenemann & Holsinger, 1999 (VU)	Bodoquena (MS)
	Hyalellidae	**Hyalella caeca* Pereira, 1989 (VU)	Iporanga (SP)
		**Hyalella epikarstica* Rodrigues, Bueno & Ferreira, 2014 (CR)	Iporanga (SP)
		**Hyalella formosa* Cardoso, Bueno, Araújo & Ferreira, 2014 (CR)	Ponta Grossa (PR)
		Hyalella imbya Rodrigues, Bueno & Ferreira, 2012 (CR-PEX)	Roque Gonzales (RS)
		**Hyalella spelaea* Cardoso, Bueno & Ferreira, 2011	Itirapina (SP)
		Hyalella troglofugia Bastos-Pereira & Ferreira, 2018	Nova Lima (MG)
		**Hyalella veredae* Cardoso, Bueno, Araújo & Ferreira, 2014 (CR)	Presidente Olegário (MG)
	Mesogammaridae	**Potiberaba porakuara* Fišer, Zagmajster & Ferreira, 2013 (VU)	Felipe Guerra (RN)
	Seborgiidae	**Seborgia potiguar* Fišer, Zagmajster & Ferreira, 2013 (CR)	Dix-Sept Rosado (RN)
	Spelaeogriphacea	**Potiicoara brasiliensis* Pires, 1987	Bodoquena (MS)
Araneae	Caponiidae	**Carajas Paraua* Brescovit & Sánchez-Ruiz, 2016 (EN)	Parauapebas (PA)
		**Tisentnops mineiro* Brescovit & Sánchez-Ruiz, 2016	Moeda (MG)
		**Tisentnops onix* Brescovit & Sánchez-Ruiz, 2016 (CR)	Sete Lagoas (MG)
	Ctenidae	*Ctenus fasciatus* Mello-Leitão, 1943	Iporanga (SP)
		**Ctenus igatu* Polotow, Cizauskas & Brescovit, 2022	Andaraí (BA)
		Isoctenus corymbus Polotow, Brescovit & Pellegatti-Franco, 2005 (CR)	São Domingos (GO)
		Parabatinga danielae Brescovit, Cizauskas & Polotow, 2022	Canaã dos Carajás(PA)
	Dipluridae	**Harmonicon cerberus* Pedroso & Baptista, 2014 (CR)	Parauapebas (PA)
		Tonton emboaba (Pedroso, Baptista & Bertani, 2015)	Caeté (MG)
		Trechona diamantina Guadanucci, Fonseca-Ferreira, Baptista & Pedroso, 2016	Diamantina (MG)
	Drymusidae	*Drymusa spelunca* Bonaldo, Rheims & Brescovit, 2006 (CR)	Parauapebas (PA)
	Filistatidae	*Misionella aikewara* Brescovit, Magalhaes & Cizauskas, 2016	São Geraldo do Araguaia (PA)
		Misionella carajas Brescovit, Magalhaes & Cizauskas, 2016	Parauapebas (PA)
	Gnaphosidae	**Brasilomma enigmatica* Brescovit, Ferreira, Silva & Rheims, 2012 (EN)	Nova Lima (MG)
		**Indiani gaspar* Rodrigues, Cizauskas & Lemos, 2020	Prados (MG)
		**Paracymbiomma bocaina* Rodrigues, Cizauskas & Rheims, 2018	Canaã dos Carajás (PA)
		**Paracymbiomma caecus* Rodrigues, Cizauskas & Rheims, 2018	Canaã dos Carajás (PA)
		Paracymbiomma carajas Rodrigues, Cizauskas & Rheims, 2018	Parauapebas (PA)
		**Paracymbiomma pseudocaesus* Rodrigues, Cizauskas & Rheims, 2018	Canaã dos Carajás (PA)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
		Tricongius ybyguara (Rheims & Brescovit, 2004) (VU)	Cordisburgo (MG)
	Idiopidae	*Idiops carajas* Fonseca-Ferreira, Zampaulo & Guadanucci, 2017	Parauapebas (PA)
	Microstigmatidae	**Tonton itabirito* Passanha, Cizauskas & Brescovit, 2019	Itabirito (MG)
		**Tonton matodentro* Passanha, Cizauskas & Brescovit, 2019	Conceição do Mato Dentro (MG)
		Tonton queca Passanha, Cizauskas & Brescovit, 2019	Itabirito (MG)
	Ochyroceratidae	*Ochyrocera aragogue* Brescovit, Cizauskas & Mota, 2018	Parauapebas (PA)
		Ochyrocera atlachnacha Brescovit, Cizauskas & Mota, 2018	Parauapebas (PA)
		Ochyrocera brumadinho Brescovit & Cizauskas, 2018	Brumadinho (MG)
		Ochyrocera charlotte Brescovit, Cizauskas & Mota, 2018	Parauapebas (PA)
		**Ochyrocera dorinha* Brescovit, Zampaulo, Pedroso & Cizauskas, 2021	Itabirito (MG)
		Ochyrocera ibitipoca Baptista, Gonzalez & Tourinho, 2008 (EN)	Lima Duarte (MG)
		Ochyrocera laracna Brescovit, Cizauskas & Mota, 2018	Parauapebas (PA)
		Ochyrocera magali Brescovit, Zampaulo, Pedroso & Cizauskas, 2021	Caeté (MG)
		Ochyrocera misspider Brescovit, Cizauskas & Mota, 2018	Parauapebas (PA)
		Ochyrocera monica Brescovit, Zampaulo, Pedroso & Cizauskas, 2021	Barão de Cocais (MG)
		**Ochyrocera ritxoco* Brescovit, Zampaulo & Cizauskas, 2021	Parauapebas (PA)
		**Ochyrocera ritxoo* Brescovit, Zampaulo & Cizauskas, 2021	Canaã dos Carajás (PA)
		**Ochyrocera rosinha* Brescovit, Zampaulo, Pedroso & Cizauskas, 2021	Morro do Pilar (MG)
		Ochyrocera ungoliant Brescovit, Cizauskas & Mota, 2018	Parauapebas (PA)
		Ochyrocera varys Brescovit, Cizauskas & Mota, 2018	Parauapebas (PA)
Araneae		**Speocera eleonorae* Baptista, 2003 (EN)	Bodoquena (MS)
		**Speocera pinima* Brescovit, Zampaulo, Cizauskas & Pedroso, 2022	Parauapebas (PA)
		**Speocera babau* Brescovit, Zampaulo, Cizauskas & Pedroso, 2022	Parauapebas (PA)
		**Speocera piquira* Brescovit, Zampaulo, Cizauskas & Pedroso, 2022	São Félix do Xingu (PA)
	Pholcidae	**Metagonia diamantina* Machado, Ferreira & Brescovit, 2011 (CR)	Itaetê (BA)
		Metagonia potiguar Ferreira, Souza, Machado & Brescovit, 2011 (CR)	Felipe Guerra (RN)
	Scytodes	*Scytodes eleonorae* Rheims & Brescovit, 2001	São Domingos (GO)
	Segestriidae	*Ariadna aurea* Giroti & Brescovit, 2018 (VU)	Morro do Chapéu (BA)
	Sicariidae	*Loxosceles cardosoi* Bertani, von Schimonsky & Gallão, 2018	Carinhanha (BA)
		Loxosceles carinhanha Bertani, von Schimonsky & Gallão, 2018	Carinhanha (BA)
		Loxosceles ericsoni Bertani, von Schimonsky & Gallão, 2018	Itacarambi (MG)
		Loxosceles karstica Bertani, von Schimonsky & Gallão, 2018	Itacarambi (MG)
		Loxosceles niedeguidonae Gonçalves-de-Andrade, Bertani, Nagahama & Barbosa, 2012	Coronel José Dias (PI)
		**Loxosceles troglobia* Souza & Ferreira, 2018 (VU)	Malhada (MG)
	Symphytognathidae	**Anapistula guyri* Rheims & Brescovit, 2003	São Domingos (GO)
		Symphytognatha carstica Brescovit, Alvares & Ferreira 2004	Iguatama (MG)
	Tetrablemmidae	**Matta cambito* Brescovit & Cizauskas, 2019	Itabirito (MG)
		**Matta humhum* Brescovit & Cizauskas, 2019	Caeté (MG)
		**Matta humrrum* Brescovit & Cizauskas, 2019	Matozinhos (MG)
		**Matta nuusga* Brescovit & Cizauskas, 2019	Pains (MG)

Táxon		Família	Espécie	Localidade tipo
	Araneae	Tetrablemmidae	**Matta pititinha* Brescovit & Cizauskas, 2019	Prados (MG)
			**Matta teteia* Brescovit & Cizauskas, 2019	Itacarambi (MG)
			Matta zuiuda Brescovit & Cizauskas, 2019	Pains (MG)
		Theraphosidae	*Guyruita metallophila* Fonseca-Ferreira, Zampaulo & Guadanucci, 2017	Curionópolis (PA)
			Hapalopus serrapelada Fonseca-Ferreira, Zampaulo & Guadanucci, 2017	Curionópolis (PA)
			**Tmesiphantes hypogeus* Bertani, Bichuette & Pedroso, 2013 (CR)	Andaraí (BA)
		Theridiidae	*Cryptachaea pilar* Santanna & Rodrigues, 2019	Morro do Pilar (MG)
		Theridiosomatidae	*Baalzebub acutum* Prete, Cizauskas & Brescovit, 2016	Matozinhos (MG)
			Cuacuba mariana Prete, Cizauskas & Brescovit, 2018	Santa Bárbara (MG)
			Cuacuba morrodopilar Prete, Cizauskas & Brescovit, 2018	Morro do Pilar (MG)
			Cuacuba ribeira Prete & Brescovit, 2019	Iporanga (SP)
			Plato ferriferus Prete, Cizauskas & Brescovit, 2018	Parauapebas (PA)
			Plato novalima Prete, Cizauskas & Brescovit, 2018	Nova Lima (MG)
			Plato striatus Prete, Cizauskas & Brescovit, 2018	Parauapebas (PA)
		Titanoecidae	*Goeldia zyngierae* Almeida-Silva, Brescovit & Dias, 2009	Itabaiana (SE)
	Blattodea	Blattellidae	**Litoblatta camargoi* Gutiérrez, 2005 (EN)	Iraquara (BA)
Chilopoda	Scolopendromorpha	Scolopocryptopidae	*Cryptops hephaestus* Ázara & Ferreira, 2013	Mariana (MG)
			**Cryptops iporangensis* Ázara & Ferreira, 2013 (EN)	Iporanga (SP)
			**Cryptops spelaeoraptor* Ázara & Ferreira, 2014 (CR)	Campo Formoso (BA)
		Cryptopidae	**Newportia potiguar* Ázara & Ferreira, 2014 (VU)	Apodi (RN)
			**Newportia spelaea* Ázara & Ferreira, 2014 (CR)	Campo Formoso (BA)
			**Scolopocryptops troglocaudatus* Chagas-Jr & Bichuette, 2015 (EN)	Andaraí (BA)
	Geophilomorpha	Schendylidae	**Schendylops janelao* Nunes, Chagas-Jr & Bichuette, 2019	Itacarambi (MG)
	Coleoptera	Carabidae	**Ardistomis ferreirai* Balkenohl, Pellegrini & Zampaulo, 2018	Parauapebas (PA)
			**Coarazuphium amazonicus* Pellegrini & Ferreira, 2017 (CR)	Parauapebas (PA)
			**Coarazuphium auleri* Pellegrini, Bichuette & Vieira, 2021	Nobres (MT)
			**Coarazuphium bambui* Pellegrini & Vieira, 2022	Feira da Lapa (BA)
			**Coarazuphium bezerra* Gnaspini, Vanin & Godoy, 1998 (DD)	São Domingos (GO)
			**Coarazuphium caatinga* Pellegrini & Ferreira, 2014 (EN)	Campo Formoso (BA)
			**Coarazuphium cessaima* Gnaspini, Vanin & Godoy, 1998 (EN)	Itaetê (BA)
			**Coarazuphium formoso* Pellegrini & Ferreira, 2011 (CR)	Campo Formoso (BA)
			**Coarazuphium kayapo* Pellegrini, Ferreira & Vieira, 2022	Canaã dos Carajás (PA)
			**Coarazuphium lundi* Pellegrini *et al.*, 2020	Prudente de Morais (MG)
			**Coarazuphium pains* Alvares & Ferreira, 2002 (EN)	Pains (MG)
			**Coarazuphium ricardoi* Benà & Vanin, 2014 (CR)	Doutor Ulysses (PR)
			**Coarazuphium spinifemur* Pellegrini & Ferreira, 2017 (CR)	Curionópolis (PA)
			**Coarazuphium tapiaguassu* Pellegrini & Ferreira, 2011 (EN)	Curionópolis (PA)
			**Coarazuphium tessai* (Godoy & Vanin, 1990) (CR)	Santana (BA)
			**Coarazuphium xikrin* Pellegrini, Ferreira & Vieira, 2022	Parauapebas (PA)
			**Coarazuphium xingu* Pellegrini, Ferreira & Vieira, 2022	São Félix do Xingu (PA)
			**Perigona spelunca* Pellegrini, Ferreira & Vieira, 2022	Pains (MG)
			**Schizogenius ocellatus* Whitehead, 1972 (EN)	Iporanga (SP)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Coleoptera	Cholevidae	*Adelopsis leo* Gnaspini, 1993	Iporanga (SP)
		Adelopsis piruapuera Gnaspini, 1993	Campo Formoso (BA)
	Dyticidae	**Copelatus cessaima* Caetano, Benà & Vanin, 2013 (EN)	Parauapebas (PA)
	Scarabaeidae	*Isacanthon mariaelinae* Pacheco & Vaz-de-Mello, 2019	Diamantina (MG)
	Staphylinidae	**Metopiellus painensis* Asenjo, Ferreira & Zampaulo, 2017 (EN)	Pains (MG)
		**Metopioxys carajas* Asenjo, Petrobon & Ferreira, 2019	Parauapebas (PA)
		**Oxarthrius aurora* Asenjo, Zampaulo & Ferreira, 2018	Aurora do Tocantins (TO)
		**Oxarthrius inexpectatus* Asenjo, Zampaulo & Ferreira, 2018	Nova Lima (MG)
	Tenebrionidae	*Discopleurus bondezani* Aloquio, Flores & Lopes-Andrade, 2019	Montes Claros (MG)
Collembola	Arrhopalitidae	**Arrhopalites alambariensis* Zeppelini, 2006 (VU)	Iporanga (SP)
		**Arrhopalites amorimi* Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995 (VU)	Iporanga (SP)
		**Arrhopalites botuveraensis* Zeppelini, 2006 (VU)	Botuverá (SC)
		Arrhopalites glabrofasciatus Zeppelini, Brito & Lima, 2018 (EN)	Brumadinho (MG)
		**Arrhopalites gnaspinii* (Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995) (CR)	Iporanga (SP)
		**Arrhopalites heteroculatus* Zeppelini, 2006 (VU)	Ribeirão Grande (SP)
		**Arrhopalites lawrencei* Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995 (VU)	Eldorado (SP)
		**Arrhopalites mendoncae* Brito, Lima & Zeppelini, 2019	Rio Acima (MG)
		**Arrhopalites paranaensis* Zeppelini, 2006 (CR)	Rio Branco do Sul (PR)
	Cyphoderidae	*Cyphoderus mucrominimus* Oliveira, Alves & Zeppelini, 2017	Curionópolis (PA)
		Cyphoderus mucrostrimenus Oliveira, Alves & Zeppelini, 2017	Parauapebas (PA)
	Dicyrtomidae	*Ptenothrix dalii* Zeppelini, Ferreira & Oliveira, 2020	Caeté (MG)
	Entomobryidae	*Coecobrya phoenix* Brito, Lima & Zeppelini, 2019	Igarapé (MG)
		Pseudosinella acantholabrata Cipola, 2020	Conceição do Mato Dentro (MG)
		**Pseudosinella alfanjeunguiculata* Cipola, 2020	Morro do Pilar (MG)
		Pseudosinella ambigua Zeppelini, Brito & Lima, 2018 (VU)	Pedro Leopoldo (MG)
		Pseudosinella aphelabiata Cipola, 2020	São Sebastião do Rio Preto (MG)
		**Pseudosinella brumadinhoensis* Cipola, 2020	Brumadinho (MG)
		**Pseudosinella cearensis* Cipola, 2020	Santa Quitéria (CE)
		Pseudosinella chimerambigua Cipola, 2020	Vespasiano (MG)
		Pseudosinella diamantinensis Cipola, 2020	Diamantina (MG)
		**Pseudosinella guanhaensis* Zeppelini, Brito & Lima, 2018 (CR)	Dores de Guanhães (MG)
		**Pseudosinella keni* Cipola, 2020	Rio Acima (MG)
		Pseudosinella labiociliata Cipola, 2020	Caeté (MG)
		Pseudosinella labruspinata Cipola, 2020	Itabirito (MG)
		Pseudosinella macrolignicephala Cipola, 2020	Itabirito (MG)
		Pseudosinella marianensis Cipola, 2020	Mariana (MG)
		**Pseudosinella mitodentunguilata* Cipola, 2020	Luislândia (MG)
		**Pseudosinella neriae* Cipola, 2020	Pedro Leopoldo (MG)
		Pseudosinella paraensis Cipola, 2020	Canaã dos Carajás (PA)
		Pseudosinella parambigua Cipola, 2020	Nova Lima (MG)
		**Pseudosinella phyllunguiculata* Cipola, 2020	Barão de Cocais (MG)

Táxon		Família	Espécie	Localidade tipo
	Collembola	Entomobryidae	**Pseudosinella prelabruscervata* Cipola, 2020	Rio Acima (MG)
			Pseudosinella pusilla Cipola, 2020	Curionópolis (PA)
			**Pseudosinella serpentinensis* Cipola, 2020	Morro do Pilar (MG)
			Pseudosinella spurimarianensis Cipola, 2020	Mariana (MG)
			Pseudosinella taurina Cipola, 2020	Curionópolis (PA)
			Pseudosinella unimacrochaetosa Cipola, 2020	Rio Acima (MG)
			Seira pietata Oliveira, Ferreira & Zeppelini, 2020	Caeté (MG)
		Hypogastruridae	**Acherontides eleonorae* Palacios-Vargas & Gnaspini-Netto, 1993 (VU)	Iporanga (SP)
			Acherontides serrasapoensis Lima, Estievano & Zeppelini, 2019	Conceição do Mato Dentro (MG)
		Paronellidae	*Cyphoderus palaciosi* Oliveira, Brito & Zeppelini, 2021	Prudente de Morais (MG)
			Cyphoderus pataxo Oliveira, Brito & Zeppelini, 2021	Nova Lima (MG)
			**Troglobius brasiliensis* Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995 (CR)	Medicilância (PA)
			**Troglobius ferroicus* Zeppelini, Da Silva & Palacios-Vargas, 2014 (CR)	Itabirito (MG)
			**Trogolaphysa aelleni* Yoshii, 1988 (CR)	Iporanga (SP)
			**Trogolaphysa hauseri* Yoshii, 1989 (DD)	Eldorado (SP)
		Sminthuridae	*Keratosminthurus calamitosus* Zeppelini, Brito & Lima, 2020	Ubaí (MG)
			Keratosminthurus tapigu Zeppelini, Brito & Lima, 2020	Canaã dos Carajás (PA)
			**Pararrhopalites papaveroi* (Zeppelini & Palacios-Vargas, 1999) (EN)	Bonito (MS)
			Pararrhopalites queirozi Brito, Lima & Zeppelini, 2019	Matozinhos (MG)
			**Pararrhopalites sideroicus* Zeppelini & Brito, 2014 (CR)	Itabirito (MG)
			**Pararrhopalites ubiquum* Zeppelini *et al.*, 2017 (VU)	Itabirito (MG)
			**Pararrhopalites wallacei* (Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995) (CR)	Iporanga (SP)
			**Troglobentosminthurus luridus* Souza, Medeiros & Bellini, 2022	Carinhanha (BA)
	Decapoda	Aeglidae	**Aegla cavernícola* Turkay, 1972 (CR)	Iporanga (SP)
			**Aegla charon* Bueno *et al.*, 2017 (CR)	Guapiara (SP)
			**Aegla leptochela* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (CR)	Iporanga (SP)
			**Aegla microphthalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (CR)	Iporanga (SP)
			Aegla strinati Turkay, 1972	Iporanga (SP)
	Dermaptera	Diplatyidae	*Cylindrogaster cavernicola* Kamimura & Ferreira, 2017	Jandaíra (RN)
			Mesodiplatys falcifer Kamimura & Ferreira, 2018	Carinhanha (BA)
Diplopoda	Polydesmida	Chelodesmidae	**Leodesmus yporangae* (Schubart, 1946) (EN)	Iporanga (SP)
			Leptodesmus ravus Schubart, 1956	Lagoa Santa (MG)
			Obiricodesmus rupestris Schubart, 1956	Lagoa Santa (MG)
			Parastenonia carajas Bouzan & Iniesta, 2020	Canaã dos Carajás (PA)
			Rotundotergum elevatum Golovatch, Bouzan & Gallo, 2022	São Desidério (BA)
			Sandalodesmus stramineus Schubart, 1956 (VU)	Lagoa Santa (MG)
			**Strongylosomides troglobius* Golovatch, Bouzan & Gallo, 2022	São Desidério (BA)
		Cryptodesmidae	**Peridontodesmella alba* Schubart, 1957 (VU)	Iporanga (SP)
		Dobrodesmidae	**Dobrodesmus mirabilis* Shear, Ferreira & Iniesta, 2016 (CR)	Ituaçu (BA)
		Furhmannodesmidae	**Phaneromerium cavernicolum* Golovatch & Wytwer, 2004	Santana (BA)
		Paradoxosomatidae	*Iulidesmus silvestrii* Golovatch & Gallo, 2022	Central (BA)
			** Onciurosoma troglobium* Golovatch & Gallo, 2022	São Desidério (BA)

	Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Diplopoda	Polydesmida	Pyrgodesmidae	**Yporangiella stygius* Schubart, 1946 (DD)	Apiaí (SP)
		Trichopolydesmidae	*Moojenodesmus schubarti* Golovatch & Gallo, 2022	Iuiú (BA)
		Trichopolydesmidae	**Phaneromerium troglopterygotum* Golovatch & Gallo, 2022	Coribe (BA)
	Glomeridesmida	Glomeridesmidae	**Glomeridesmus spelaeus* Iniesta, Ferreira & Wesener, 2012 (EN)	Curionópolis (PA)
	Spirostreptida	Pseudonannolenidae	**Pseudonannolene ambuatinga* Iniesta; Ferreira, 2013 (EN)	Pains (MG)
			Pseudonannolene anapophysis Fontanetti, 1996	Lençóis (BA)
			Pseudonannolene caatinga Iniesta & Ferreira, 2014	Ourolândia (BA)
			**Pseudonannolene canastra* Gallo & Bichuette, 2020	São Roque de Minas (MG)
			Pseudonannolene chaimowiczi Fontanetti, 1996	Lagoa Santa (MG)
			Pseudonannolene erikae Iniesta & Ferreira, 2014	Sete Lagoas (MG)
			Pseudonannolene fontanettiae Iniesta & Ferreira, 2014	Tiradentes (MG)
			Pseudonannolene gogo Iniesta & Ferreira, 2013	Mariana (MG)
			Pseudonannolene imbirensis Fontanetti, 1996 (EN)	São Domingos (GO)
			Pseudonannolene leopoldoi Iniesta & Ferreira, 2014	São João da Lagoa (MG)
			Pseudonannolene longissima Iniesta & Ferreira, 2014	Sete Lagoas (MG)
			**Pseudonannolene lundi* Iniesta; Ferreira, 2015 (CR)	Luislândia (MG)
			Pseudonannolene marconii Iniesta & Ferreira, 2014	Pau Brasil (BA)
			Pseudonannolene microzoporus Mauries, 1987	Pedro Leopoldo (MG)
			Pseudonannolene robsoni Iniesta & Ferreira, 2014	Pains (MG)
			Pseudonannolene rolamossa Iniesta & Ferreira, 2013	Nova Lima (MG)
			Pseudonannolene rosineii Iniesta & Ferreira, 2014	Pains (MG)
			Pseudonannolene saguassu Iniesta & Ferreira, 2013	Pains (MG)
			**Pseudonannolene spelaea* Iniesta; Ferreira, 2013 (CR)	Parauapebas (PA)
			Pseudonannolene strinatii Mauries, 1974	Iporanga (SP)
			Pseudonannolene taboa Iniesta & Ferreira, 2014	Sete Lagoas (MG)
			Pseudonannolene tocaiensis Fontanetti, 1996 (CR)	Itirapina (SP)
			Pseudonannolene xavieri Iniesta & Ferreira, 2014	Iraquara (BA)
	Stemmiulida	Stemmiulidae	*Stemmiulus brasiliensis* Iniesta & Ferreira, 2015	Curionópolis (PA)
	Diptera	Psychodidae	*Bruchomyia brasiliensis* Alexander, 1940	Crato (CE)
			Bruchomyia mineira Bravo & Barata, 2012	Diamantina (MG)
			**Deanemyia maruaga* Alves, Freitas & Barrett, 2008	Presidente Figueiredo (AM)
			Edentomyia piauiensis Galati, Andrade Filho, Silva & Falcão, 2003	Picos (PI)
			Evandromyia corumbaensis (Galati, Nunes, Oshiro & Rego, 1989)	Corumbá (MS)
			Evandromyia spelunca Carvalho, Brazil, Sanguinette & Andrade Filho, 2011	Lassance (MG)
			Lutzomyia almerioi Galati & Nunes, 1999	Bonito (MS)
			Lutzomyia cavernicola (Costa Lima, 1932)	Cordisburgo (MG)
			Lutzomyia diamantinensis Barata, Serra-e-Meira & Carvalho, 2012	Diamantina (MG)
			Lutzomyia elizabethrangelae Vilela, Azevedo & Godoy, 2015	Palmeirópolis (TO)
			Lutzomyia forattinii Galati, Rego, Nunes & Oshiro, 1985	Corumbá (MS)
			Lutzomyia ischnacantha Martins, Souza & Falcão, 1962	Januária (MG)
			Lutzomyia renei (Martins, Falcão & Silva, 1957)	Lagoa Santa (MG)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Diptera	Psychodidae	*Martinsmyia reginae* Carvalho, Brazil, Sanguinette &Andrade Filho, 2010	Arraias (TO)
		Micropygomyia acanthopharynx (Martins, Falcão & Silva, 1962)	Amaro Leite (GO)
		Micropygomyia peresi (Mangabeira-Filho, 1942)	Januária (MG)
		Micropygomyia petari Galati, Marassá & Andrade, 2003	Iporanga (SP)
		Nemapalpus spinosus Bravo & Barata, 2012	Diamantina (MG)
		Pintomyia gruta (Ryan, 1986)	Parauapebas (PA)
		Tonnoira distincta Bravo, Alves & Chagas, 2008	Presidente Figueiredo (AM)
		Tonnoira robusta Bravo, Alves & Chagas, 2008	Presidente Figueiredo (AM)
Gastropoda	Bulimulidae	*Anctus prolatus* Simone & Casati, 2013	Coronel José Dias (PI)
		Kora nigra Simone, 2015	Carinhanha (BA)
		Kora iracema Simone, 2015	São Desidério (BA)
	Diplommatinidae	*Habeas corpus* Simone 2013	Carinhanha (BA)
		Habeas data Simone 2013	Carinhanha (BA)
		**Habeastrum omphalium* Simone, 2019	Bonito (MS)
		**Habeastrum parafusum Simone, 2019*	Bonito (MS)
		**Habeastrum strangei Simone, Cavallari & Salvador, 2019*	Presidente Olegário (MG)
	Gastrocoptidae	*Gastrocopta sharae* Cavallari & Simone 2017	Mambaí (GO)
	Tateidae	*Potamolithus karsticus* Simone & Moracchioli, 1994 (CR)	Apiaí (SP)
		**Potamolithus troglobius* Simone & Moracchioli, 1994 (CR)	Iporanga (SP)
	Megaspiridae	*Thaumastus lundi* Pena, Salgado & Coelho, 2005 (CR)	Lagoa Santa (MG)
	Odontostomidae	*Bahiensis ribeirensis* Salvador, Cavallari & Simone, 2016	Iporanga (SP)
		Clinispira insolita Salvador, Simone & Casati, 2013	Coronel José Dias (PI)
		Cyclodontina capivara Simone & Casati, 2013	Coronel José Dias (PI)
	Pomatiopsidae	**Spiripockia punctata* Simone, 2012 (CR)	Serra do Ramalho (BA)
		Spiripockia umbraticola Simone & Salvador, 2021	Carinhanha (BA)
	Simpulopsidae	*Rhinus gilbertus* Simone & Casati, 2013	Coronel José Dias (PI)
	Streptaxidae	*Streptartemon molaris* Simone & Casati, 2013	Coronel José Dias (PI)
	Strophocheilidae	*Gonyostomus elinae* Simone, 2016	Iporanga (SP)
	Subulinidae	**Lavajatus moroi* Simone, 2018	Santa Quitéria (CE)
Haplosclerida	Spongillidae	**Racekiela cavernícola* Volkmer-Ribeiro, Bichuette & Machado, 2010 (VU)	Morro do Chapéu (BA)
Hemiptera	Cixiidae	**Ferricixius davidi* Hock & Ferreira, 2012 (CR)	Itabirito (MG)
	Hydrometridae	**Cephalometra pallida* Polhemus & Ferreira, 2018	Natividade (TO)
		**Spelaeometra gruta* Polhemus & Ferreira, 2018	Itacarambi (MG)
	Kinnaridae	**Iuiuia caeca* Hock & Ferreira, 2016 (VU)	Iuiú (BA)
		**Kinnapotiguara troglóbia* (Hoch & Ferreira, 2013) (VU)	Felipe Guerra (RN)
	Reduviidae	*Amilcaria lapinhaensis* (Wygodzinsky, 1950)	Lagoa Santa (MG)
		Dohrnemesa kuarajucassaba Gil-Santana & Ferreira, 2017	Pains (MG)
		Dohrnemesa oliveirai Gil-Santana & Ferreira, 2016	Parauapebas (PA)
		Phasmatocoris catarinae Gil-Santana, 2015	Mariana (MG)
		Phasmatocoris galvaoi Gil-Santana, 2015	Canaã dos Carajás (PA)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Hemiptera	Reduviidae	*Phasmatocoris xavieri* Gil-Santana, Alves, Barrett & Costa, 2007	Presidente Figueiredo (AM)
		Polauchenia paraprotentor Gil-Santana & Ferreira, 2017	Parauapebas (PA)
		Quasitagalis afonsoi Gil-Santana, Oliveira & Zampaulo, 2020	Lavandeira (TO)
		Zelurus gerevatinga Ferreira, Ferreira & Gil-Santana, 2016	Pains (MG)
		Zelurus tambejua Ferreira, Ferreira & Gil-Santana, 2016	Dianópolis (TO)
	Veliidae	*Paravelia cunhai* Rodrigues & Moreira, 2016	Vitória do Xingu (PA)
		Paravelia digitata Rodrigues & Moreira, 2016	Santa Maria da Vitória (BA)
		Rhagovelia kararao Floriano & Moreira, 2015	Altamira (PA)
Hymenoptera	Formicidae	*Stegomyrmex bensoni* Feitosa, Brandão & Diniz, 2008	Canaã dos Carajás (PA)
Isopoda	Armadillidae	*Ctenorillo ferrarai* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014	Canaã dos Carajás (PA)
		**Gabunillo aridicola* Souza, Senna & Kury, 2010	Aiuaba (CE)
	Brasileirinidae	**Brasileirinho cavaticus* Prevorcnik, Ferreira & Sket, 2012 (CR)	Paripiranga (BA)
	Calabozoidae	**Pongycarcinia xiphidiourus* Messana, Baratti & Benvenuti, 2002 (EN)	Campo Formoso (BA)
	Dubioniscidae	*Novamundoniscus altamiraensis* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014	Altamira (PA)
	Philosciidae	**Alboscia jotajota* Campos-Filho, Aguiar & Taiti, 2020	Iporanga (SP)
		Androdeloscia akuanduba Campos-Filho, Cardoso & Taiti, 2020	Parauapebas (PA)
		**Benthana iporangensis* Lima & Serejo, 1993	Iporanga (SP)
		**Benthana xiquinhoi* Campos-Filho, Bichuette & Taiti, 2019	Andaraí (BA)
		Leonardoscia hassalli Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014	Altamira (PA)
		Metaprosekia caupe Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014	Altamira (PA)
		**Metaprosekia igatuensis* Campos-Filho, Fernandes & Bichuette, 2020	Andaraí (BA)
		Metaprosekia quadriocellata Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014	Altamira (PA)
	Platyarthridae	*Trichorhina anhanguera* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014	Morro do Pilar (MG)
		Trichorhina cipoensis Campos-Filho, Bichuette & Taiti, 2016	Itacarambi (MG)
		Trichorhina curupira Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014	Altamira (PA)
		Trichorhina guanophila Souza-Kury, 1993	Campo Formoso (BA)
		Trichorhina kaingangi Campos-Filho, 2015	Adrianópolis (PR)
		Trichorhina pataxosi Campos-Filho, Bichuette & Taiti, 2016	Pedro Leopoldo (MG)
		Trichorhina yara Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014	Altamira (PA)
	Pudeoniscidae	**Iansaoniscus georginae* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2017 (CR)	Paripiranga (BA)
		**Iansaoniscus Iraquara* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2017 (CR)	Iraquara (BA)
		**Iansaoniscus leilae* Cardoso, Bastos-Pereira & Ferreira, 2022	Campo Formoso (BA)
		**Iansaoniscus paulae* Cardoso, Bastos-Pereira & Ferreira, 2022	Itaeté (BA)
	Scleropactidae	**Amazoniscus eleonorae* Souza, Bezerra & Araujo, 2006	Altamira (PA)
		**Amazoniscus leistikowi* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014 (CR)	Altamira (PA)
		**Amazoniscus spica* Campos-Filho, Aguiar & Taiti, 2020	Canaã dos Carajás (PA)
		**Circoniscus buckupi* Campos-Filho & Araujo, 2011 (CR)	Parauapebas (PA)
		**Circoniscus carajasensis* Campos-Filho & Araújo, 2011 (EN)	Canaã dos Carajás (PA)
	Styloniscidae	**Chaimowiczia obybytyra* Cardoso, Bastos-Pereira & Ferreira, 2022	Coribe (BA)
		**Chaimowiczia tatus* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2022	Santana (BA)
		**Chaimowiczia uai* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2022	Itacarambi (MG)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Isopoda	Styloniscidae	*Cylindroniscus flaviae* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2017	Iporanga (SP)
		**Cylindroniscus platoi* Fernandes, Campos-Filho & Bichuette, 2018	Pedro Leopoldo (MG)
		**Iuiuniscus iuiuensis* Souza, Ferreira & Senna, 2015 (VU)	Iuiú (BA)
		**Pectenoniscus carinhanhensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Serra do Ramalho (BA)
		**Pectenoniscus iuiuensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Iuiú (BA)
		**Pectenoniscus juveniliensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Juvenilia (MG)
		**Pectenoniscus liliae* Campos-Filho, Bichuette & Taiti, 2019	Coribe (BA)
		**Pectenoniscus montalvaniensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Montalvânia (MG)
		**Pectenoniscus morrensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Morro do Chapéu (BA)
		**Pectenoniscus santanensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Santana (BA)
		**Spelunconiscus castroi* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014, (CR)	Matozinhos (MG)
		**Spelunconiscus septemlacuum* Bastos-Pereira, Souza, Sandi & Ferreira, 2022	Sete Lagoas (MG)
		**Pectenoniscus pankaru* Campos-Filho, Torres & Bichuette, 2022	Feira da Mata (BA)
		**Pectenoniscus fervens* Campos-Filho, Torres & Bichuette, 2022	Coronel José Dias (PI)
		**Xangoniscus aganju* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014 (EN)	Carinhanha (BA)
		**Xangoniscus ceci* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	São João da Ponte (MG)
		**Xangoniscus dagua* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Montes Claros (MG)
		**Xangoniscus ibiracatuensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Ibiracatu (MG)
		**Xangoniscus itacarambiensis* Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2017 (CR)	Itacarambi (MG)
		**Xangoniscus lapaensis* Campos-Filho, Gallo & Bichuette, 2022	Feira da Mata (BA)
		**Xangoniscus loboi* Campos-Filho, Gallo & Bichuette, 2022	Feira da Mata (BA)
		**Xangoniscus lundi* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Montes Claros (MG)
		**Xangoniscus odara* Campos-Filho, Bichuette & and Taiti, 2016	Itacarambi (MG)
		**Xangoniscus santinhoi* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020	Itacarambi (MG)
Opiliones	Cosmetidae	*Paecilaema batman* Pinto-da-Rocha & Yamaguti, 2013	São Domingos (GO)
		Roquettea troguloides Medrano & kury, 2018	Canaã dos Carajás (PA)
	Escadabiidae	**Spaeleoleptes spaeleus* Soares, 1966 (EN)	Cordisburgo (MG)
	Gerdesiidae	*Gonycranaus androgynus* Bragagnolo, Hara & Pinto-da-Rocha, 2015	Conceição do Mato Dentro (MG)
		**Gonycranaus pluto* Bragagnolo, Hara & Pinto-da-Rocha, 2015 (VU)	Morro do Pilar (MG)
	Gonyleptidae	*Daguerreia inermis* Soares & Soares, 1947	Tunas do Paraná (PR)
		**Discocyrtus pedrosoi* Kury, 2008 (VU)	Andaraí (BA)
		Eugyndes patellaris Soares, 1966	Pedro Leopoldo (MG)
		Eusarcus capixaba Santos Júnior, Azara & Ferreira, 2021	Ecoporanga (ES)
		Eusarcus cavernicola Hara & Pinto-da-Rocha, 2010	São Domingos (GO)
		**Eusarcus elinae* Kury, 2008 (EN)	Iraquara (BA)
		Eusarcus hastatus Sorensen, 1884	Pedro Leopoldo (MG)
		Eusarcus maquinensis Soares, 1966	Cordisburgo (MG)
		Eusarcus marmoreus Santos Júnior, Azara & Ferreira, 2021	Vargem Alta (ES)
		Eusarcus xambioa Santos Júnior, Azara & Ferreira, 2021	Xambioá (TO)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Opiliones	Gonyleptidae	**Giupponia chagasi* Perez & Kury, 2002 (EN)	Carinhanha (BA)
		Heteromitobates harlequin Da Silva & Gnaspini, 2009	Santo André (SP)
		**Iandumoema cuca* Ázara, Hara & Ferreira, 2020	Itacarambi (MG)
		**Iandumoema gollum* Ázara, Hara & Ferreira, 2020	Presidente Juscelino (MG)
		**Iandumoema setimapocu* Hara & Pinto-da-Rocha, 2008 (VU)	Montes Claros (MG)
		**Iandumoema smeagol* Pinto-da-Rocha, Fonseca-Ferreira & Bichuette, 2015 (EN)	Monjolos (MG)
		**Iandumoema stygia* Ázara, Hara & Ferreira, 2020	Montes Claros (MG)
		**Iandumoema uai* Pinto-da-Rocha, 1996 (CR)	Itacarambi (MG)
		Mitogoniella mucuri Ázara, DaSilva & Ferreira, 2013	Novo Oriente de Minas (MG)
		Mitogoniella taquara Da Silva & Gnaspini, 2009	Pains (MG)
		**Pachylospeleus strinatii* Šilhavý, 1974 (CR)	Iporanga (SP)
		Serracutisoma pseudovarium Da Silva & Gnaspini, 2009	Iporanga (SP)
		**Spinopilar moria* Kury & Perez-Gonzalez, 2008 (CR)	Cordisburgo (MG)
	Kimulidae	**Relictopiolus galadriel* Perez-Gonzalez *et al.*, 2017 (CR)	Itacarambi (MG)
	Neogoveidae	*Canga renatae* DaSilva, Pinto-da-Rocha & Giribet, 2010	Parauapebas (PA)
	Stygnidade	*Stenostygnoides caliginosus* Pinto-da-Rocha, 1990	Medicilância (PA)
	Stygnidae	*Protimesius lucifer* Villarreal, Azara & Kury, 2019	Parauapebas (PA)
		Protimesius orcus Villarreal, Azara & Kury, 2019	Santa Quitéria (CE)
Orthoptera	Phalangopsidae	*Adelos gryllus endogeus* Merlo, Castro-Souza, Junta & Ferreira, 2022	Pains (MG)
		Adelosgryllus ferratilis Merlo, Castro-Souza, Junta & Ferreira, 2022	Curionópolis (PA)
		Adelosgryllus lucifugus Merlo *et al.*, 2021	Piripiri (PI)
		Adelosgryllus megapterus Merlo, Castro-Souza, Junta & Ferreira, 2022	Conceição do Mato Dentro (MG)
		Adelosgryllus xambioa Merlo, Castro-Souza, Junta & Ferreira, 2022	Xambioá (TO)
		Bambuina bambui Mello, Horta & Bolfarini, 2013	Catas Altas (MG)
		Eidmanacris alboannulata (Piza, 1960)	Itirapina (SP)
		Eidmanacris lencionii Bonfarini, 2016	Brumadinho (MG)
		Eidmanacris speluncae (Mello-Leitão, 1937)	Santa Bárbara (MG)
		Endecous alejomesai Zefa, 2010	Vila Propício (GO)
		**Endecous apterus* Bolfarini & Souza-Dias, 2013 (EN)	Ituaçu (BA)
		Endecous bahiensis Castro-Souza, Zefa & Ferreira, 2017	Campo Formoso (BA)
		Endecous betariensis Mello & Pellegatti-Franco, 1998	Iporanga (SP)
		Endecous cavernicolus Costa-Lima, 1940	Lagoa Santa (MG)
		Endecous didymus Castro-Souza, Zefa & Ferreira, 2020	Luislândia (MG)
		Endecous painensis Castro-Souza, Junta & Ferreira, 2020	Pains (MG)
		**Endecous peruassuensis* Bolfarini & Bichuette, 2015 (EN)	Itacarambi (MG)
		Endecous potiguar Castro-Souza, Zefa & Ferreira, 2017	Felipe Guerra (RN)
		**Endecous troglobius* Castro-Souza, Zefa & Lopes Ferreira, 2020	Luislândia (MG)
		**Erebonyx catacumbae* Mello & Ferreira, 2021	Campo Formoso (BA)
		Phalangopsis araguaia Junta, Castro-Souza & Ferreira, 2020	São Geraldo do Araguaia (PA)
		Phalangopsis arenita Mews & Sperber, 2008	Presidente Figueiredo (AM)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Orthoptera	Phalangopsidae	*Phalangopsis bauxitica* Mews & Sperber, 2008	Viseu (PA)
		Phalangopsis ferratilis Junta, Castro-Souza & Ferreira, 2020	Canaã dos Carajás (PA)
		Phalangopsis kyju Junta, Castro-Souza & Ferreira, 2020	São Félix do Xingu (PA)
		Phalangopsis kysuia Junta, Castro-Souza & Ferreira, 2020	Apiacás (MT)
		Phalangopsis quartzitica Junta, Castro-Souza & Ferreira, 2020	São Geraldo do Araguaia (PA)
		Strinatia brevipennis Chopard, 1970	Iporanga (SP)
Palpigradi	Eukoeneniidae	**Allokoenenia canhembora* Souza & Ferreira, 2022	Campo Formoso (BA)
		**Allokoenenia stygia* Souza & Ferreira, 2022	Canaã dos Carajás (PA)
		**Eukoenenia audax* Souza, Mayoral & Ferreira, 2020	Nova Roma (GO)
		**Eukoenenia cavatica* Souza & Ferreira, 2016 (CR)	Arcos (MG)
		**Eukoenenia eywa* Souza & Ferreira, 2018 (EN)	Caeté (MG)
		Eukoenenia ferratilis Souza & Ferreira, 2011	Brumadinho (MG)
		**Eukoenenia ibitipoca* Souza & Ferreira, 2019	Lima Duarte (MG)
		**Eukoenenia igrejinha* Souza & Ferreira, 2019	Ouro Preto (MG)
		**Eukoenenia jequitai* Souza & Ferreira, 2020	Jequitaí (MG)
		**Eukoenenia jequitinhonha* Souza & Ferreira, 2016 (CR)	Caraí (MG)
		**Eukoenenia lundi* Souza & Ferreira, 2020	Luislândia (MG)
		**Eukoenenia magna* Souza & Ferreira, 2020	Montes Claros (MG)
		**Eukoenenia maquinensis* Souza & Ferreira, 2010 (VU)	Cordisburgo (MG)
		**Eukoenenia navi* Souza & Ferreira, 2018 (CR)	Barão de Cocais (MG)
		**Eukoenenia neytiri* Souza & Ferreira, 2018 (EN)	Mariana (MG)
		Eukoenenia potiguar Ferreira, Souza, Machado & Brescovit, 2011 (VU)	Felipe Guerra (RN)
		**Eukoenenia sagarana* Souza & Ferreira, 2012 (CR)	Cordisburgo (MG)
		**Eukoenenia spelunca* Souza & Ferreira, 2011 (CR)	Vargem Alta (ES)
		**Eukoenenia virgemdalapa* Souza & Ferreira, 2012 (CR)	Vazante (MG)
		Leptokoenenia pelada Souza & Ferreira, 2013 (CR)	Curionópolis (PA)
		Leptokoenenia thalassophobica Souza & Ferreira, 2013 (EN)	Parauapebas (PA)
Pseudoscorpiones	Bochicidae	**Spelaeobochica allodentatus* Mahnert, 2001 (EN)	Palmeiras (BA)
		**Spelaeobochica goliath* Viana, Souza & Ferreira, 2018	Ibiracatu (MG)
		**Spelaeobochica iuiu* Ratton, Ferreira & Mahnert, 2012 (EN)	Iuiú (BA)
		**Spelaeobochica mahnerti* Viana & Ferreira, 2020	Monjolos (MG)
		**Spelaeobochica muchmorei* Andrade & Mahnert, 2003 (CR)	Iporanga (SP)
	Cheiridiidae	*Cheiridium brasiliense* Mahnert, 2001	Morro do Chapéu (BA)
	Chernetidae	**Maxchernes iporangae* Mahnert & Andrade, 1998 (CR)	Iporanga (SP)
		Maxchernes kapinawai Bedoya-Roqueme, 2021	Tupanatinga (PE)
		**Spelaeochernes altamirae* Mahnert, 2001	Medicilância (PA)
		**Spelaeochernes armatus* Mahnert, 2001	Botuverá (SC)
		**Spelaeochernes bahiensis* Mahnert, 2001	Itaetê (BA)
		**Spelaeochernes dentatus* Mahnert, 2001	Almirante Tamandaré (PR)
		**Spelaeochernes dubius* Mahnert, 2001	Analândia (SP)
		**Spelaeochernes eleonorae* Mahnert, 2001	Altinópolis (SP)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Pseudoscorpiones	Chernetidae	**Spelaeochernes gracilipalpus* Mahnert, 2001 (EN)	Iporanga (SP)
		**Spelaeochernes pedroi* Mahnert, 2001	Pau Brasil (BA)
		**Spelaeochernes popeye* von Schimonsky & Bichuette, 2019	Laranjeiras (SE)
		Zaona cavicola Mahnert, 2001	Jardim (MS)
	Chthoniidae	**Pseudochthonius biseriatus* Mahnert, 2001 (EN)	Itacarambi (MG)
		Pseudochthonius gracilimanus Mahnert, 2001	Iraquara (BA)
		**Pseudochthonius olegario* Schimonsky, 2022	Presidente Olegário (MG)
		**Pseudochthonius ramalho* Assis, Schimonsky & Bichuette, 2021	Serra do Ramalho (BA)
		P*seudochthonius ricardoi* Mahnert, 2001	Iporanga (SP)
		**Pseudochthonius strinatii* Beier, 1969	Iporanga (SP)
	Ideoroncidae	**Ideoroncus cavicola* Mahnert, 2001 (EN)	Iporanga (SP)
	Olpiidae	*Progarypus gracilis* Mahnert, 2001	Matozinhos (MG)
		Progarypus liliae Mahnert, 2001	Morro do Chapéu (BA)
		Progarypus nigrimanus Mahnert, 2001 (CR)	Iporanga (SP)
		Progarypus setifer Mahnert, 2001	Itacarambi (MG)
Psocoptera	Amphientomidae	*Lithoseopsis brasiliensis* García Aldrete, Neto & Ferreira, 2018	Parauapebas (PA)
	Prionoglaridídae	*Neotrogla aurora* Lienhard, 2010	Aurora do Tocantins (TO)
		Neotrogla brasiliensis Lienhard, 2010	Itacarambi (MG)
		Neotrogla curvata Lienhard & Ferreira, 2013	São Félix do Coribe (BA)
		Neotrogla truncata Lienhard, 2010	Campo Formoso (BA)
	Psyllipsocidae	*Psyllipsocus angustipennis* Lienhard, 2014	Itacarambi (MG)
		Psyllipsocus clunioventralis Lienhard, 2014	Chapada dos Guimarães (MT)
		Psyllipsocus clunjunctus Lienhard, 2014	Damianópolis (GO)
		Psyllipsocus didymus Lienhard, 2014	Paranaíta (MT)
		Psyllipsocus falcifer Lienhard, 2014	Pains (MG)
		Psyllipsocus fuscistigma Lienhard, 2014	Tejuçuoca (CE)
		Psyllipsocus llipsocus marconii Lienhard, 2014	Montalvânia (MG)
		Psyllipsocus proximus Lienhard, 2014	Apuí (AM)
		Psyllipsocus punctulatus Lienhard, 2014	Coronel José Dias (PI)
		Psyllipsocus radiopictus Lienhard, 2014	Murici (AL)
		Psyllipsocus serrifer Lienhard, 2014	Pains (MG)
		Psyllipsocus similis Lienhard, 2014	Itambé do Mato dentro (MG)
		Psyllipsocus spec. cf. *punctulatus* Lienhard, 2014	Itacarambi (MG)
		Psyllipsocus spinifer Lienhard, 2014	Ubajara (CE)
		Psyllipsocus subtilis Lienhard, 2014	Felipe Guerra (RN)
		Psyllipsocus thaidis Lienhard, 2014	Coronel José Dias (PI)
	Ptiloneuridae	*Brasineura troglophilica* Silva-Neto & Aldrete, 2015	Altamira (PA)
		Loneura cavernicola Cutrim, 2022	Pains (MG)
		Triplocania brancoi Silva-Neto, Aldrete, Rafael & Ferreira, 2021	Conceição do Mato Dentro (MG)
		Triplocania ferratilis Silva-Neto, Aldrete, Rafael & Ferreira, 2021	Nova Lima (MG)
		Triplocania mariaelinae Silva-Neto, Aldrete & Rafael, 2016	Altamira (PA)

Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Psocoptera	Ptiloneuridae	*Triplocania pains* Silva-Neto, Aldrete, Rafael & Ferreira, 2021	Lagoa da Prata (MG)
		Triplocania zairae Silva-Neto, Aldrete, Rafael & Ferreira, 2021	Lagoa Santa (MG)
Ricinulei	Ricinoididae	*Cryptocellus canga* Pinto-da-Rocha & Andrade, 2012	Canaã dos Carajás (PA)
		Cryptocellus tarsilae Pinto-da-Rocha & Bonaldo, 2007	Parauapebas (PA)
		Cangazomus xikrin Pinto-da-Rocha, Andrade & Moreno-González, 2016	Parauapebas (PA)
Schizomida	Hubbardiidae	*Naderiore carajas* Pinto-da-Rocha, Andrade & Moreno-Gonzalez, 2016	Canaã dos Carajás (PA)
		Rowlandius pedrosoi Giupponi, Miranda & Villarreal, 2016	Santa Quitéria (CE)
		Rowlandius potiguar Santos, Ferreira & Buzzato, 2013	Felipe Guerra (RN)
		Rowlandius ubajara Santos, Ferreira & Buzzato, 2013 (CR)	Ubajara (CE)
Scorpiones	Buthidae	*Ananteris infuscata* Lourenço, Giupponi & Leguin, 2013 (EN)	Grão Mogol (MG)
		Troglorhopalurus lacrau (Lourenço & Pinto-da-Rocha, 1997) (DD)	Itaetê (BA)
		**Troglorhopalurus translucidus* Lourenço, Baptista & Giuponni, 2004 (EN)	Lençois (BA)
Sphaeriida	Sphaeriidae	**Eupera troglobia* Simone & Ferreira, 2022	Lagoa da Confusão (TO)
Spongillida	-	**Arinosaster patriciae* Volkmer-Ribeiro *et al.*, 2021	Diamantino (MT)
Thysanura	Campodeidae	**Oncinocampa trajanoae* Conde, 1997 (CR)	Iporanga (SP)
	Nicoletiidae	**Cubacubana spelaea* (Galán, 2000) (VU)	Campo Formoso (BA)
Tricladida	Dimarcusidae	**Hausera hauseri* Leal-Zanchet, Souza & Ferreira, 2014 (VU)	Felipe Guerra (RN)
	Dugesiidae	**Girardia arenicola* Hellmann & Leal-Zanchet, 2018 (CR)	Iporanga (SP)
		Girardia asymmetrica Hellmann & Leal-Zanchet, 2020	Lontra (MG)
		**Girardia corumbataiensis* Morais & Leal-Zanchet, 2021	Itirapina (SP)
		**Girardia desiderensis* Souza *et al.*, 2016, (CR)	São Desidério (BA)
		Girardia ibitipoca Hellmann & Leal-Zanchet, 2020	Lima Duarte (MG)
		**Girardia multidiverticulata* Souza *et al.*, 2015 (CR)	Bodoquena (MS)
		**Girardia nobresis* Morais & Leal-Zanchet, 2021	Nobres (MT)
		**Girardia paucipunctata* Hellmann & Leal-Zanchet, 2018 (CR)	Iporanga (SP)
		Girardia pierremartini Souza & Leal-Zanchet, 2016	Presidente Olegário (MG)
		**Girardia spelaea* Hellmann & Leal-Zanchet, 2020	Carinhanha (BA)
	Geoplanidae	*Difroehlichia elenae* Leal-Zanchet & Marques, 2018	Conceição do Mato Dentro (MG)
		Paraba pankaru Amaral & Leal-Zanchet, 2019	Serra do Ramalho (BA)
		Pasipha carajaensis Amaral & Leal-Zanchet, 2019	Curionópolis (PA)
		Pasipha ferrariaphila Leal-Zanchet & Marques, 2018	Conceição do Mato Dentro (MG)
		Pasipha tutameia Amaral & Leal-Zanchet, 2019	Cordisburgo (MG)
	Uteriporidae	**Sluysia triapertura* Souza *et al.*, 2018 (CR)	Felipe Guerra (RN)

VERTEBRADOS			
Táxon	Família	Espécie	Localidade tipo
Characiformes	Characidae	**Stygichthys typhlops* Brittan & Böhlke, 1965 (EN)	Jaiba (MG)
Siluriformes	Callichthyidae	**Aspidoras mephisto* Tencatt & Bichuette, 2017	Posse (GO)
	Heptapteridae	**Phreatobius cisternarum* Goeldi, 1905	Ilha de Marajó (PA)
		**Phreatobius dracunculus* Shibatta, Muriel-Cunha & Pinna, 2007	Rio Pardo (RO)
		**Pimelodella kronei* (Ribeiro, 1907) (EN)	Iporanga (SP)
		**Pimelodella spelaea* Trajano, Reis & Bichuette, 2004 (EN)	São Domingos (GO)

	Loricariidae	**Rhamdia enfurnada* Bichuette & Trajano, 2005	Coribe (BA)
		**Rhamdiopsis krugi* Bockmann & Castro, 2010 (VU)	Itaetê (BA)
Siluriformes	Trichomycteridae	**Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 (EN)	São Domingos (GO)
		**Ancistrus formoso* Sabino & Trajano, 1997 (VU)	Formoso (BA)
		**Glaphyropoma spinosum* Bichuette, Pinna & Trajano, 2008 (VU)	Andaraí (BA)
		**Ituglanis bambui* Bichuette & Trajano, 2004 (CR)	São Domingos (GO)
		**Ituglanis boticario* Rizzato & Bichuette, 2014	Mambai (GO)
		**Ituglanis epikarsticus* Bichuette & Trajano, 2004 (VU)	São Domingos (GO)
		**Ituglanis mambai* Bichuette & Trajano, 2008 (EN)	Posse (GO)
		**Ituglanis passensis* Fernandez & Bichuette, 2002 (VU)	São Domingos (GO)
		**Ituglanis ramiroi* Bichuette & Trajano, 2004 (VU)	São Domingos (GO)
		**Trichomycterus dali* Rizzato, Costa, Trajano & Bichuette, 2011 (VU)	Bonito (MS)
		**Trichomycterus itacarambiensis* Trajano & de Pinna, 1996 (CR)	Itacarambi (MG)
		**Trichomycterus rubbioli* Bichuette & Rizzato, 2012 (VU)	Carinhanha (BA)
Passeriformes	Rhinocryptidae	*Scytalopus speluncae* (Ménétriés, 1835)	São João Del Rey (MG)
Gymnotiformes	Sternopygidae	**Eigenmannia vicentespelaea* Triques, 1996 (VU)	São Domingos (GO)

Agradecimentos

Agradecemos ao Dr. Rodrigo Lopes Ferreira e à Sociedade Brasileira de Espeleologia (SBE) pelas fotos disponibilizadas para este capítulo. Agradecemos ainda a Vale e a todos da Gerência de Espeleologia e Tecnologia e, especialmente, aos pesquisadores, consultores, biólogos e espeleólogos em contribuem ao longo de décadas para a exploração de milhares de cavernas e para a descoberta desta maravilhosa diversidade da fauna subterrânea brasileira.

Referências

ALJANČIČ, G. History of research on *Proteus anguinus* Laurenti 1768 in Slovenia. **Folia Biologica et Geológica**, Ljubljana, v. 60, n. 1, p. 36-39, July. 2019.

ÁZARA, L. N.; FERREIRA, R. L. Annotated checklist of Gonyleptoidea (Opiliones: Laniatores) associated with Brazilian caves. **Zootaxa**, Auckland, v. 4439, n. 1, p. 1-107, Jun. 2018.

BARR, T. C. Cave ecology and the evolution of troglobites. **Geology**, [*s. l.*], [p. 35–105], 1968.

BARR, T. C. Cave Ecology and the Evolution of Troglobites. *In*: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K.; STEERE, W. C. (eds.). **Evolutionary Biology**. Boston: Springer, 1968. p. 35–102. DOI: 10.1007/978-1-4684-8094-8_2.

BICHUETTE, M. E.; SIMÕES, L. B.; ZEPON, T.; SCHIMONSKY, D. M.; GALLÃO, J. E. Richness and taxonomic distinctness of cave invertebrates from the northeastern state of Goiás, central Brazil: a vulnerable and singular area. **Subterranean Biology,** [*s.l.*], v. 29, p. 1-33, Jan. 2019.

BICHUETTE, M. E. Ecologia de peixes de riachos de cavernas e outros habitats subterrâneos. **Oecologia Australis**, [*s.l.*], v. 25, p. 620-641, 2021.

BRASIL. Câmara dos Deputados. Decreto n. 6.640, de 7 de novembro de 2008. Dá nova redação aos arts. 1º, 2º, 3º, 4º e 5º e acrescenta os arts. 5-A e 5-B ao Decreto nº 99.556, de 1º de outubro de 1990. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Poder Executivo, Brasília, DF, 10 nov. 2008. Seção 1, p. 8. Disponível em: https://www2.camara.leg.br/legin/fed/decret/2008/decreto-6640-7-novembro-2008-583389-publicacaooriginal-106227-pe.html. Acesso em: 15 dez. 2009.

BRASIL. Câmara dos Deputados. Decreto nº 58.054, de 23 de março de 1966. Promulga a Convenção para a proteção da flora, fauna e das belezas cênicas dos países da América. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Poder Executivo, Brasília, DF, 30 mar. 1966. Seção 1, p. 3348

(Publicação Original). Disponível: https://www2.camara.leg.br/legin/fed/decret/1960-1969/decreto-58054-23-marco-1966-398707-publicacaooriginal-1-pe.html. Acesso em: 17 maio 2022.

BRASIL. Câmara dos Deputados. Lei nº 5.197, de 3 de janeiro de 1967. Dispõe sobre a proteção à fauna e dá outras providências. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Poder Executivo, Brasília, DF, 5 jan. 1967. Seção 1, p. 177 (Publicação Original). Disponível em: https://www2.camara.leg.br/legin/fed/lei/1960-1969/lei-5197-3-janeiro-1967-364679-norma-pl.html. Acesso em: 12 maio 2022.

BRASIL. Conselho Nacional do Meio Ambiente**.** Resolução CONAMA n. 001, de 23 de janeiro de 1986. **Diário Oficial da União**. Brasília, DF: CONAMA; IBAMA, 17 fev. 1986. Disponível em: http: //www.mma.gov.br/port/conama/res/res86/res0186.html. Acesso em: 08 jun. 2012.

BRASIL. Constituição (1988). **Constituição da República Federativa do Brasil de 1988**. Brasília, DF: Senado Federal, 05 out. 1988. Disponível em: http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/constituicao/constituicaocompilado.html. Acesso em: 13 maio 2022.

BRASIL. Decreto n. 10.935, de 12 de janeiro de 2022. Dispõe sobre a proteção das cavidades naturais subterrâneas existentes no território nacional. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Poder Executivo, Brasília, DF, 12 jan. 2022. Seção 1 - Extra A, p. 1. Disponível em: www.in.gov.br/web/dou/-/decreto-n-10.935-de-12-de-janeiro-de-2022-373591582. Acesso em: 18 maio 2022.

BRASIL. Decreto-lei n. 99.556, de 1º de outubro de 1990. Dispõe sobre a proteção das cavidades naturais subterrâneas existentes no território nacional, e dá outras providências. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Brasília, 2 out. 1990. Seção 1, p. 18836 (Publicação Original). Disponível em: https://www2.camara.leg.br/legin/fed/decret/1990/decreto-99556-1-outubro-1990-339026-publicacaooriginal-1-pe.html. Acesso em: 15 dez. 2009.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Instrução Normativa n. 2, de 20 de agosto de 2009**. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Diretoria de Pesquisa, Avaliação e Monitoramento da Biodiversidade. Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas. [*S.l.*]*:* Ministério do Meio Ambiente, 2009. Disponível em: https://www.icmbio.gov.br/cecav/images/download/IN%2002_MMA_criterios_210809.pdf. Acesso em: 11 maio 2022.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Portaria n. 148, de 07 de junho de 2022. [Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção]. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Poder Executivo, Brasília, DF, Seção 1, p. 74, 08 de junho de 2022. Disponível em: https://www.in.gov.br/en/web/dou/-/portaria-mma-n-148-de-7-de-junho-de-2022-406272733.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Resolução Conabio n. 8, de 8 de dezembro de 2021**. Dispõe sobre a Lista nacional de espécies ameaçadas de extinção. [*S.l.*: *s.n.*], 2021. Disponível em: https://www.gov.br/mma/pt-br/assuntos/biodiversidade/comissao-nacional-da-biodiversidade/lista_de_especies_ameacadas_fauna.pdf. Acesso em: 19 maio 2022.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Anuário Estatístico do Patrimônio Espeleológico Brasileiro 2020**. Brasília: ICMBio, 2021. (CENTRO NACIONAL DE PESQUISA E CONSERVAÇÃO DE CAVERNAS, Ano 3, n. 3). Disponível em: https://www.icmbio.gov.br/cecav/destaques/90-anuario-estatistico-do-patrimonio-espeleologico-brasileiro-2018.html. Acesso em: 16 maio 2022.

BRESCOVIT, A. D.; CIZAUSKAS, I. Seven new species of the spider genus *Matta* Crosby from caves in the State of Minas Gerais, Brazil (Araneae, Tetrablemmidae). **Zootaxa**, Auckland, v. 4559, n. 3, p. 401-444, Feb. 2019. DOI: 10.11646/zootaxa.4559.3.1.

BRESCOVIT, A. D.; CIZAUSKAS, I.; MOTA, L. P. Seven new species of the spider genus *Ochyrocera* from caves in Floresta Nacional de Carajás, PA, Brazil (Araneae, Ochyroceratidae). **ZooKeys**, Sofia, v. 726, p. 87-130, Jan. 2018. DOI: https://doi.org/10.3897/zookeys.726.19778.

BRIGNOLI, P. M. Sur quelques araignées cavernícolas d'Argentine, Uruguay, Brésil et Venezuela récoltées par le Dr. P. Strinatri. **Revue Suisse de Zoologie**, [*s.l.*], v. 79, n. 12, p. 361-385, mars. 1972. DOI: https://doi.org/10.5962/bhl.part.97130.

BRINKLØV, S.; FENTON, M. B.; RATCLIFFE, J. M. Echolocation in Oilbirds and swiftlets. **Frontiers in Physiology**, [*s.l.*], v. 4, n. 123, p. 1-12, May 2013. DOI: 10.3389/fphys.2013.00123.

CAMACHO, A. I. **The natural history of biospeleology**. 1992. 680 f. Monografia (Museo Nacional de Ciencias Naturales) – Consejo Superior de Investigaciones Cientificas, Madrid. 1992.

CAMPOS-FILHO, I. S. *et al*. Expanding the knowledge on the diversity of the cavernicolous Styloniscidae Vandel, 1952 (Oniscidea, Synocheta) from Brazil, with descriptions of two new species from the semiarid karst regions. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 1101, p. 35-55, May 2022. DOI: 10.3897/zookeys.1101.79043.

CARDOSO, P.; ERWIN, T. L.; BORGES, P. A.; NEW, T. R. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. **Biological Conservation**, [*s.l.*], v. 144, n. 11, p. 2647-2655, Nov. 2011. DOI: https://doi.org/10.1016/j.bio-

con.2011.07.024.

CHAGAS-JR, A.; BICHUETTE, M. E. A synopsis of centipedes in Brazilian caves: hidden species diversity that needs conservation (Myriapoda, Chilopoda). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 737, p. 13-56, Feb. 2018. DOI: 10.3897/zookeys.737.20307.

CHAIMOWICZ, F. Levantamento bioespeleológico em algumas grutas de Minas Gerais. **Espeleo-Tema**, São Paulo, v. 14, n. 1, p. 97-107, jan. 1984.

CHAIMOWICZ, F. Observações preliminares sobre o ecossistema da gruta Olhos d'Água, Itacarambi, MG. **Espeleo-Tema**, São Paulo, v. 15, n. 1, p. 65-77, jan. 1986.

CHEN, Y.; YANG, J.; ZHU, Z. A new fish of the genus *Sinocyclocheilus* from Yunnan with comments on its characteristic adaptation (Cypriniformes: Cyprinidae). **Acta Zootaxonomica Sinica**, [*s.l.*], v. 19, n. 2, p. 246-253, Apr. 1994.

CHOPARD, L. Sur une gravure d'insecte de l'epoque magdalénienne**. Comptes Rendus de la Societé de Biogeographie**, v. 5, p. 64-7, 1928.

CHRISTIANSEN, K. A. Morphological adaptations. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (ed.). **Encyclopedia of caves**. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier; Academic, 2012. p. 517–528.

CHRISTIANSEN, K. A. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Memoires Spelunca**, [*s.l.*], v. 2, p. 76-78, July 1962.

CIPOLA, N. G.; OLIVEIRA, J. V. L. C.; BELLINI, B. C.; FERREIRA, A. S.; LIMA, E. C. A.; BRITO, R. A.; STIEVANO, L. C.; SOUZA, P. G. C.; ZEPPELINI, D. Review of Eyeless *Pseudosinella* Schäffer (Collembola, Entomobryidae, and Lepidocyrtinae) from Brazilian Caves. **Insects**, [*s.l.*], v. 11, n. 3, p. 1-140, Mar. 2020. DOI 10.3390/insects11030194.

CISNEROS-HEREDIA, D. F; HENRY, P.; BUITRÓN-JURADO, G.; SOLANO-UGALDE, A.; ARCOS-TORRES, A.; TINOCO, B. A. New data on the distribution of Oilbird *Steatornis caripensis* in Ecuador. **Cotinga**, [*s.l.*], v. 34, p. 28-31, Mar. 2012.

COLLET, C. G. **Quem é quem na espeleologia brasileira**. São Paulo: Edição do Autor, 1985.

CULVER, D. C.; PIPAN, T. Subterranean Ecosystems. *In*: LEVIN, S. A. (ed.) **Encyclopedia of Biodiversity**. 2nd ed. Waltham, MA: Academic Press, 2013. V. 7. p. 49-62.

DEHARVENG, L.; BEDOS, A. Diversity of Terrestrial Invertebrates in Subterranean Habitats. *In*: MOLDOVAN, O. T.; KOVÁČ, L.; HALSE, S. Cave Ecology. **Ecological Studies,** Gewerbestrasse, v. 235, p. 107-172, Jan. 2018. DOI 10.1007/978-3-319-98852-8_7.

DESSEN, E. M. B.; ESTON, V. R.; SILVA, M. S.; TEMPERINI-BECK, M. T.; TRAJANO, E. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 32, n. 6, p. 714-725, jun. 1980.

DESSEN, E. M. B. A problemática do estudo de biologia em cavernas. **Espeleo-Tema**, São Paulo, v. 23, n. 1, p. 12-14, 1979.

FERREIRA, R. L. A vida subterrânea nos campos ferruginosos. **O Carste**, Belo Horizonte, v. 17, n. 3, p. 106-115, jul. 2005.

FERREIRA, R. L.; CARDOSO, R. C.; SOUZA-SILVA, M. Composição, riqueza e diversidade de invertebrados em cavernas de Dianópolis (TO). **Revista Brasileira de Espeleologia**, Brasília, v. 2, n. 7, 2016.

FIGUEIREDO, L. A. V.; RASTEIRO, M. A.; RODRIGUES, P. C. Legislação para a proteção do patrimônio espeleológico brasileiro: mudanças, conflitos e o papel da Sociedade Civil. **Espeleo-Tema**, Campinas, v. 21, n. 1, p. 49-65, set. 2010.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, Sofia, v. 746, p. 1-23, Mar. 2018. DOI 10.3897/zookeys.746.15140.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 38, n. 3/4, p. 549-584, Dec. 1994.

GNASPINI-NETO, P. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil: primeira aproximação. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 33, n. 2, p. 183-192, jun. 1989.

GODOY, N. M. Nota sobre a fauna cavernícola de Bonito, MS. **Espeleo-Tema**, São Paulo, v. 15, n. 1, p. 79-91, jan. 1986.

GUZIK, M. T.; AUSTIN A. D.; COOPER. S. J. B.; HARVEY, M. S.; HUMPHREY, W. F.; BRADFORD, T.; EBERHARD, S. M.; KING, R. A.; LEYS, R.; MUIRHEAD, K. A.; TOMLINSON, M. Is the Australian subterranean fauna uniquely diverse? **Invertebrate Systematics**, Australia, v. 24, p. 407-418, Jan. 2010. DOI 10.1071/IS10038.

HALSE, S. A.; SCANLON, M. D.; COCKING, J. S.; BARRON, H. J.; RICHARDSON, J. B.; EBERHARD, S. M. Pilbara stygofauna: deep groundwater of an arid landscape contains globally significant radiation of biodiversity. **Records of the Western Australian Museum**, Australian, v. 78, p. 443–483, 2014. DOI 10.18195/issn.0313-122x.78(2).2014.443-483.

HALSE, S. A.; PEARSON, G. B. Troglofauna in the vadose zone: comparison of scraping and trapping results and sampling adequacy. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 13, p. 17-34, Mar. 2014. DOI 10.3897/subtbiol.13.6991.

HOWARTH, F. G.; MOLDOVAN, O. T. Where Cave Animals Live. *In*: MOLDOVAN, O. T.; KOVÁC, L.; HALSE, S. (ed.). **Cave Ecology**. Switzerland: Springer Nature, 2018. p. 23-40.

INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE AND NATURAL RESOURCES. *In*: **The IUCN Red List of threatened species**. Version 2021-3. Cambridge: IUCN, 2022. Disponível

em: http://www.iucnredlist.org/. Acesso em: 16 maio 2022.

JOSEPH, G. Systematisches Verzeichnis der in den Tropfsteingrotten von Krain einheimischen Arthropoden nebst Diagnosen der von Verfasser entdecken und bisher noch nicht beschriebenen. **Arten Berliner Entomol.**, [*s.l.*], v. 25, 1882.

KRONE, R. As grutas calcareas de Iporanga. **Revista do Museu Paulista**, São Paulo, v. 3, p. 477-500, abr.1898.

KRONE, R. Estudo sobre as cavernas do valle do rio ribeira. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 15, p. 139-166, 1909.

LAURENTI, J. N. **Specimen medicum, exhibens synopsin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium Austriacorum**. Wien: Joan Thomae, 1768. 214 p. DOI: https://doi.org/10.5962/bhl.title.5108.

MA, L., ZHAO, Y. H., YANG, J. X. Cavefish of China. In: White, W.B., Culver, D.C. (Eds.), Encyclopedia of Caves, 3rd edition. **Academic Press**, Amsterdam, pp. 237–254, 2019.

MAIA, J. C.; FRANCO, J. L. A. **O homem, a mata e o beija-flor**: Augusto Ruschi e a conservação da natureza no Brasil. Santa Teresa: INMA; Comunicação Impressa, 2021. 388p.

MAMMOLA, S. *et al*. Collecting eco-evolutionary data in the dark: Impediments to subterranean research and how to overcome them. **Ecology and Evolution**, v. 11, p. 5911-5926, Mar. 2021. DOI: 10.1002/ece3.7556.

MAMMOLA, S. *et al*. Towards evidence-based conservation of subterranean ecosystems. **Biological Reviews**, [*s.l.*], p. 1-35, Mar. 2022. DOI 10.1111/brv.12851.

MARTÍNEZ-GIL, M.; CAMACHO, A. I.; VALDECASAS, A. G. A Tribute to Racovitza. **Graellsia**, v. 63, n. 2, p. 363-366, Dec. 2007. DOI 10.3989/graellsia.2007.v63.i2.104.

MOREIRA, J. R. A.; PAIVA, R. S. Levantamento bioespeleológico preliminar da Serra dos Carajás-PA, Brasil. *In*: CONGRESSO DE ESPELEOLOGIA DA AMÉRICA LATINA E DO CARIBE, 1., Belo Horizonte. **Anais** […]. Belo Horizonte: SBE, 1988. p.142-150.

MOREIRA, C. R. *et al*. Rediscovery and redescription of the unusual subterranean characiform *Stygichthys typhlops*, with notes on its life history. **Journal of Fish Biology**, v. 76, n. 7, p. 1815-1824, May 2010. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2010.02625.x.

MURIEL-CUNHA, J.; PINNA, M. New data on cistern catfish, *Phreatobius cisternarum*, from subterranean waters at the mouth of the Amazon River (Siluriformes, Incertae Sedis). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 45, n. 26, 2005. DOI: https://doi.org/10.1590/S0031-10492005002600001.

NIEMILLER, M. L.; BICHUETTE, M. E.; CHAKRABARTY, P.; FENOLIO, D. B.; GLUESENKAMP, A. G.; SOARES, D.; ZHAO, Y. Cavefishes. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T. (ed.). Encyclopedia of Caves. San Diego: Academic Press, 2019. p. 227-236.

PACKARD, A. S. The cave fauna of North America, with remarks on the anatomy of the brain and the origin of the blind species. **Mem. Natl. Acad. Sci**, [*s.l.*], v.4, p.1-156, 1888.

PASSANHA, V.; CIZAUSKAS, I.; BRESCOVIT, A. D. A new genus of Micromygalinae (Araneae, Microstigmatidae) from Brazil, with transfer of *Masteria emboaba* Pedroso, Baptista & Bertani, 2015 and description of six new species. **ZooKeys**, Sofia, v. 81, p. 1-32, Jan. 2019. DOI 10.3897zookeys.814.29906.pdf.

PAVAN, C. Observations and experiments on the cave fish *Pimelodella kronei* and its relatives. **American Naturalist**, Chicago, v. 80, n. 792, p. 343-361, May/Jun. 1946.

PEREIRA, M. L. S. *et al*. Richness of *Cladosporium* in a tropical bat cave with the description of two new species. **Mycological Progress**, [*s.l.*], v.21, p. 345-357, Mar. 2022. DOI: https://doi.org/10.1007/s11557-021-01760-2.

PINTO-DA-ROCHA, R. Invertebrados cavernícolas da porção meridional da Província Espeleológica do Vale do Ribeira, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 2, n. 12, p. 229-255, dez. 1994.

PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 39, n. 6, p. 61-163, jul. 1995.

RABELO, L. M.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Priority caves for biodiversity conservation in a key karst area of Brazil: comparing the applicability of cave conservation indices. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 27, p. 2097-2129, May. 2018.

RACOVITZA, E. G. Essai sur les problèmes biospéologiques. Bioespeologica 1. **Archives de Zoologie Expérimentale and Générale**, [*s.l.*], v.4, p. 371-488, 1907.

RAPOSO, M. A.; KIRWAN, G. M.; LOSKOT, V.; ASSIS, C. P. São João del Rei is the type locality of *Scytalopus speluncae* (Aves: Passeriformes: Rhinocryptidae): a response to Maurício *et al.* (2010). **Zootaxa**, n. 3439, p. 51–67, 2012.

ROJAS, L. M. *et al.* Retinal morphology and electrophysiology of two caprimulgiformes birds: the cave-living and nocturnal oilbird (*Steatornis caripensis*), and the crepuscularly and nocturnally foraging common pauraque (*Nyctidromus albicollis*). **Brain Behav Evol**., v. 64, p. 19-33, 2004.

ROMERO, A. **Cave Biology**. Cambridge: University Press, 2009. 318 p.

ROMERO, R.; MCLERAN, A. Threatened Fishes of the World: *Stygichthys typhlops* Brittan & Böhlke, 1965 (Characidae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 57, p. 270, Mar. 2000. DOI: 10.1023/A:1007691926260.

RUSCHI, A. Morcegos do Estado do Espírito Santo. **Boletim do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão**, [*s.l.*], n. 9A, 1952.

SCHINER. J. R. Fauna der Adelsberger- Lueger-und Magdalenen-

Grotte. *In*: Schmidl A. (ed.). **Grotten and Höhlen von Adelsberg**: Lueg, Planina und Laas. Wien: Braunmüller, 1854.

SCHIÖDTE, J. C. Bidrag til den underjordiske Fauna. (Specimen faunae subterraneae). **Afhandl. Dansk. Vidensk**, Selsk, v. 5, n. 2, p. 1-39, 1849.

SHAW, T. R. **History of Cave Science**: the exploration and study of limestone caves, to 1900. 2nd ed. Broadway: Sydney Speleological Society, 1992.

SIMÕES, M. H.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Cave physical attributes influencing the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 103–121, 2015.

SKET, B. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? **Journal of Natural History**, v. 42, n. 21/22, p. 1549-1563, 2008.

SOUZA, M. F. V. R. *et al*. Pierre Strinati at 90 and his contributions to the subterranean biology in Brazil. **Espeleo-Tema**, Campinas, v. 29, n. 1. p. 141-146, 2019.

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

SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. The first two hotspots of subterranean biodiversity in South America. **Subterranean Biology**, v. 19, p. 1–21, 2016.

SOUZA-SILVA, M; FERREIRA, R. L. Cave invertebrates in Espírito Santo state, Brazil: a primary analysis of endemism, threats and conservation priorities. **Subterranean Biology**, v. 16, p. 79–102, 2015.

STRINATI, P. Faune des Grutas das Areias (São Paulo, Brazil). *In*: INTERNACIONAL SYMPOSIUM ON CAVE BIOLOGY AND CAVE PALEONTOLOGY, Oudtshoom, 1975. **Proceedings** […]. Oudtshoom: [*s.n.*], 1975. p.37-38.

STRINATI, P. Recherches biospéologiques en Amérique du Sud. **Annales de Spéléologie**, v. 26, p.439-450, 1971.

TRAJANO, E.; GNASPINI-NETTO, P. Observações sobre a mesofauna cavernícola do Alto Ribeira-SP. **Espeleo-Tema**, Campinas, v. 15, n. 1, p. 28-32, 1986.

TRAJANO, E. Ecologia de populações de morcegos cavernícolas em uma região cárstica do sudeste do Brasil. **Rev. Bras. Zool.**, São Paulo, v. 2, n. 5, p. 255-320, 1984.

TRAJANO, E. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 3, n. 8, p. 533-561, maio 1987.

TRAJANO, E. Estudo do comportamento espontâneo e alimentar e da dieta do bagre cavernícola, *Pimelodella kronei*, e seu provável ancestral epígeo, *Pimelodella transitoria* (Siluriformes, Pimelodidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 49, n. 3, p. 757-769, 1989.

TRAJANO E; MOREIRA J. R. A. Estudo da fauna de cavernas da província espeleológica arenítica Altamira-Itaituba, Pará. **Rev. Bras. Biol.**, v. 51, n. 1, p. 13-29, 1991.

TRAJANO, E; GNASPINI, P. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 3, n. 7, p. 383-407, jul. 1991.

TRAJANO, E. (org.) **Sistema Areias**: 100 anos de estudos. São Paulo: Redespeleo Brasil, 2006. 116 p.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (eds.). **Encyclopedia of Caves**. Waltham: Academic Press, 2012. p. 275-277.

TRAJANO, E.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, p. 1805–1828, 2016.

TRAJANO, E.; CARVALHO, M. R. de. 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**, v. 22, p. 1-26, 2017.

VALVASOR, J. W. **Die Ehre des Herzogthums Krain**. Ljubljana: Endter, 1689.

VANDEL, A. **Biospéologie**: la biologie des animaux cavernicoles. Paris: Gauthier-Villars, 1964.

VIRÉ, A. **La biospéologie**. Paris: Gauthier-Villars; Imprimeur-Libraire, 1904. (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, n. 139). 139 p.

VON EICKSTEDT, V. R. Aranhas coletadas nas grutas calcárias de Iporanga, São Paulo, Brasil. **Memórias do Instituto Butantan**, São Paulo, v. 39, p. 61-71, 1975.

ZEPPELINI, D. *et al*. A New Species of *Pararrhopalites* Bonet & Tellez (Collembola, Symphypleona, Sminthuridae) from Iron Caves in Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 47, n. 4, p. 492-501, 2018.

Rodrigo Lopes Ferreira

Robson de Almeida Zampaulo

Robson de Almeida Zampaulo

Gruta Brejal
Ataliba Coelho

2

Dinâmica Trófica em Ambientes de Cavernas

MARCONI SOUZA-SILVA
RODRIGO LOPES FERREIRA
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea – CEBS
Instituto de Ciências Naturais, Departamento de Ecologia e Conservação
Universidade Federal de Lavras – UFLA

Introdução geral

Os organismos vivos processam e assimilam diferentes tipos de recursos orgânicos ou inorgânicos em busca de energia para construção de moléculas, de células e de outras estruturas e para a manutenção de órgãos e sistemas. Dentre os elementos mais requisitados estão o carbono, o nitrogênio e o fósforo. Nos ecossistemas de superfície, a energia da irradiação solar representa o principal impulsionador da produção de compostos orgânicos pelos organismos fotossintetizantes, autotróficos ou produtores primários. A acumulação de matéria orgânica por estes produtores representa, em grande maioria, o primeiro passo na captura, armazenamento e transferência de energia nos ecossistemas de superfície (PHILLIPSON, 1969).

Não diferente dos ecossistemas de superfície, um dos grandes paradigmas da ecologia em ambientes subterrâneos é o entendimento do funcionamento energético destes ecossistemas, que tendem a ser desprovidos de fontes de produtividade fotossintetizante sendo, consequentemente, oligotróficos. Frequentemente, depara-se com questões relacionadas às vias de aporte, à capacidade de retenção e armazenamento e ao processamento de recursos orgânicos. Identificar as origens e destinos dos vários tipos de alimentos disponíveis para a fauna nos ambientes subterrâneos é uma tarefa crucial, uma vez que a dinâmica energética representa um dos grandes moduladores de padrões ecológicos e evolutivos. As dinâmicas de disponibilização de recursos orgânicos podem alterar as interações entre organismos, taxas de processamento e a dinâmica de transferência de energia (LINDEMAN, 1942; MOORE *et al.*, 2004).

As discussões sobre essa temática para ambientes oligotróficos não são recentes, sendo que Hutchinson (1965) foi um dos pioneiros em se debruçar sobre o assunto e criar o conceito de "alobiosfera" como um conjunto de ambientes periféricos na terra, que são desprovidos de produção primária e dependentes de doadores externos de matéria orgânica. Exemplos de alobiosferas são os ambientes alpinos e polares ou o mar profundo. Danielopol *et al.* (1995) incluíram os ecossistemas subterrâneos nesta categoria. Por (2008) cunhou o termo "deuterobiosfera" para designar ambientes periféricos que se baseiam na produção quimioautotrófica de energia, realizada por microrganismos (cavernas anquialinas e ambientes aquáticos quimiotróficos). Dudich (1933) foi o primeiro a distinguir duas possibilidades de origem de recursos orgânicos para os ambientes de cavernas: aqueles "alóctones", isto é, trazidos do exterior e os "autóctones", produzidos dentro da própria caverna. Polis e Strong (1996) argumentaram que os recursos de origem alóctone, geralmente resultam em comunidades predominantemente formadas por espécies onívoras e dependentes de recursos orgânicos doados dos ambientes de maior produtividade. Além disto, as interações tróficas (teias alimentares) variam na extensão em que os detritos (recursos orgânicos não vivos em decomposição) derivam de fontes alóctones ou autóctones e na forma particular em que os detritos se distribuem no ambiente. Algumas teias alimentares, como aquelas observadas em cavernas e em pequenos riachos em bacias hidrográficas florestadas, são baseadas quase inteiramente em detritos.

Considerando os ecossistemas subterrâneos, os recursos orgânicos são predominantemente alóctones e entram no sistema, principalmente, na forma de detritos e/ou matéria orgânica dissolvida (MOD) (Figura 1). Os detritos orgânicos ou resíduos orgânicos são partes não vivas de animais ou vegetais, que apresentam composição e origens diversas, tais como folhas, frutos, raízes, troncos, galhos, fezes, carcaças, dentre outros. Detritos orgânicos representam a base alimentar para as comunidades de microrganismos, de invertebrados e de alguns grupos de vertebrados terrestres e aquáticos.

Detritos são frequentemente categorizados em função de sua origem, sua estrutura física (p. ex., tamanho das partículas) e sua composição bioquímica. A importância relativa das distintas formas de detritos influencia as interações e a dinâmica das espécies vivas que deles dependem como fonte de energia. Em relação ao tamanho, podemos separar recursos orgânicos em categorias denominadas de matéria orgânica particulada grossa (tamanho de partículas >1mm – MOPG), matéria orgânica particulada fina (tamanho de partículas entre 1mm até 5µm – MOPF) e matéria orgânica dissolvida (tamanho de partícula <5µm – MOD).

Detritos incluem elementos complexos que relacionam-se a polímeros específicos, associados às paredes celulares das plantas (celulose, hemicelulose, lignina), aos fungos (quitina, melanina) e a componentes corporais de animais (queratina, dentina, carbonatos, fosfatos), bem como biomoléculas, como taninos,

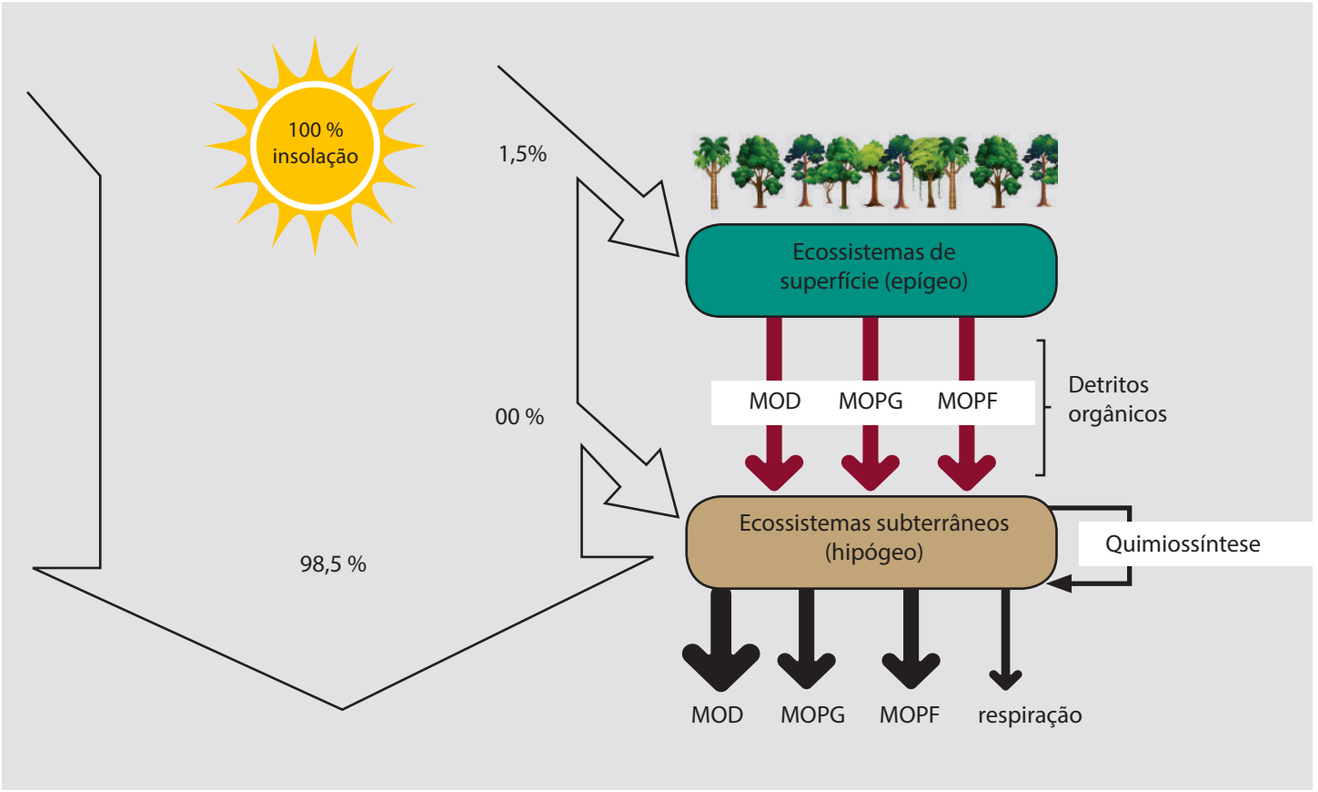


Figura 1. Modelo esquemático de importação (setas vermelhas) e exportação (setas pretas) de detritos nos ambientes subterrâneos. Matéria orgânica particulada grossa (MOPG), matéria orgânica particulada fina (MOPF) e matéria orgânica dissolvida (MOD). A eficiência fotossintética nos ecossistemas de superfície é de aproximadamente 1,5%. Fonte: Modificado de Graening (2000) e Phillipson (1969).

gorduras/óleos, ácidos nucleicos, proteínas, polissacarídeos e os constituintes monoméricos desses polímeros: ácidos graxos, açúcares, aminoácidos, nucleotídeos e outros compostos alifáticos e aromáticos. Certas propriedades na necromassa de detritos que refletem a composição química – relação C: N, teor de lignina e teor de nutrientes – são preditores úteis da velocidade consumo (decomposição) de detritos recém-depositados (MOORE *et al.,* 2004; RAVN *et al.,* 2020).

A velocidade de processamento de diferentes componentes dos detritos pode variar consideravelmente ao longo do tempo (Figura 2). Elementos que são mais solúveis e palatáveis são rapidamente perdidos (lixiviação) ou assimilados por microrganismos e animais decompositores (consumo). Já aqueles elementos mais resistentes à ação biológica e ação do intemperismo físico persistem por longo tempo no ambiente (recalcitrantes).

Outra questão a ser considerada é que os detritos servem de habitat e local de reprodução para inúmeros grupos de organismos, sendo componentes essenciais para atividades de "engenharia de ecossistemas", uma vez que a ação de animais escavadores e fragmentadores modifica a estrutura física e as condições de habitats, tais como a umidade, a temperatura e o fluxo de ar e/ou água. Em sistemas terrestres e aquáticos, os organismos manipulam os detritos, transformando-os em ambientes complexos e estáveis do ponto de vista ecossistêmico (MOORE *et al.*, 2004).

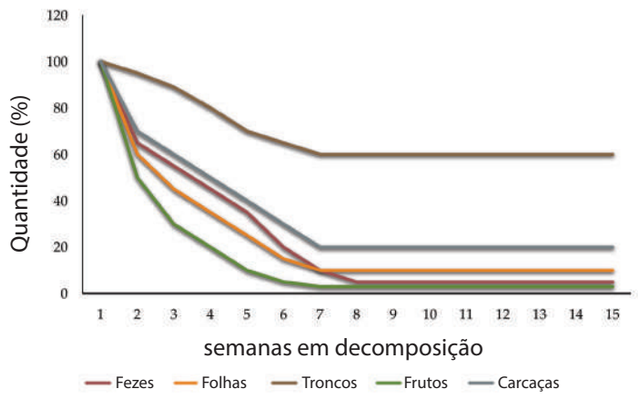


Figura 2. Modelo hipotético de variação na velocidade de decomposição de diferentes tipos de detritos ao longo do tempo. As taxas de decomposição ou consumo pode estar diretamente relacionada a presença de elementos recalcitrantes.

Assim, os organismos detritívoros desempenham um papel central no processamento de recursos orgânicos. Os mais efetivos são os microrganismos (fungos, bactérias, protozoários), muito embora nematoides, moluscos, minhocas, ácaros, isópodes, colêmbolos e outros invertebrados também sejam peças-chave nos processos de decomposição de detritos. Os microrganismos convertem detritos orgânicos em uma fonte de energia e nutrientes para outros organismos, bem como servem de alimentos para outros microrganismos, invertebrados e vertebrados.

Vias de importação de detritos

Os componentes e a quantidade dos detritos nos ambientes subterrâneos variam em função das vias bióticas ou abióticas de produção e/ou transporte e da distância da fonte doadora (Tabela 1, Figura 3). A luz solar, o vento e a gravidade permitem a produção ou o aporte de recursos orgânicos por diferentes aberturas verticais ou horizontais. Cursos de água, como rios, riachos e enxurradas, além de águas que percolam a rocha através de poros ou fraturas, representam as vias de transporte de matéria orgânica particulada ou dissolvida para as cavernas (SIMON *et al.*, 2007; SOUZA-SILVA *et al.*, 2007). Além disso, as carcaças e, especialmente, as fezes de animais que usam as cavernas como abrigos, também podem se acumular no ambiente, tornando-se recursos importantes para a fauna, principalmente em cavernas permanentemente secas (CULVER, 1982; FERREIRA; MARTINS, 1999). Neste caso, os morcegos são particularmente importantes, porque a deposição de guano pode ser contínua, principalmente em cavernas tropicais e subtropicais (FERREIRA; MARTINS, 1999; ZAGMAJSTER, 2019) (PIMENTEL *et al.* 2022). Ambientes subterrâneos superficiais podem receber incrementos adicionais de recursos orgânicos oriundos de raízes da vegetação externa circundante que acessam fraturas, interstícios, canalículos e condutos de cavernas. Tais materiais orgânicos importados frequentemente formam depósitos que disponibilizam recursos e abrigo para a fauna subterrânea. No entanto, a composição e a constância do suprimento de matéria orgânica podem determinar diferenças na estrutura e dinâmica das comunidades de invertebrados detritívoros terrestres e aquáticos (SCHNEIDER *et al.*, 2011; SOUZA-SILVA *et al.*, 2011).

Apenas em alguns casos excepcionais, as comunidades que habitam ambientes subterrâneos são independentes de entrada alóctone de recursos alimentares (ENGE, 2007). O exemplo mais famoso é da Caverna Movile na Romênia (SARBU *et al.,* 1996). Em Movile, a base energética para manutenção das comunidades de invertebrados é fornecida por bactérias quimioautotróficas, por meio da quimiossíntese.

Diante disso, podemos assumir que a dinâmica de disponibilidade de recursos alimentares nos ambientes subterrâneos dependerá de fatores relacionados à localização geográfica, morfologia de entradas e de condutos, extensão, declividade, áreas de drenagem e às características de vetores bióticos e abióticos.

Cavernas com grandes áreas de contato com a superfície e sem obstáculos físicos que impeçam o aporte de materiais advindos do meio epígeo podem receber maiores quantidades de recursos orgânicos do que aquelas com menor grau de conectividade. Águas de riachos que adentram cavernas podem fornecer uma entrada constante de matéria orgânica incrementada durante os pulsos de inundação. Por outro lado, grandes colônias de morcegos proverão quantidades expressivas de recurso orgânico para a fauna de cavernas, na forma de guano, como será detalhado à frente (PIMENTEL *et al.* 2022).

Entradas iluminadas e a produtividade primária via fotossíntese

Apesar da escuridão permanente representar uma barreira ao desenvolvimento de organismos fotossintetizantes, grupos vegetais especializados podem povoar zonas de entrada e penumbra em cavernas. Locais iluminados localizados principalmente na interface entre ambientes de superfície e o subterrâneo abrigam cianobactérias, algas, musgos, samambaias e, até mesmo, plantas com flores (Figura 4).

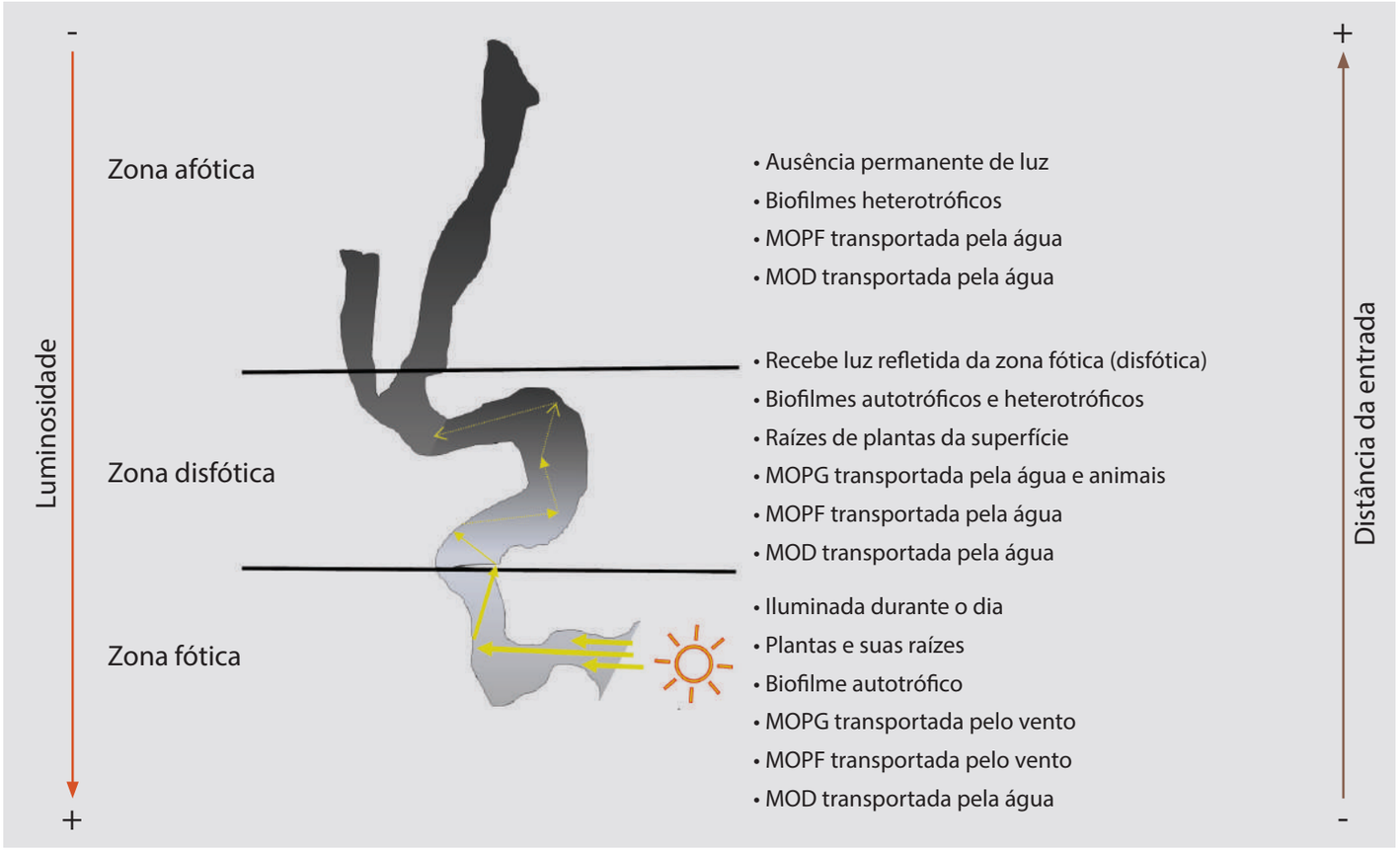


Figura 3. Modelo hipotético de distribuição de luminosidade e recursos orgânicos no interior de cavernas, tendo como base os principais vetores de dispersão. As setas amarelas indicam uma atenuação na luminosidade entre as zonas fóticas e disfóticas em função da distância da entrada (seta marrom a direita). Matéria orgânica particulada grossa (MOPG), matéria orgânica particulada fina (MOPF) e matéria orgânica dissolvida (MOD).

A extensão dessas zonas iluminadas (fóticas e disfóticas) é determinada, principalmente, pela morfologia das entradas e dos condutos, pela capacidade de reflexão da luz pela rocha, pela hora do dia e pelas estações do ano (PENTECOST, 2004; SKET, 2004). Tais características, associadas à rugosidade, profundidade do solo e umidade, permitem a formação de um gradiente composicional de distintos grupos vegetais, com exigências e tolerâncias distintas em relação à quantidade de luz presente (MONRO *et al.*, 2018; MULEC; KOSI, 2009).

Grupos de criptógamos (musgos e samambaias) e algas (diatomáceas, cianobactérias e clorófitas) podem ser menos exigentes e mais tolerantes à baixa disponibilidade de luz (Figura 5). Estes organismos podem servir não somente como recurso alimentar para a fauna, mas também como abrigo para invertebrados (isópodes, colêmbolos, psocópteros, larvas de dípteros e tardígrados, entre outros). A dispersão destes "vegetais" se dá, principalmente, pelo vento (anemocoria) e, eventualmente, pela água (hidrocoria).

É importante mencionar que em cavernas turísticas a iluminação elétrica permite a ocorrência de lampenflora em locais profundos e que seriam naturalmente afóticos. O termo "lampenflora" refere-se ao processo de proliferação de organismos fotossintetizantes perto de fontes luminosas artificiais, locais onde não ocorreriam em circunstâncias naturais (Figura 6). Distingue-se a "lampenflora" dos vegetais da entrada de cavernas pelo fato de a primeira colonizar substratos naturais e artificiais nas zonas afóticas e serem totalmente dependentes de iluminação artificial (MULEC; KOSI, 2009). Eventualmente, esses tapetes de microalgas em "lampenflora" também servem de recursos alimentares para invertebrados (MEYER *et al.*, 2017; MULEC; KOSI, 2009).

Tabela 1. Vias de aporte de recursos orgânicos para ambientes subterrâneos. Matéria orgânica particulada grossa (MOPG), Matéria orgânica particulada fina (MOPF) e matéria orgânica dissolvida (MOD). Fonte: Modificado de Culver e Pipan (2009).

Vetor/Fonte	Tipo	Origem	Componentes	Habitat de destino
Quimiossíntese	Biofilmes autotróficos	autóctone	Bactérias e fungos	Cavernas, interstícios, fraturas, canalículos. Ambientes aquáticos ou terrestres úmidos
Luz solar ou iluminação elétrica artificial	Organismos fotossintetizantes	autóctone	Algas, musgos, samambaias, angiospermas	Entradas verticais ou horizontais Geralmente limitado em função da quantidade diária de luz
Raízes da vegetação epígea	Crescimento de raízes	alóctone	Raízes vivas e mortas	Cavernas, interstícios, fraturas, canalículos. Geralmente limitado pela superficialidade dos ambientes subterrâneos
Águas correntes permanentes	Água de percolação e gotejamento, riachos autogênicos	alóctone	Matéria orgânica dissolvida e pequenos animais, fungos, bactérias	Cavernas, habitats intersticiais, habitats subterrâneos superficiais Geralmente limitado pela porosidade da rocha e capacidade de armazenamento hídrico
Vento	Gravitacional	alóctone	Detritos vegetais e animais de tamanhos variados, esporos	Entradas verticais e horizontais de cavernas. Geralmente limitado em função da distância e da morfologia da entrada.
Águas correntes temporárias e permanentes	Riachos alogênicos e enxurradas	alóctone	Detritos vegetal e animal de tamanhos variados, fungos, bactérias	Cavernas, fraturas. Geralmente limitado pela produtividade epígea, sazonalidade, área de abrangência da bacia hidrográfica, presença de obstáculos
Movimentação de animais	Aves, morcegos, anfíbios e roedores	alóctone	Fezes, guano, carcaças, restos não ingeridos da dieta	Cavernas Geralmente limitado pela abundância de animais e sazonalidade epígea

Figura 4. Crescimento de vegetais na entrada de cavernas. **A)** Biofilme de algas; **B, D, E e F)** Samambaias; **C)** Musgos; **D e G)** Plantas com flores. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

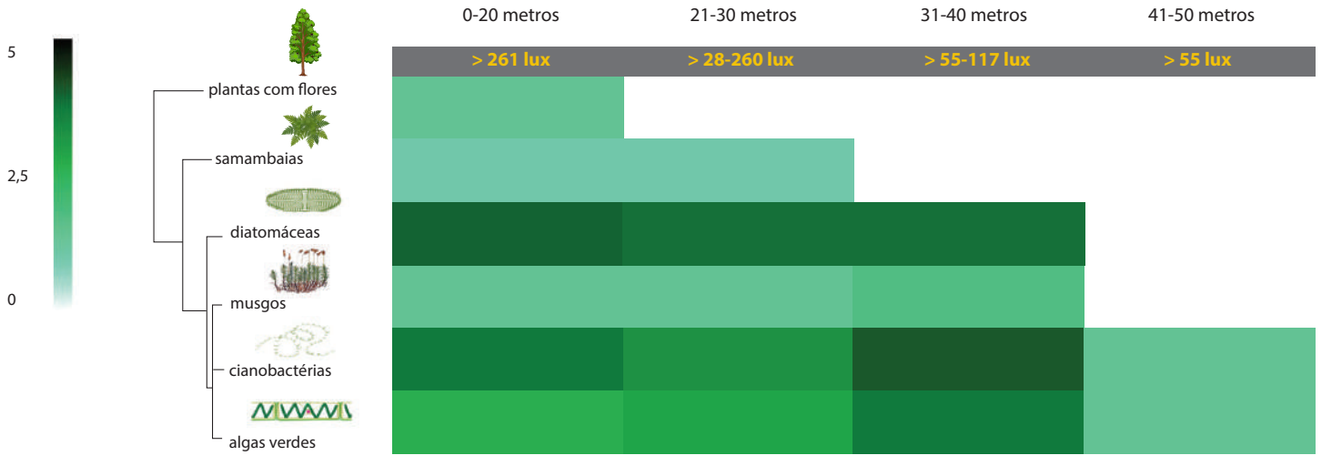


Figura 5. Distribuição de grupos de organismos fotossintetizantes limitada pela distância (metros) e quantidade de luminosidade (lux) na região de entrada de caverna. A intensidade da coloração esverdeada na figura reflete o número real de espécies. O dendrograma mostra a associação na distribuição dos grupos. Fonte: Abdullin (2011).

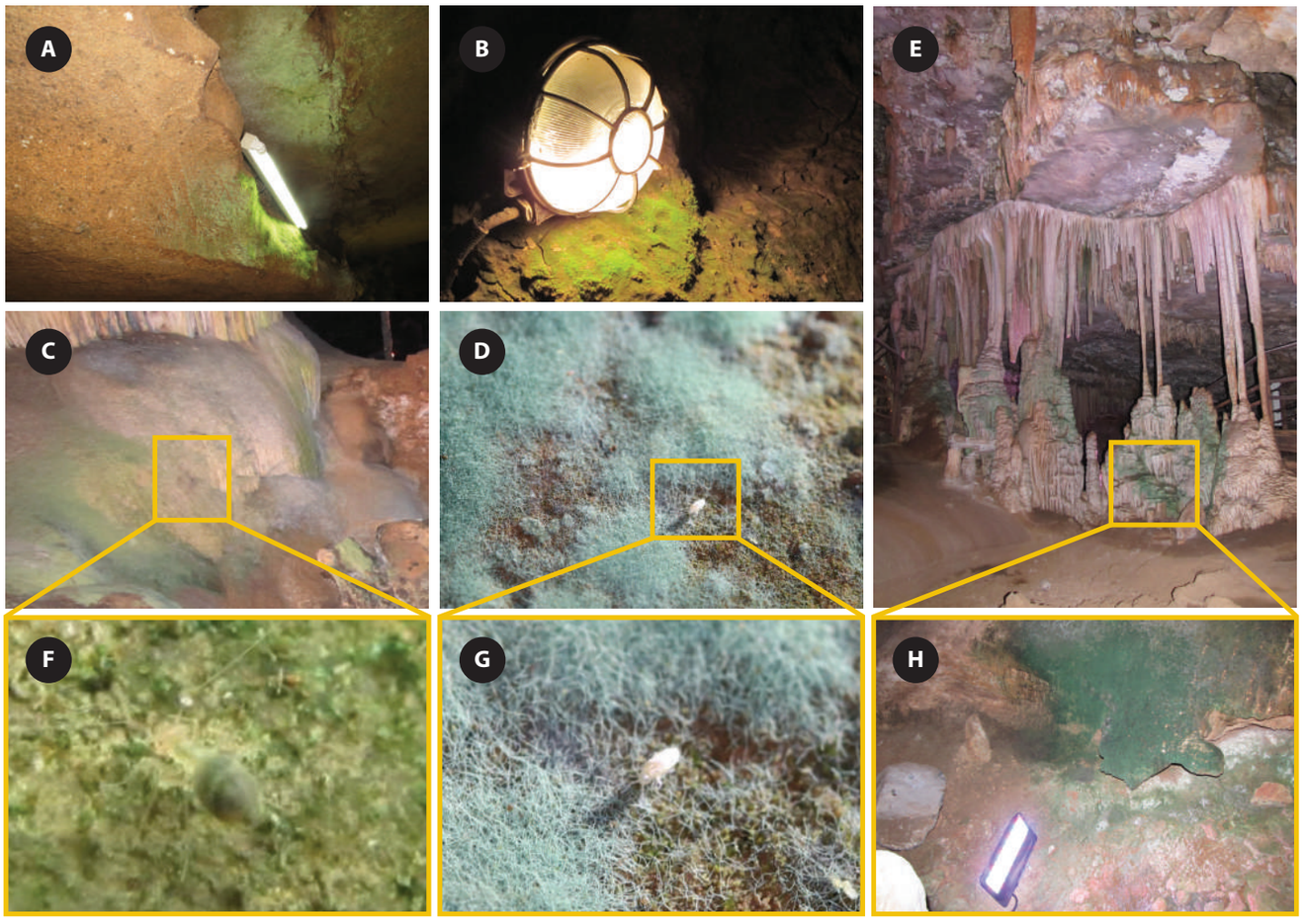


Figura 6. A, B) Crescimento de musgos; **C, D, E, H)** Algas verdes sob iluminação artificial (lampenflora) nas paredes e espeleotemas de cavernas; **F e G)** Quadrados amarelos indicam indivíduos de Psocoptera e Collembola. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

O vento e a gravidade no transporte de recursos

A elevada produtividade primária nos ecossistemas tropicais de superfície, associada aos períodos de elevada deciduidade na fenologia vegetal, proporcionam uma grande quantidade de matéria orgânica passível de movimentação pelo vento ou gravidade. Nas regiões cársticas, as aberturas verticais e horizontais de cavernas funcionam como armadilhas coletoras desta matéria orgânica vegetal. Eventualmente, pequenos invertebrados que se dispersam no vento podem também ser capturados. Grande parte desse material precipitado acumula-se perto das aberturas ou entradas das cavernas. Entretanto, dependendo da morfologia do piso dos condutos, parte deste material pode ser transportado para locais mais profundos nas cavernas (Figura 3). Uma vez que a matéria orgânica transportada por essas vias é predominantemente vegetal, a sua qualidade nutricional é baixa e seu processamento depende da colonização por fungos e bactérias. Além disto, a presença de maior umidade é um fator crucial para que o material possa ser usado como um recurso alimentar por outros organismos.

Estudos que buscam entender a dinâmica e a importância de recursos transportados pelo vento e pela gravidade para o interior de cavernas ainda são escassos. Entretanto, podemos assumir, hipoteticamente, que a quantidade de matéria orgânica vegetal transportada é dependente da produtividade epígea, do grau de estacionalidade climática e da localização e tamanho das entradas das cavernas.

Souza-Silva *et al.* (2013) utilizaram funis coletores de serrapilheira para avaliar o transporte de detritos vegetais pelo vento e pela gravidade em entradas verticais e horizontais de cavernas quartzíticas do Parque Estadual do Ibitipoca, estado de Minas Gerais. Os autores mostraram que folhas e fragmentos de galhos são os principais materiais transportados para a entrada das cavernas. A estrutura da vegetação epígea circundando as entradas das cavernas (mata ou campo) e a distância da entrada foram fatores determinantes na quantidade de matéria orgânica depositada e dos locais atingidos no interior da caverna (Figura 7). Além disto, a reduzida estacionalidade hídrica dos vales onde localizavam-se as cavernas não permitiu uma elevada deciduidade vegetal nos períodos secos do ano, fazendo com que a maior produção e transporte ocorresse no período chuvoso (Figura 8).

Durante 23 meses, Schneider *et al.* (2011) realizaram um experimento de remoção de material orgânico vegetal do piso de cavernas abaixo de claraboias adicionando, separadamente, quantidades padronizadas de folhas e carcaças de roedores para avaliar a colonização e as mudanças na estrutura da comunidade de invertebrados. Os autores mostraram que a composição de espécies associadas às folhas diferiu em relação às observadas em carcaças, muito embora as últimas tenham suportado uma maior abundância em comparação com os depósitos orgânicos dominados por folhas.

Raízes da vegetação epígea

Os fatores que impulsionam o crescimento de sistemas radiculares estão relacionados ao controle genético, hormonal e ambiental. Raízes em crescimento tendem a seguir fraturas, canais e, preferencialmente, explorar solos porosos (MAEGHT *et al.*, 2013). Em ambientes tropicais, raízes de arbustos e de árvores podem desenvolver-se por longas profundidades, inclusive acessando fissuras e frestas de rochas e condutos de cavernas (DU PREEZ *et al*., 2015). O desenvolvimento de "estalagmites" de raízes em forma de cones foi descrito em cavernas da República Tcheca, dos Estados Unidos e do Brasil (FERREIRA, 2005; LAMONT; LANGE, 1976; WINKELHOFER, 1996) e, posteriormente, observado em muitas outras áreas tropicais (DU PREEZ *et al.*, 2015; FERREIRA, 2005).

As raízes podem desenvolver-se na zona de penumbra ou na escuridão total e funcionam como recurso alimentar adicional para a fauna de cavernas. Embora seja bem conhecido que a fauna nos horizontes superiores do solo e camadas de serrapilheira utilizem raízes como abrigo e recurso alimentar, ainda é pouco sabido como as raízes profundas podem influenciar a distribuição vertical da fauna. Para ambientes de cavernas, raízes profundas são importantes fontes de energia e abrigo para troglóbios e não troglóbios (CULVER; PIPAN, 2009; MAEGHT *et al.*, 2013). No Brasil, bem como em outras partes do mundo, existem espécies de invertebrados terrestres troglóbios fitófagos que são obrigatoriamente dependentes de raízes, como as cigarrinhas *Ferrixicius davidi* (HOCH; FERREIRA, 2012), *Kinnapotiguara troglobia* (HOCH; FERREIRA, 2013) e *Iuiuia caeca* (HOCH; FERREIRA, 2016).

Raízes são consumidas vivas ou mortas, fornecendo recursos para uma ampla diversidade de organismos nos ambientes terrestres e aquáticos das cavernas, incluindo fitófagos, detritívoros e seus predadores. Além de protozoários, fungos, micorrizos, nematoides, platelmintos, anelídeos e moluscos, uma ampla diversidade de artrópodes (ácaros, insetos, anfípodes, isópodes) e até mesmo peixes utilizam raízes como abrigo ou recurso alimentar nos ambientes aquáticos de cavernas (Figura 9). Assim, a energia fornecida por esses emaranhados de raízes, sustenta uma ampla diversidade de organismos (JASINSKA *et al.*, 1996,

Figura 7. Funis coletores de serrapilheira usados para avaliar o transporte de matéria orgânica vegetal pelo vento e gravidade: **A)** Para entradas horizontais; **B e D)** para entradas verticais; **C)** Gráfico demonstrando a quantidade total e diversidade de recursos orgânicos importados neste experimento. Fonte: Modificado de Souza-Silva *et al.,* 2013. Fotos: A–B (Rodrigo L. Ferreira); D (Marconi Souza-Silva).

SOUZA-SILVA *et al.*, 2011; SENNA *et al.*, 2014). Entretanto as comunidades terrestres de cavernas que utilizam raízes podem apresentar menor diversidade e abundância do que aquelas suportadas por raízes nos habitats aquáticos (FERREIRA, 2005; SOUZA-SILVA *et al.*, 2011; FONG, 2019).

Ferreira (2005) foi pioneiro no Brasil e no mundo na descrição de relações tróficas entre as raízes de plantas e a fauna terrestre de cavernas. Pesquisando cavernas ferruginosas em Nova Lima, Minas Gerais, este autor relatou que as raízes e os exudatos provenientes de sua decomposição são consumidas diretamente por um considerável número de espécies fitófagas e detritívoras, sendo consideradas por ele uma das principais fontes de nutrientes nos sistemas das cavernas estudadas. As raízes cresciam em diferentes configurações, podendo pender-se do teto ou das laterais das galerias das cavernas e também cresciam no piso, formando retículos radiculares. Além disto, foram descritas estruturas colunares formadas pelo crescimento anastomosado de raízes nos locais de gotejamento denominados de rizotemas (Figura 9A e D). Tais tufos de raízes desenvolvem-se buscando a umidade proveniente do gotejamento vindo do teto, de forma similar ao crescimento de espeleotemas.

Relações tróficas em comunidades aquáticas associadas a raízes foram descritas por Souza-Silva *et al.* (2011) em riacho alogênico presente em uma caverna carbonática no município de Mambaí, estado de Goiás (Figura 10). Apesar de as raízes não representarem a forma mais abundante de recurso orgânico, elas se mostraram importantes como recurso e abrigo para a fauna, uma vez que mais de 111 espécies de invertebrados estavam

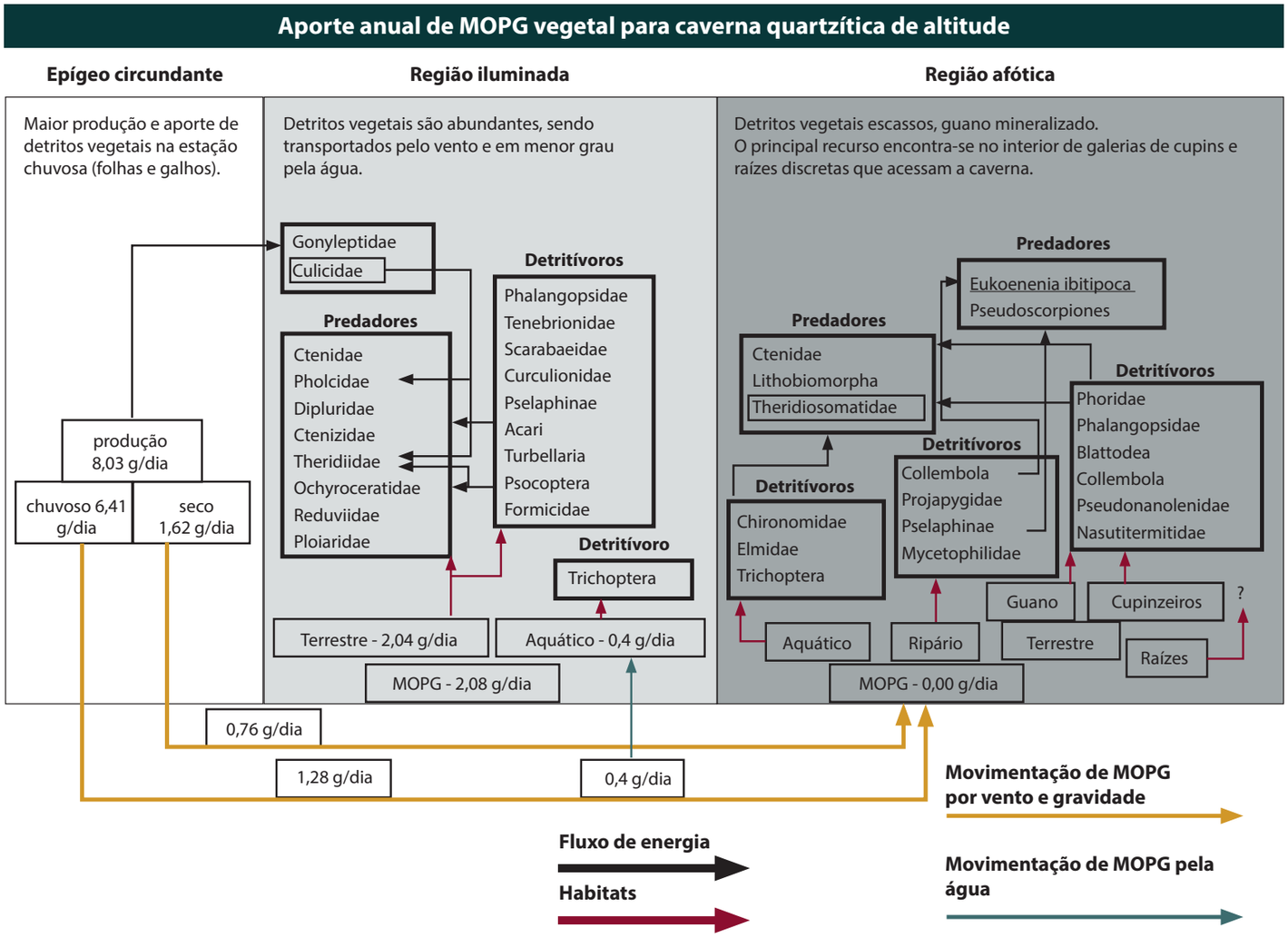


Figura 8. Aporte de detritos vegetais pelo vento e gravidade na caverna das Casas, Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais. A fauna associada a distintos habitats e o fluxo de energia na comunidade de invertebrados também são representados sendo o peso/dia a quantidade de matéria orgânica particulada grossa (MOPG >1mm) transportada diariamente. Fonte: Souza-Silva *et al.,* 2013.

associadas a este material. Neste estudo, a biomassa de raízes e a quantidade de espécies relacionaram-se positivamente. Desta forma, podemos assumir que a presença de raízes em ambientes de cavernas, apesar de ser imprevisível, suporta uma rica e abundante fauna, inclusive de espécies troglóbias. Especialmente em riachos subterrâneos, as raízes ofereceram uma grande diversidade de recursos alimentares e micro-habitats com estruturas distintas daquelas que o sedimento oferece (JASINSKA *et al.*, 1996). A simples presença das raízes altera o fluxo de água e permite maior estabilidade do sedimento, aumentando a captura de nutrientes da coluna d'água, a porosidade do sedimento e, assim, possibilitando uma melhor aeração deste, permitindo acesso irrestrito à fauna. Estas condições diferenciadas impostas pela presença das raízes possibilitam uma elevada abundância e riqueza de grupos funcionais distintos (Figura 10).

As vias aquáticas de transporte de recursos

Águas epígeas que atingem ambientes subterrâneos geralmente funcionam como elos entre os dois ecossistemas, possibilitando desde a troca de detritos orgânicos até o trânsito de organismos vivos. Os ecossistemas subterrâneos recebem matéria orgânica proveniente da região a montante

dessas drenagens, que é retida, transformada e exportada rio abaixo. Assim, a água serve de meio de transporte e atua na movimentação de grandes quantidades de matéria orgânica nos aquíferos cársticos (Figura 11).

Tais aquíferos são formados por um emaranhado de espaços subterrâneos em uma bacia de drenagem com entrada e saída de água fluvial ou pluvial. A permeabilidade da rocha matriz, das fraturas e dos condutos (>1cm) representam as unidades funcionais (porosidades) que permitem a circulação de água no carste. As diferenças nas porosidades dos aquíferos serão determinadas pela ação de fluxos de água e tipos de rochas. Assim, variações temporais e espaciais determinam o funcionamento hidrológico dos ambientes subterrâneos. Além disto, existem pelo menos três zonas de circulação de água no carste: (1) a zona vadosa insaturada de circulação vertical de água; (2) a zona intermitentemente saturada ou epifreática e (3) a zona freática. Além destas, existe o epicarste onde encontra-se água armazenada em compartimentos subsuperficiais. Esta diversidade de compartimentos faz com que as características dos ambientes aquáticos no meio subterrâneo sejam altamente heterogêneas em termos de localização, volumes e velocidades de fluxo (SACCÒ, *et al.* 2022).

A água que percola verticalmente nos compartimentos vadoso e do epicarste carrega principalmente matéria orgânica dissolvida (MOD) e matéria orgânica particulada fina (MOPF). Estas acessam condutos de cavernas por meio de gotejamento ou escorrimento por espeleotemas no teto e paredes (Figura 12A, C, D). Embora a concentração de MOD na água de gotejamento seja geralmente baixa, ela representa uma importante fonte de carbono orgânico disponível para suportar o biofilme microbiano (Figura 12C e D). Além disto, a presença de um grande volume de água dispersa nestes compartimentos pode suprir de água e matéria orgânica pequenos riachos autogênicos ou alimentar represas de travertinos (Figura 12A, B, C). A movimentação vadosa e o gotejamento de água do epicarste também carregam pequenos organismos, incluindo

Figura 9. Tufos de raízes crescendo no interior de cavernas e acessando habitats terrestres **(A, D, E, F)** e aquáticos **(B, C)**. **A** e **D** são rizotemas (geotropismo negativo em direção ao gotejamento de água de percolação). Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

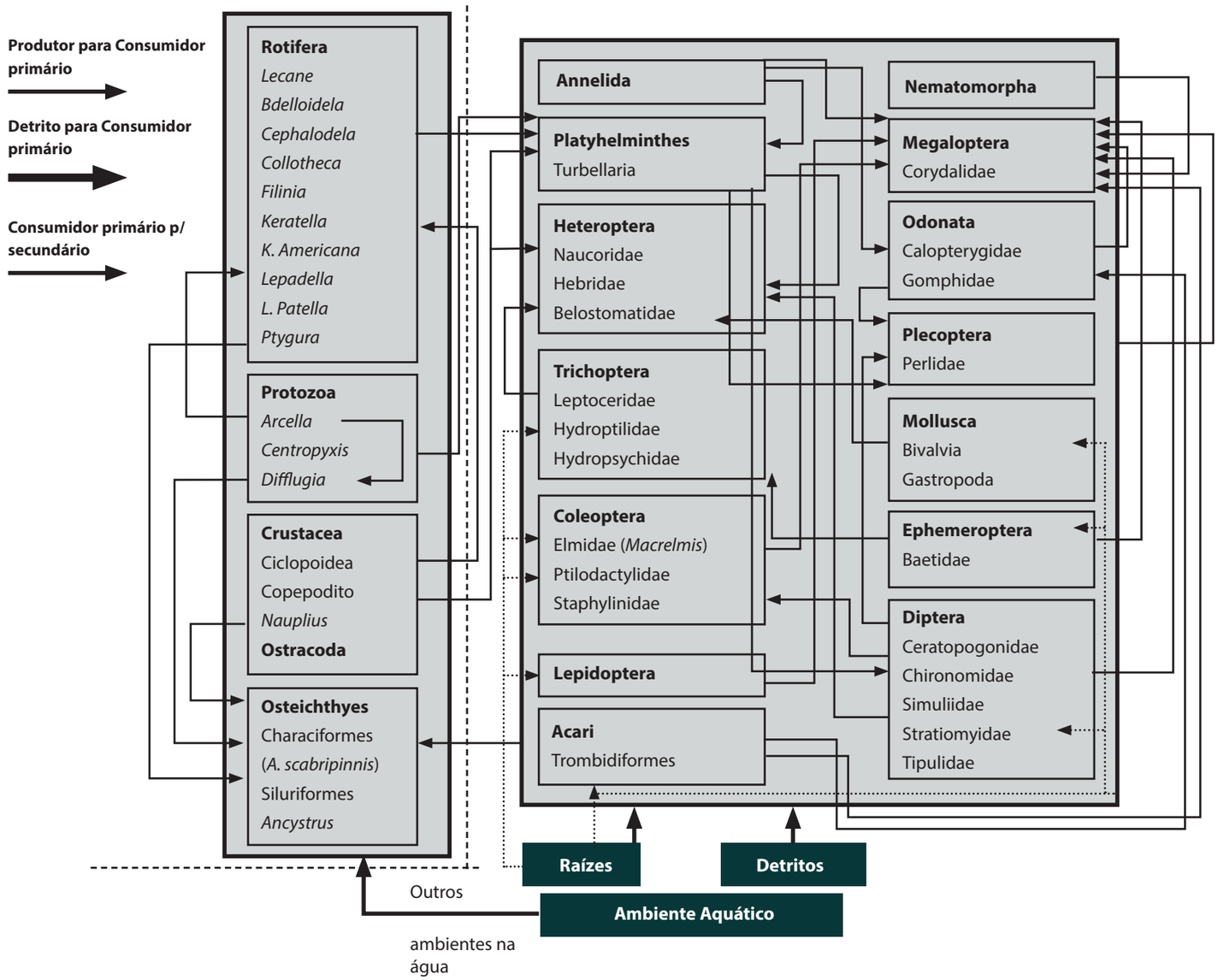


Figura 10. Importância de raízes e detritos como abrigo e recurso para fauna de invertebrados aquáticos na Lapa do Ribeirão dos Porcos, Mambaí, Goiás. As setas largas indicam habitats e as setas finas indicam prováveis interações de transferência de energia. Fonte: Souza-Silva (2003).

anelídeos e microartrópodes, dentre outros (CULVER; PIPAN, 2009).

Por outro lado, riachos alogênicos que acessam o meio subterrâneo através de grandes aberturas verticais e/ou horizontais carregam principalmente matéria particulada fina (MOPF) e uma grande quantidade de matéria orgânica particulada grossa (MOPG), incluindo folhas, troncos e galhos (SIMON; BENFIELD, 2001; SOUZA-SILVA *et al.*, 2011). A qualidade nutricional contida no MOPG é baixa e pode ser rapidamente lixiviada pela ação abrasiva da água ou transformada (por larvas de insetos aquáticos e alguns crustáceos) em matéria orgânica particulada fina (MOPF). As margens de riachos no interior das cavernas representam outro importante compartimento onde a matéria orgânica se deposita. Tais locais podem ser colonizados por fungos e bactérias, platelmintos, nematóides, anelídeos, moluscos e artrópodes. Embora a ocorrência desses depósitos seja imprevisível espacial e temporalmente, muitos organismos terrestres das cavernas utilizam estes recursos efêmeros (Figura 12E).

Além disso, a fauna aquática em águas subterrâneas pode

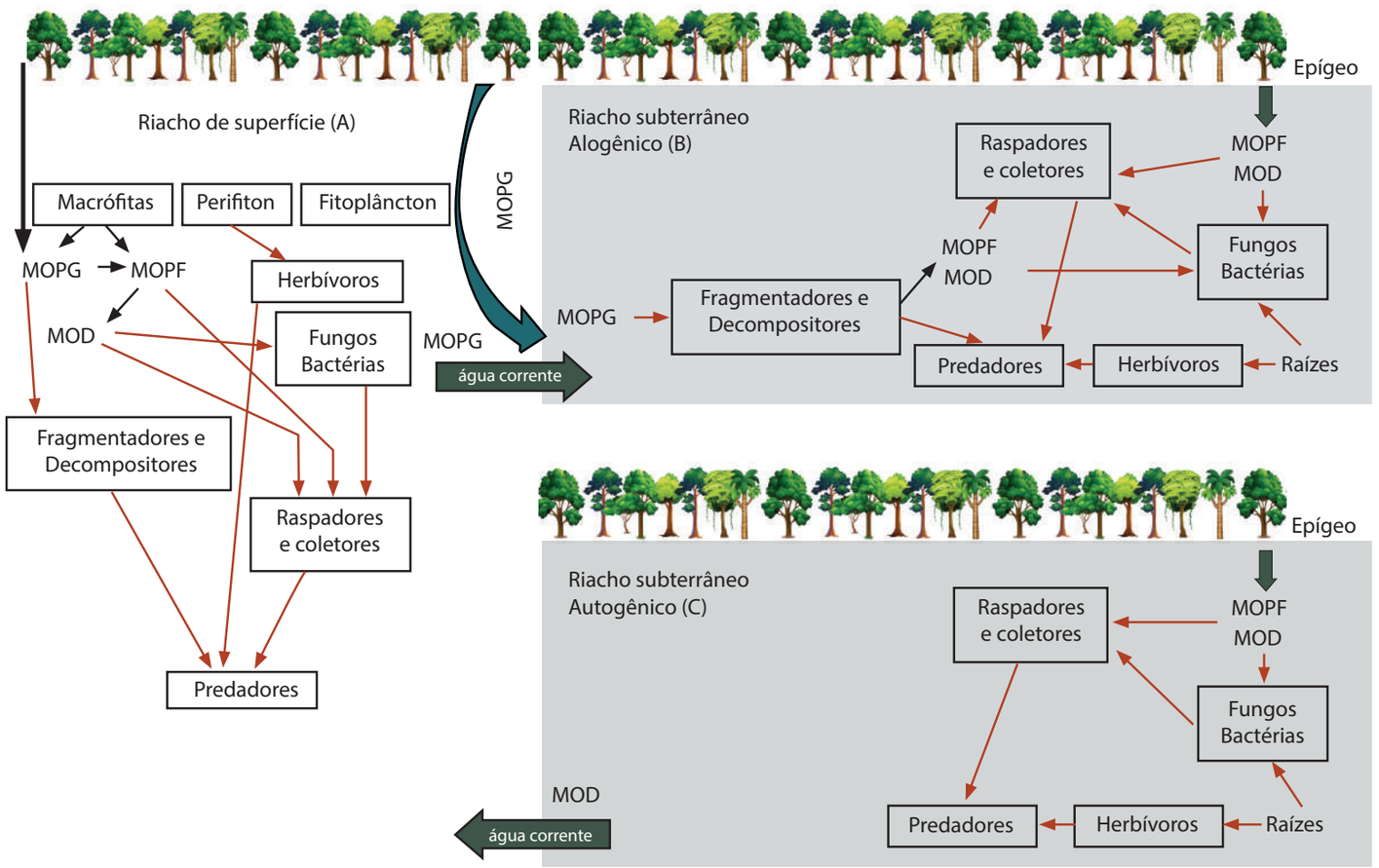


Figura 11. Representação do fluxo de matéria orgânica (detritos) nos riachos de cavernas tropicais em relação aos riachos de superfície. Aporte e/ou produção de matéria orgânica (setas pretas), fluxo de energia (setas vermelhas). Direção do fluxo de água (setas azuis largas). Grupos funcionais dependentes da matéria orgânica (decompositores, fragmentadores, raspadores, coletores, herbívoros, predadores).

ser altamente dependente da energia oriunda do biofilme que reveste rochas e sedimentos. Esses microrganismos que compõem o biofilme são limitados pela disponibilidade de matéria orgânica dissolvida (MOD), e não pela disponibilidade MOPF e MOPG (SIMON *et al.,* 2003).

A quantidade e os tipos de detritos vegetais (fragmentos, grandes pedaços de madeira, raízes, etc.) que penetram nas cavernas com grande conectividade com o meio epígeo podem estar diretamente relacionados à produtividade da vegetação epígea local, ao grau de estacionalidade, ao volume de chuvas na região, à extensão da área de captação da bacia e às irregularidades e barreiras topográficas existentes (Figuras 11 e 12E, F). Entretanto, o volume do fluxo apresenta um grande poder destrutivo para os depósitos de recursos orgânicos. Consequentemente, um grande riacho que está entrando em uma caverna vai carregar uma grande quantidade de matéria orgânica (MOPG e MOPF) para suportar invertebrados e indiretamente o biofilme (Figuras 11A, B e 12G), mas causará perturbação e desestruturação do biofilme que reveste o substrato, bem como da fauna residente. No entanto, riachos pequenos e de reduzido volume de água ou aqueles autogênicos vão carregar menor quantidade de matéria orgânica. Porém, serão mais estáveis espacial e temporalmente, causando menor distúrbio às comunidades associadas (Figuras 11C e 12C).

Um estudo realizado por Souza-Silva *et al.* (2011) na Lapa do Ribeirão dos Porcos, em Mambaí, Goiás, ao longo de 12 meses, mostrou que os detritos vegetais penetram em menor quantidade na estação seca do ano quando comparados à estação chuvosa. Entretanto, a vegetação de afloramentos calcários, que possui uma alta proporção de espécies caducifólias, proporciona um acúmulo maior de folhas na serrapilheira durante a estação seca (BRINA 1998, 2020). Tais autores observaram que os

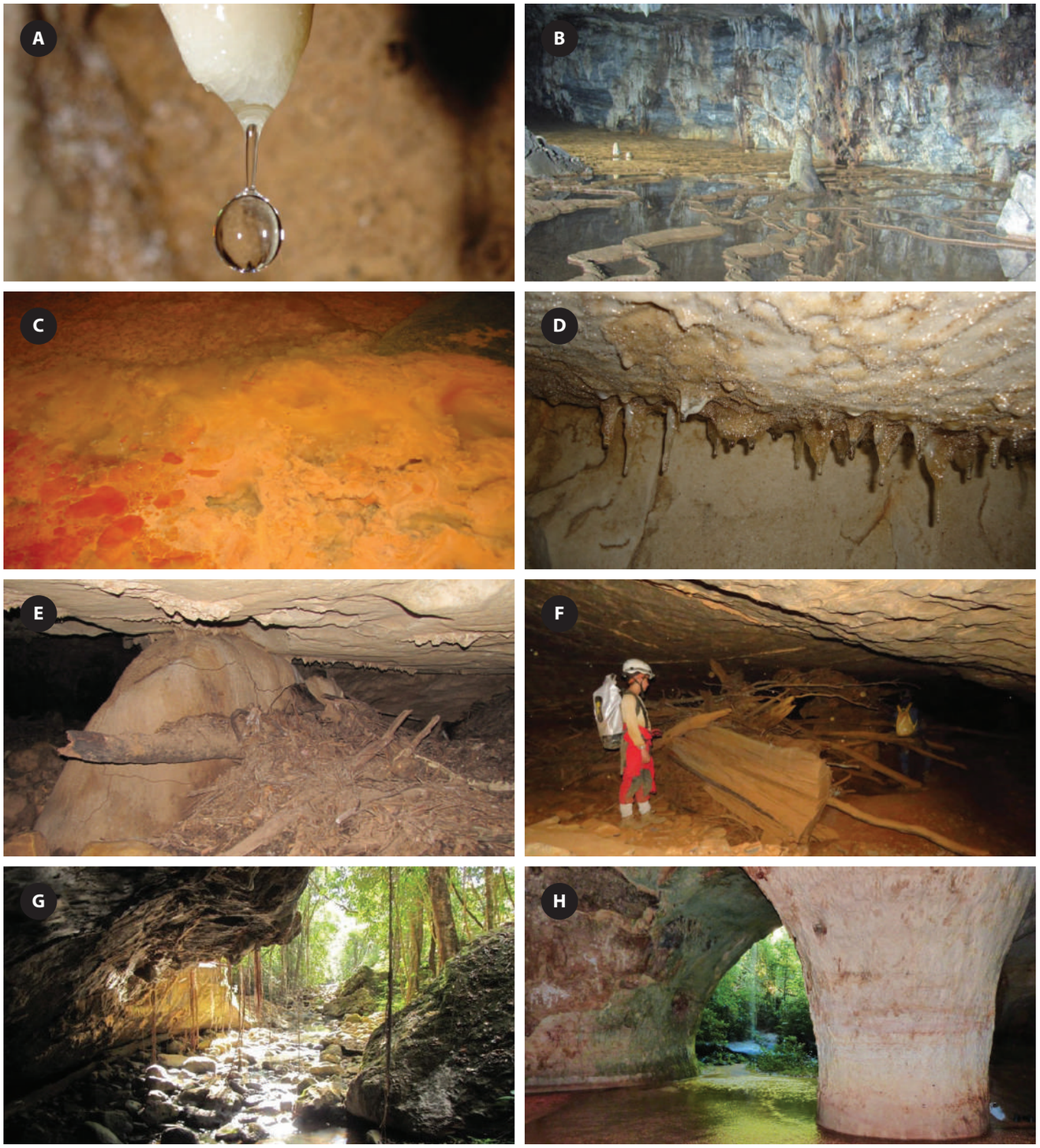


Figura 12. Movimentação de água em cavernas e distintos tipos de matéria orgânica transportada. **A)** Água percolada em espeleotemas; **B)** Água de percolação depositada em represas de travertinos; **C)** Biofilme microbiano heterotrófico em ambiente aquático; **D)** Biofilme microbiano pendente ao teto em uma caverna quartzítica; **E e F)** Matéria orgânica vegetal particulada grossa depositada por riacho alóctone intermitente; **G)** Riacho subterrâneo alóctone perene; **H)** Riacho autóctone perene. Fotos: A, C, D, E, G (Rodrigo L. Ferreira), B e H (Marconi Souza-Silva), F (Gabrielle S. M. Pacheco).

detritos vegetais acumulados no solo foram carreados em maior quantidade para o interior da caverna na estação chuvosa do que na estação seca. Todavia, os autores discutiram se existe realmente uma maior disponibilidade destes recursos para os invertebrados na estação chuvosa. Isso porque o maior aporte de detritos vegetais na estação chuvosa é acompanhado por uma maior intensidade de "pulsos de inundação", que removem e lixiviam tais recursos orgânicos para fora da caverna.

Desse modo, somente na estação seca é que detritos vegetais se acumulam no sedimento do riacho hipógeo. Consequentemente, a colonização destes recursos pela fauna de decompositores deve ocorrer de forma mais intensa durante este período. Na estação chuvosa, os fluxos de inundação funcionam como uma força desestruturadora dos processos de retenção e processamento de recursos alimentares, que podem voltar a ocorrer em períodos subsequentes aos fluxos mais intensos. Assim, a frequência dos fluxos de inundação afeta a dinâmica de transporte, de deposição e de consumo de material orgânico em riachos alogênicos em cavernas. Desta forma, talvez apenas a quantidade de recursos alimentares aportados pela água para o interior de uma caverna não seja o melhor indicador do seu "status" trófico, mas também devem ser considerados fatores como tempo de permanência dos recursos e sua consequente disponibilidade para os organismos. Essa permanência pode, por sua vez, depender da velocidade com que os detritos são consumidos e da frequência de lixiviação a que são submetidos. Geralmente, a ocorrência de fluxos excepcionais modifica o sedimento de fundo em riachos, devido à forte energia de transporte, mas após estes fluxos, gradualmente, pode haver uma nova fase de deposição de partículas no fundo. Se tais fluxos ocorrerem em uma frequência alta, pode haver um atraso ou impedimento do retorno aos processos de acúmulo do recurso e, consequentemente, da fauna que dele depende (JANINE GIBERT *et al.*, 1994; PACIOGLU *et al.*, 2019).

As vias terrestres de transporte de recursos

Além do vento, da gravidade e da água, detritos orgânicos são transportados para as cavernas por inúmeras espécies de animais vertebrados e invertebrados, sendo os morcegos os mais frequentes. Alguns deles são residentes, outros visitantes ocasionais de cavernas e alguns são acidentais (Figura 13). A ocorrência de recursos orgânicos adicionais oriundos de regurgitos (egagrópilas) de coruja, depósitos de fezes de insetos (baratas e grilos), ninhos de cupins e lixeiras de formigueiros pode ser pouco comum nas cavernas tropicais. Então, sua utilização por invertebrados é limitada. Esses recursos raramente funcionam como suporte trófico para teias alimentares mais complexas em cavernas tropicais (FERREIRA, 2000; SOUZA-SILVA *et al.,* 2013). Contudo, a quantidade e os tipos de recursos trazidos para as cavernas diferem entre esses grupos de organismos.

No Brasil, morcegos e andorinhões são os principais produtores de guano em cavernas após forragearem nos ambientes de superfície (Figura 14). Andorinhões são insetívoros e usam cavernas como abrigos noturnos (PICHORIM, 2002). Poucos são os estudos que relatam a ocorrência de invertebrados nestes recursos. Entretanto podemos encontrar ácaros (Macrochelidae, Ascidae, Ereynetidae e Anoetidae), dípteros (Phoridae, Psychodidae, Chironomidae e Drosophilidae), coleópteros (Staphylinidae e Carabidae) e colêmbolos (Hypogastruridae) (Figura 14G).

Os roedores herbívoros *Kerodon acrobata* e *K. rupestris*, conhecidos como mocós, frequentemente associam-se a ambientes rupestres, incluindo cavernas nas regiões de Cerrado e Caatinga. Estes roedores costumam produzir grandes quantidades de fezes (Figura 14F), que são utilizadas por inúmeros invertebrados, como micro himenópteros parasitóides, colêmbolos, psocópteros, larvas de lepidópteros, formigas e ácaros, dentre outros (FERREIRA; MARTINS, 1999).

Morcegos podem ser crepusculares ou noturnos, apresentam dieta variada oferecendo possibilidades distintas à fauna em relação ao guano depositado (carnívoro, hematófago, insetívoro, nectarívoro, frugívoro e piscívoro). Entretanto aqueles hematófagos, insetívoros e frugívoros parecem ser os mais frequentes em cavernas brasileiras. Muitas espécies de morcegos alimentam-se no ambiente epígeo durante a noite e repousam nas cavernas durante o dia, muitas vezes formando grandes colônias. Grandes agregações de morcegos (colônias) produzem uma considerável quantidade de guano nas cavernas (PIMENTEL *et al.* 2022). Em um estudo realizado na Lapa do Ribeirão dos Porcos, os pesquisadores observaram que a quantidade de guano produzida por distintas espécies de morcegos é maior na estação chuvosa, quando provavelmente aumenta a disponibilidade de alimentos (insetos, flores, frutos) nos ecossistemas de superfície (Figura 15) (SOUZA-SILVA *et al.*, 2011).

A dinâmica de interações tróficas entre invertebrados no guano em cavernas foi bem detalhada por Ferreira & Martins (1999) em uma revisão dos estudos sobre guano em cavernas do Brasil. A importância do guano de morcegos como fonte de energia de alta qualidade para invertebrados cavernícolas é demonstrada pelas ricas comunidades com estruturas tróficas complexas associadas a esse recurso, especialmente nos trópi-

Figura 13. A, C, E) Carcaças de animais vertebrados; **B, D, F)** Carcaças de invertebrados no interior de cavernas. Fotos: A, B, C, E, F (Rodrigo L. Ferreira), D (Marconi Souza-Silva).

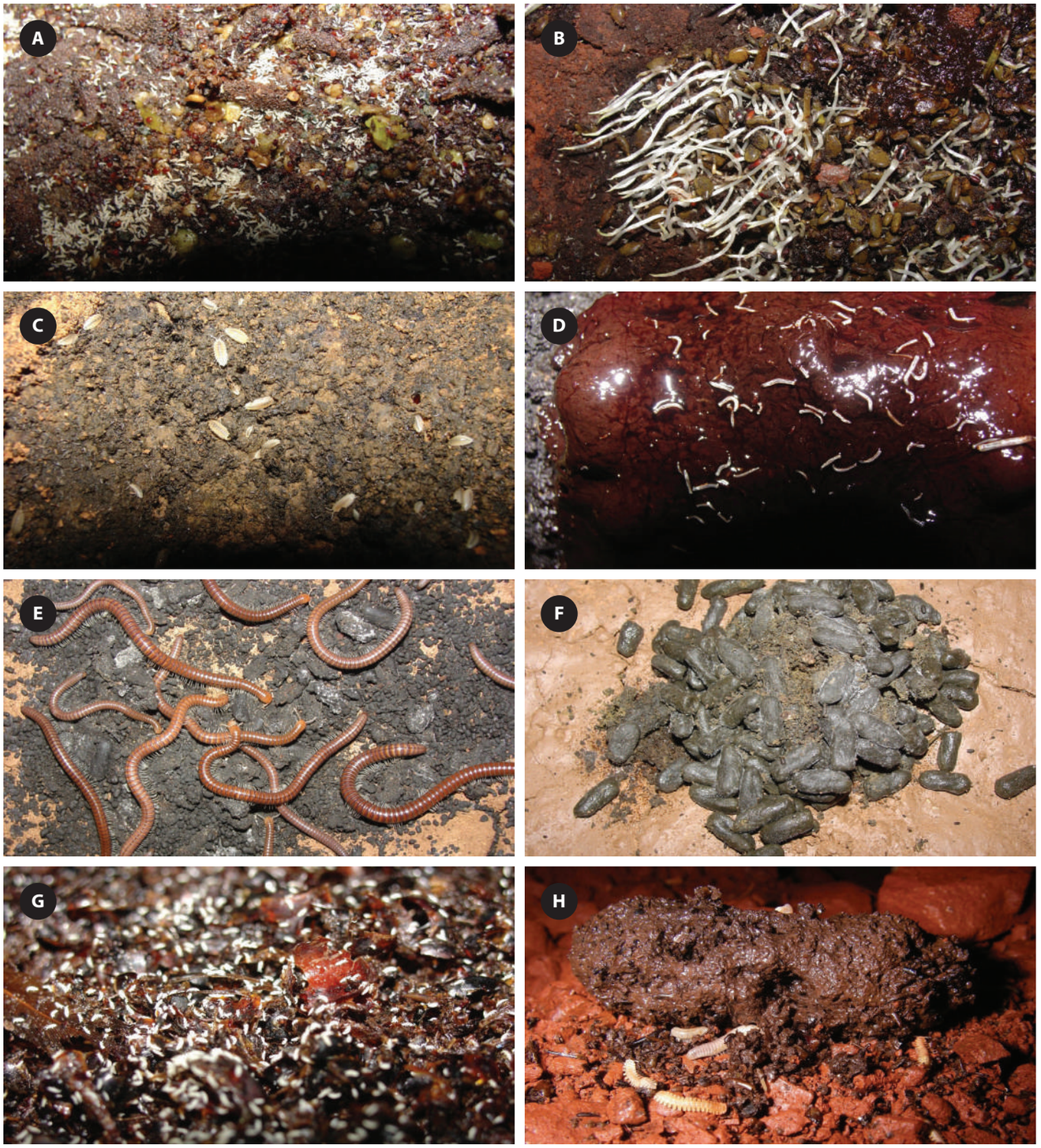


Figura 14. Fezes de animais vertebrados no interior de cavernas. **A, B)** Guano de morcegos frugívoro; **C, D, E)** Guano de hematófago; **F)** Fezes de mocó; **G)** Guano de andorinhão; **H)** Fezes de anfíbio. Fotos: A - G (Rodrigo L. Ferreira), H (Acervo Vale).

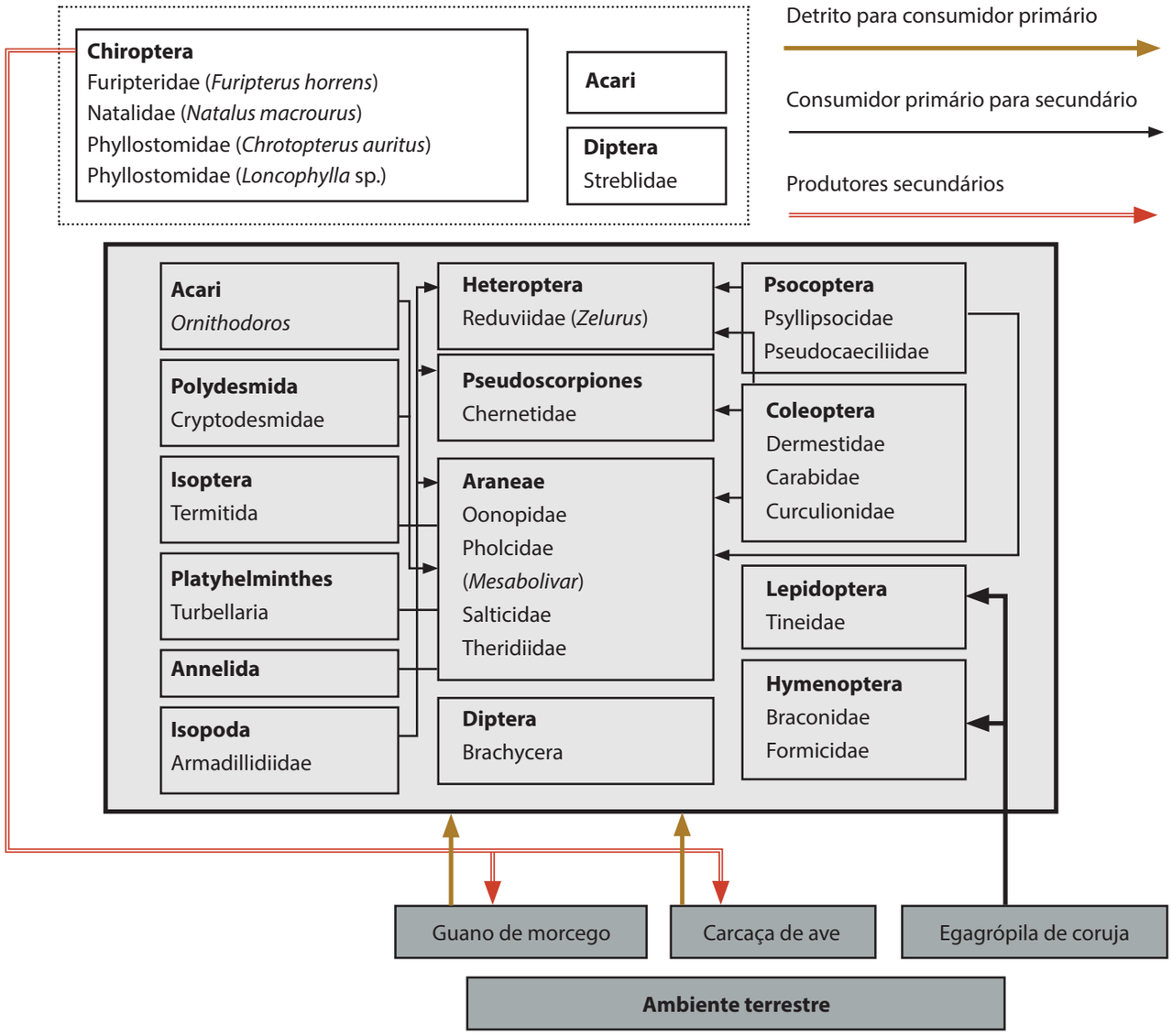


Figura 15. Importância do guano, de carcaças de aves e regurgitos de corujas como abrigo e recurso alimentar para fauna de invertebrados terrestres na Lapa do Ribeirão dos Porcos, Mambaí, Goiás. As setas indicam habitats/recurso, bem como os produtores/vetores de recursos. Fonte: Souza-Silva *et al.* (2011).

cos (FERREIRA; MARTINS, 1999; FERREIRA, 2019). Nestes substratos, os invertebrados podem consumir diretamente o guano ou se alimentar de microrganismos que crescem sobre este recurso. Contudo, em função das características efêmeras do guano, as comunidades a ele associadas podem apresentar estruturas extremamente dinâmicas, pois a matéria orgânica que é rapidamente consumida não é reposta de forma homogênea. No entanto, a presença da colônia de morcegos residentes em cavernas permite uma renovação constante da matéria orgânica que foi consumida ou mineralizada e faz com que o guano comporte-se de maneira diferenciada em relação aos recursos efêmeros tradicionais (FERREIRA 2019; PIMENTEL, 2022). Apesar disto, inúmeros grupos de invertebrados podem associar-se ao guano de morcegos em cavernas tropicais, dentre eles os ácaros, aranhas, pseudoescorpiões, isópodes, coleópteros, colêmbolos, dípteros, grilos, percevejos, formigas, vespas parasitóides, cupins, mariposas adultas e larvas, neurópteros, psocópteros, pulgas, tisanópteros e traças (FERREIRA 2019).

Avaliando a dinâmica trófica

Embora alguns aspectos das relações tróficas sejam conhecidos para os ambientes subterrâneos, muitos processos ecológicos dentro destes ecossistemas ainda não foram completamente compreendidos (FERREIRA, 2005; FERREIRA; MARTINS, 1999; FONG, 2019; SOUZA-SILVA *et al.*, 2011). É notório que uma menor ênfase vem sendo dada aos fluxos de nutrientes nos ambientes subterrâneos (especialmente carbono, fósforo, nitrogênio), principalmente nas regiões tropicais (CULVER; PIPAN, 2009; SIMON *et al.*, 2007). Apesar disto, estudiosos da dinâmica trófica nestes ambientes concordam que, em vez de se concentrar em quantificar biomassa, números de indivíduos, número de espécies e outros componentes tróficos unitários do sistema, devemos focar em fluxos e estoques de matéria orgânica para um melhor entendimento do fluxo de energia. Além disto, é importante integrar uma escala espacial de análise apropriada e considerar elementos da paisagem, como extensão de bacias de drenagem, relevos, tipos de vegetação, cursos de água e usos antrópicos (CULVER; PIPAN, 2009; JANINE GIBERT *et al.*, 1994).

Estudos que avaliaram a dinâmica trófica em cavernas têm revelado que a escala mais apropriada para estudar o fluxo de energia em abordagem ecossistêmica é aquela que inclui as fontes de energia relevantes e para a qual os balanços de entrada e saída de matéria possam ser avaliados. As entradas de energia devem incluir não somente a produção autóctone nas cavernas, mas a importação pela água de matéria orgânica dissolvida (MOD) e matéria orgânica particulada (MOPF e MOPG) originárias da vegetação de superfície ou transportada por vento, gravidade e animais.

Modelos conceituais descrevendo a dinâmica de circulação de matéria orgânica dissolvida e particulada têm sido propostos por alguns autores em regiões temperadas e tropicais (CULVER; PIPAN, 2009). Os pioneiros foram Janine Gibert *et al.* (1994), que compilaram informações e contextualizaram a dinâmica energética nos três principais compartimentos aquáticos subterrâneos (poroso, vadoso, freático), mostrando o fluxo de substâncias inorgânicas dissolvidas e particuladas (MID e MIP) e de matéria orgânica dissolvida e particulada (MOD e MOP), por meio de teias alimentares contidas nestes aquíferos. Os autores enfatizaram uma menor complexidade nas teias alimentares em águas subterrâneas em comparação com riachos de superfície.

Simon *et al.* (2007) apresentaram um modelo conceitual de movimentação de carbono orgânico dissolvido nas cavernas "Organ Cave" no oeste da Virginia, Estados Unidos, e "Postojna-Planina Cave System (PPCS)", na Eslovênia. Para tal, fizeram uma série de medições de carbono orgânico em águas gotejando do epicarste, de sumidouros e de ressurgências de riachos subterrâneos alogênicos. Eles mostraram que o carbono orgânico particulado (COP) e o carbono orgânico dissolvido (COD) entram no sistema via fluxo localizado através de sumidouros, poços e fluxo difuso através dos solos e epicarste. A maior parte do carbono orgânico entra pelo epicarste em concentrações médias, em torno de 1 mg/L. Após a entrada, o carbono orgânico é processado e movimentado dentro de habitats hipógeos, antes de ser perdido por respiração microbiana ou lixiviação.

Souza-Silva *et al.* (2011) descreveram pela primeira vez a dinâmica de disponibilidade de matéria orgânica particulada grossa em ambientes de cavernas tropicais. As vias de importação, estoque, consumo e exportação foram quantificadas bimestralmente ao longo de um ano, gerando o balanço energético para ambientes terrestres e aquáticos de uma caverna calcária. As principais vias de importação foram pela água e pelos morcegos (Figura 16). Apesar da predominância de detritos orgânicos importados pelo riacho, aqueles depositados por morcegos nos ambientes terrestres mostraram-se mais persistentes e ficaram estocados por mais tempo na caverna. A influência dos fluxos de inundação foi determinante na dinâmica de entrada e no estoque da matéria orgânica. As maiores taxas de estoque ocorreram nos períodos secos do ano e a lixiviação e consumo, nos períodos chuvosos, mostrando uma alta instabilidade no balanço trófico, principalmente nos períodos chuvosos do ano.

Agradecimentos

As informações disponibilizadas neste capítulo tiveram apoio de inúmeras pessoas e instituições. Destaco, a Pós-graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG, Pós-graduação em Ecologia Aplicada da Universidade Federal de Lavras – UFLA, Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas – ICMBIO/CECAV, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais – FAPEMIG, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES e à Vale S./A. Agradecimentos aos pesquisadores do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea – CEBS, do Departamento de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Naturais, Universidade Federal de Lavras – UFLA.

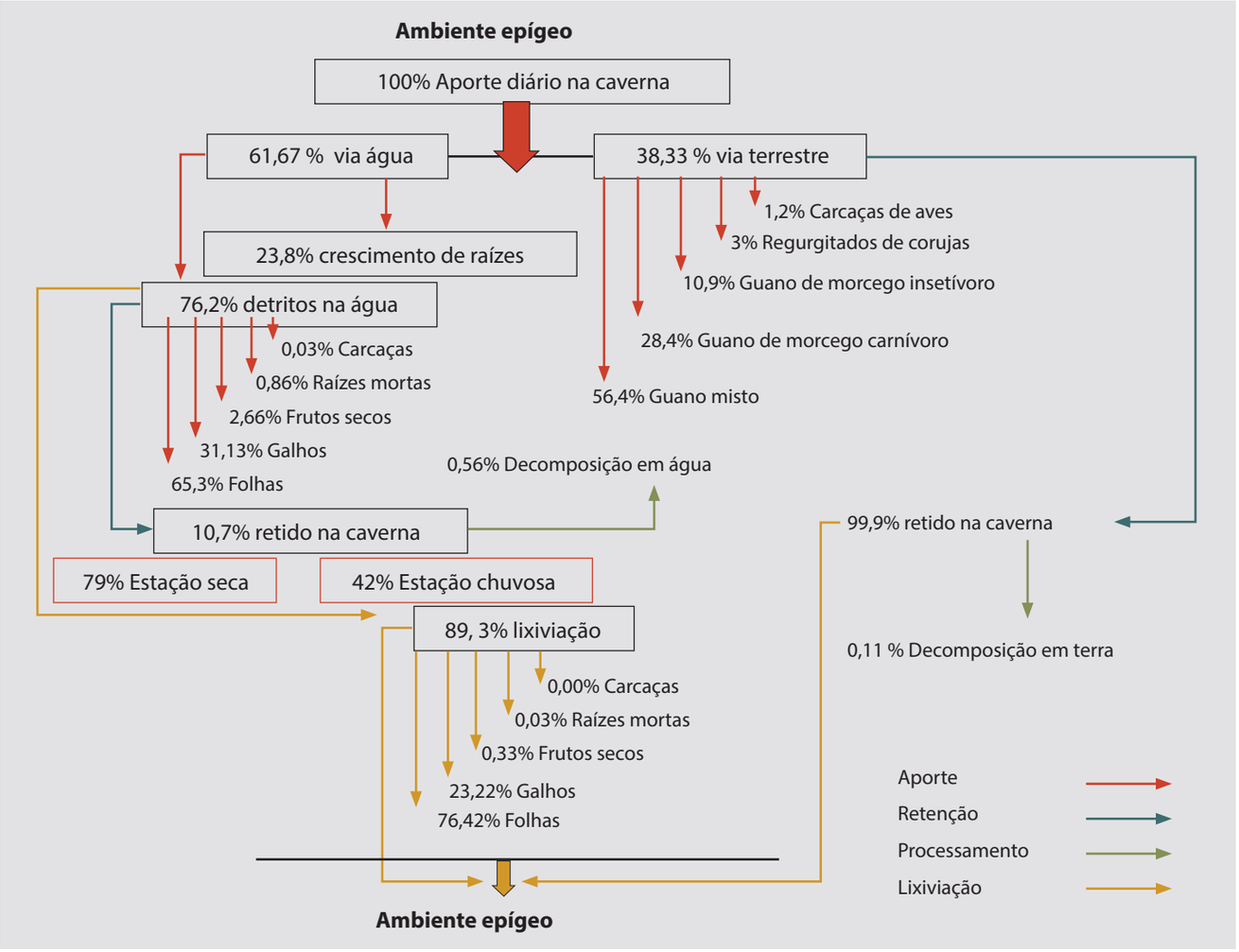


Figura 16. Dinâmica de aporte, retenção, processamento e lixiviação de detritos em ambientes terrestres e aquáticos na Lapa do Córrego dos Porcos, Mambaí, Goiás. Fonte: Modificado de Souza-Silva (2003).

Referências

ABDULLIN, S. R. Effect of illumination on the distribution of phototrophic organisms in the entrance part of the Shul'gan-Tash Cave. **Russian Journal of Ecology**, New York, v. 42, n. 3, p. 249, maio 2011. Disponível em: http://www.clicrbs.com.br/zerohora/jsp/default.jspx?uf=1&action=flip. Acesso em: 12 ago. 2010.

ABDULLIN, S. R. Effect of illumination on the distribution of phototrophic organisms in the entrance part of the Shul'gan-Tash Cave. **Russian Journal of Ecology**, [*s.l.*], v. 42, n. 3, p. 249, 2011.

BRINA, A. E. **Aspectos da dinâmica da vegetação associada a afloramentos calcários na APA carste de Lagoa Santa, MG**. 1998. 105 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre) - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 1998.

BRINA, A. E. The vegetation of Lagoa Santa Karst. *In*: **LAGOA SANTA KARST: Brazil's Iconic Karst Region**. [*S.l.*]: Springer, Cham, 2020, p. 27-49.

CULVER, D. C. **Cave life: evolution and ecology**. Cambridge: Harvard University Press, 1982.

CULVER, D. C.; PIPAN; T. **The biology of caves and other subterranean habitats**. Oxford: Oxford University Press, 2009.

DANIELOPOL, D. L.; BALTANÁS, A.; BONADUCE, G. The darkness syndrome in subsurface-shallow and deep-sea dwelling Ostracoda (Crustacea). *In*: UIBLEIN, F.; OTT, J.; STACHOWITSCH, M. (ed.). **Deep-sea and extreme shallow water habitats: affinities and adaptations**. [*S.l.: s.n.*], 1995. p. 123-143. (Biosystematics and Ecology Series, 13).

DU PREEZ, G. C.; FORTI, P.; JACOBS, G.; JORDAAN, A. ; TIEDT, L. R. Hairy Stalagmites, a new biogenic root speleothem from Botswana. **International Journal of Speleology**, Tampa, FL USA, v. 44, n. 1, p. 37-47, 2015. ISSN 0392-6672.

DUDICH, E. **Die klassifikation der Höhlen auf biologischer Grundlage**. Mitteil. Höhl. Karstf, [*s.l.*], v. *19*, 1933.

ENGEL, A. S. Observations on the biodiversity of sulfidic karst habitats. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 69, n. 1, p. 187-206, 2007.

FERREIRA, R. L. Guano communities. *In:* **Encyclopedia of caves**. *[S.l.]:* Academic Press, 2019. p. 474-484.

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 12, n. 2, p. 231-252, 1999. DOI: 10.1080/03946975.1999.10539391.

FERREIRA, R. L. A vida subterrânea nos campos ferruginosos. **O Carste**, [*s.l.*], v. 3, n. 17, p. 106-115. 2005.

FERREIRA, R. L. Lixeiras de formigueiros: recursos adicionais em sistemas cavernícolas?. **O Carste**, [*s.l.*], v. 12, p. 154-158. 2000.

FONG, D. W. Food sources. *In*: **ENCYCLOPEDIA of Caves**. [*S.l.*]: Academic Press, 2019. p. 429-434.

GRAENING, G. O. **Ecosystem dynamics of an Ozark Cave**. 2000. Dissertation (Doctoral) - University of Arkansas, Fayetteville, 2000.

HUTCHINSON, G. E. **The ecological theater and the evolutionary play**. [*S.l.*]: Yale University Press, 1965, 139 p.

JANINE GIBERT, DAN L.; DANIELOPOL, JACK STANFORD. (ed.). **Groundwater ecology**. [*S.l.*]: Elsevier, 1994.

JASINSKA, E. J.; KNOTT, B.; MCCOMB, A. J. Root mats in groundwater: a fauna-rich cave habitat. **Journal of the North American Benthological Society**, [*s.l.*], v. 15, p. 508-519, 1996.

LAMONT, B. B.; LANGE, B. J. Stalagmiform'roots in limestone caves. **New Phytologist**, [*s.l.*], v. 76, n. 2, p. 353-360, 1976.

LINDEMAN, R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology. **Ecology**, [*s.l.*], v. 23, n. 4, p. 399-417. 1942.

MAEGHT, J. L.; REWALD, B.; PIERRET, A. How to study deep roots and why it matters. **Frontiers in plant science**, [*s.l.*], v. 4, p. 299, 2013.

MEYER, E.; SEALE, L. D.; PERMAR, B.; MCCLARY, A. The effect of chemical treatments on Lampenflora and a Collembola indicator species at a popular tour cave in California, USA. **Environmental management**, [*s.l.*], v. 59, n. 6, p. 1034-1042, 2017.

MONRO, A. K; BYSTRIAKOVA, N.; FU, L.; WEN, F., WEI, Y. Discovery of a diverse cave flora in China. **PLoS One**, [*s.l.*], v. 13, 2018.

MOORE, J. C.; BERLOW, E. L.; COLEMAN, D. C.; DE RUITER, P. C.; DONG, Q.; HASTINGS, A.; NADELHOFFER, K. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. **Ecology letters**, [*s.l.*], v. 7, n. 7, p. 584-600, 2004.

MULEC, J.; KOSI, G. Lampenflora Algae and methods of growth control. **Journal of cave and karst studies,** [*s.l.*], v. 71, n. 2, p. 109-115, 2009.

PACIOGLU, O.; IANOVICI, N.; FILIMON, M. N.; SINITEAN, A.; IACOB, G.; BARABAS, H.; PAHOMI, A.; ACS, A.; MUNTEAN, H.; PÂRVULESCU, L. The multifaceted effects induced by floods on the macroinvertebrate communities inhabiting a sinking cave stream. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 48, n. 2, p. 167-177, 2019.

PENTECOST, A. Entrance habitats. *In*: GUNN, J. (ed.). **Encyclopedia of Caves and Karst Science**. New York: Taylor and Francis, 2004. p. 318-319.

PHILLIPSON, J. **Ecologia energética.** São Paulo: Nacional, 1969. 93 p.

PICHORIM, M. The breeding biology of the Biscutate Swift (*Streptoprocne biscutata*) in southern Brazil. **Ornitologia Neotropical**, [*s.l.*], v. 13, n. 1, p. 61-84, 2002.

PIMENTEL, N. T.; DA ROCHA, P. A.; PEDROSO, M. A.; BERNARD, E. Estimates of insect consumption and guano input in bat caves in Brazil. **Mammal Research,** [s.l.], p. 1-12, 2022.

POLIS, G. A.; STRONG, D. R. Food web complexity and community dynamics. **The American Naturalist,** [*s.l.*], v. 147, n. 5, p. 813-846, 1996.

POR, F. D. Deuterobiosphere the chemosynthetic second biosphere of the globe: a first review. **Integrative Zoology,** [*s.l.*], v. 3, n. 2, p. 101-114, 2008.

RAVN, N. R.; MICHELSEN, A.; REBOLEIRA, A. S. Decomposition of organic matter in caves. **Frontiers in Ecology and Evolution**, [*s.l.*], v. 8, p. 348, 2020.

SACCÒ, M.; BLYTH, A. J.; VENARSKY, M.; HUMPHREYS, W. F. Trophic Interactions in Subterranean Environments. *In*: GRIEBLER, C. (ed.). **Encyclopedia of Inland Waters.** 2nd ed. Amsterdam: Elsevier Science, 2022. Disponível em: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780128191668000645. Acesso em: 1 abr. 2022.

SARBU, S. M.; KANE, T. C.; KINKEL, B. F. A chemoautotrophically based cave ecosystem. **Science**, [*s.l.*], v. 272, p. 1953-1955, 1996.

SENNA, A. R.; ANDRADE, L. F.; CASTELO-BRANCO, L. P.; FERREIRA, R. L. *Spelaeogammarus titan*, a new troglobitic amphipod from Brazil (Amphipoda: Bogidielloidea: Artesiidae). **Zootaxa,** [*s.l.*], v .3887, n.1, p. 55-67, 2014.

SCHNEIDER, K.; CHRISTMAN, M. C.; FAGAN, W. F. The influence of resource subsidies on cave invertebrates: results from an ecosystem-level manipulation experiment. **Ecology**, [*s.l.*], v .92, n. 3, p. 765-776, 2011.

SIMON, K. S.; BENFIELD, E. F.; MACKO, S. A. Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. **Ecology**, [s.l.], v. 84, p. 2395-2406, 2003.

SIMON, K. S.; PIPAN, T.; Culver, D. C. A conceptual model of the flow and distribution of organic carbon in caves. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 69, n. 2, p. 279-284, 2007.

SIMON, K. S.; BENFIELD, E. F. Leaf and wood breakdown in cave streams. **Journal of the North American Benthological Society**, [*s.l.*], v. 482, p. 31-39, 2001.

SKET, B. Subterranean habitats. *In:* GUNN, J. (ed.). **Encyclopedia of Caves and Karst Science**. New York: Taylor and Francis, 2004. p. 709-713.

SOUZA-SILVA, M.; SÁLVIO JUNIOR, A.; FERREIRA, R. L. Food resource availability in a quartzite cave in the Brazilian montane Atlantic Forest. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 75, n. 3, p. 177-188, 2013. DOI 10.4311/2010JCKS0158.

SOUZA SILVA, M. **Dinâmica de disponibilidade de recursos alimentares em uma caverna calcária**, 2003, 77f. Dissertação (Mestrado em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre) – Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2003.

SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA R. L., BERNARDI, L. F. O.; MARTINS, R. P. Importação e processamento de detritos orgânicos em uma caverna calcária. **Espeleo-Tema**, [*s.l.*], v. 19, p. 31-41, 2007.

SOUZA-SILVA, M.; MARTINS, R. P.; FERREIRA, R. L. Trophic dynamics in a Neotropical Limestone Cave. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 9, p. 127-138, 2011.

ZAGMAJSTER, M. Bats. *In*: **ENCYCLOPEDIA of Caves.** [*S.l.*]: Academic Press, 2019. p. 94-101.

WINKELHOFER, R. Stalagmitenförmige Wurzelbindungen in Sandsteinhöhlen. **Der Höhlenforscher,** [*s.l.*], v. 7, n. 2, p. 25-26, 1996.

Depósito de guano
Rodrigo Lopes Ferreira

3

Comunidades associadas ao guano

RODRIGO LOPES FERREIRA
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Departamento de Ecologia e Conservação - DEC
Universidade Federal de Lavras - UFLA

Guano: conceitos gerais e importância

Guano pode ser definido como qualquer acúmulo de fezes produzido por animais voadores, como pássaros, morcegos e alguns insetos. Os depósitos de guano são geralmente encontrados em locais onde colônias desses animais se agregam, como ilhas (no caso de aves marinhas), edificações e cavernas (no caso de morcegos ou insetos). O nome "guano" vem de povos indígenas do Chile e do Peru, que costumavam chamar depósitos espessos de excrementos de aves marinhas, por eles utilizados como fertilizantes para suas culturas, de "huanu" – do Quechua "wanu" (CLARK; FOSTER, 2009). Mais tarde, os espanhóis adotaram o termo, passando a pronunciar guano.

Dentre os diversos locais onde esses depósitos podem ser encontrados, destacam-se as cavernas, nas quais este tipo de substrato se torna diferenciado. Como as cavernas são geralmente ambientes oligotróficos, os depósitos de guano representam uma fonte importante de matéria orgânica, compreendendo, muitas vezes, o principal recurso trófico destes ambientes (DECU, 1986; FERREIRA; MARTINS, 1999; HARRIS, 1970). Em cavernas permanentemente secas, o guano pode representar a fonte mais importante de matéria orgânica, constituindo a base trófica para muitas comunidades de invertebrados. No entanto, o guano também é encontrado em cavernas com cursos d'água, podendo até mesmo ser depositado diretamente na água, tornando-se parcialmente ou totalmente submerso (Figura 1A).

A composição do guano pode ser bastante variada, sendo diretamente determinada pela dieta das espécies que o produziram. Nas regiões temperadas, os morcegos são quase exclusivamente insetívoros, uma vez que espécies frugívoras e nectarívoras não conseguem sobreviver aos rigores do inverno e o suprimento de frutos e flores adequados para os morcegos é muito menor em altas latitudes. Por outro lado, os hábitos alimentares dos morcegos nas regiões tropicais são notáveis. Existem morcegos que se alimentam de frutas, insetos, néctar, sangue e outros vertebrados (lagartos, mamíferos, pássaros, sapos e peixes), embora alguns grupos sejam mais frequentemente encontrados em cavernas do que outros. No Brasil, os depósitos de guano mais comuns em cavernas são produzidos por morcegos hematófagos (com consistência pastosa e cor avermelhada quando frescos – Figura 1B, tornando-se pretos e frequentemente pulverulentos quando mais velhos), morcegos frugívoros (com pequenas sementes não digeridas – Figura 1C) e por morcegos insetívoros (contendo pequenas partes quitinosas de insetos ou outros artrópodes – Figura 1D). Em casos mais raros, podem ser observados depósitos de guano produzidos por espécies carnívoras (*Chrotopterus auritus* Peters, 1856 – Figura 1E), piscívoras (*Noctilio leporinus* (Linnaeus, 1758)) (Figura 1F) e nectarívoras (*Anoura* spp.). O guano também pode ser produzido por aves, como andorinhões em caverna do Brasil (por exemplo, *Streptoprocne* spp.), espécies do gênero *Aerodramus* no sudeste da Ásia e norte da Austrália e por guácharos (*Steatornis caripensis* Bonaparte, 1843) em alguns países das Américas Central e do Sul. O guano produzido pelas aves se assemelha ao produzido por morcegos insetívoros (no caso de andorinhões) ou frugívoros (no caso de guácharos), mas sempre apresenta as pelotas de ácido úrico esbranquiçado normalmente encontradas nos excrementos de aves (Figura 1G).

As espécies produtoras de guano defecam na área situada logo abaixo de suas colônias, mas essa deposição cessa se deixarem a área. Portanto, o guano pode ser considerado um recurso efêmero para os organismos das cavernas. Desta forma, a disponibilidade do guano, enquanto um recurso trófico em cavernas, depende de diversos fatores, sendo muitos deles relacionados à biologia das espécies que o produzem. Nas regiões temperadas, por exemplo, os morcegos hibernam ou migram durante o inverno, o que causa uma interrupção na deposição de guano nesta estação. Nos trópicos, dada a maior estabilidade climática, morcegos ou pássaros podem produzir guano ao longo de todo o ano. Embora Gnaspini e Trajano (2000) tenham mencionado que muitas populações de morcegos no Brasil são comumente nômades, resultando em deposição não-contínua de guano em cavernas, isto pode não ser a regra, pois muitas cavernas abrigam colônias extremamente persistentes que podem permanecer na mesma caverna por anos ou décadas. Tais diferenças na deposição e, consequentemente, na disponibilidade desse recurso fazem com que as comunidades associadas ao guano sejam estruturadas de formas distintas.

Uma vez que uma nova colônia de morcegos (ou aves) é es-

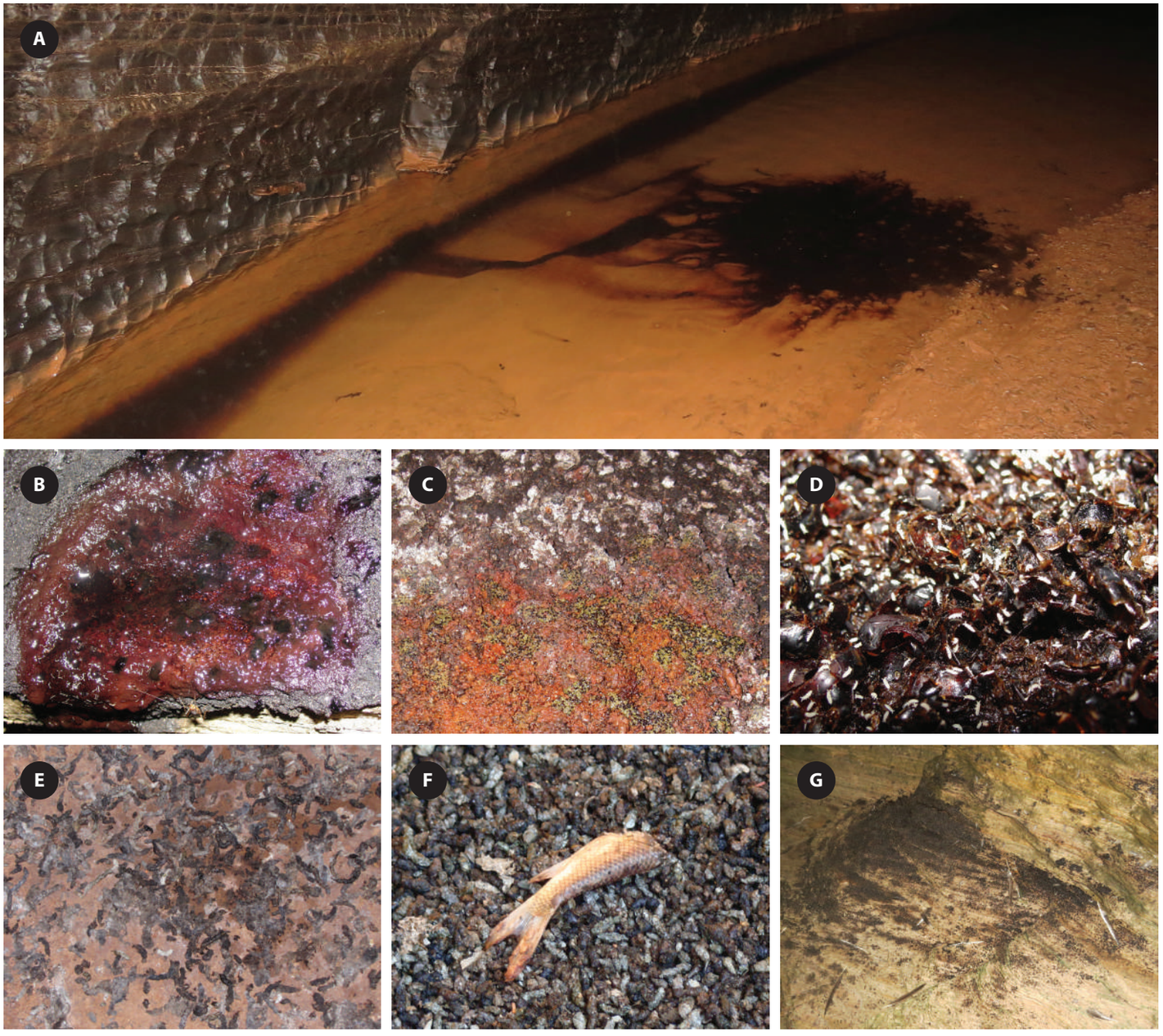


Figura 1. Diferentes tipos de guano produzidos por animais de dietas variáveis. **A)** Depósito de guano de morcegos hematófagos submerso em um riacho subterrâneo; **B)** Guano de morcegos hematófagos; **C)** Guano de morcegos frugívoros; **D)** Guano de morcegos insetívoros; **E)** Guano de morcegos carnívoros; **F)** Guano de morcegos piscívoros; **G)** Guano de andorinhões. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

tabelecida em uma caverna e começa a produzir um novo depósito de guano, as espécies pioneiras iniciam um processo de sucessão heterotrófica, caracterizado por alterações na estrutura e composição da comunidade ao longo do tempo, influenciadas pelas mudanças físico-químicas do guano. A menos que haja uma deposição contínua de guano, a sucessão culminará com o fim da comunidade como consequência do esgotamento do recurso. Assim, a sucessão ecológica que ocorre no guano também pode ser classificada como degradativa.

As primeiras espécies a colonizar os novos depósitos (espécies pioneiras) são frequentemente os dípteros. Tais organismos chegam a esses recursos atraídos pelo odor da fermentação amoníaca do guano. Protozoários e nematóides também podem ser encontrados em acúmulos recém depositados, uma vez que podem já estar presentes nas próprias fezes dos morcegos. Após o estabelecimento das espécies pioneiras detritívoras, espécies predadoras começam a ser atraídas (como os besouros das famílias Histeridae e Staphylinidae). Com o envelhecimento do depósito, outros grupos detritívoros, como ácaros e colêmbolos, também se associam a este recurso. Com o tempo, predadores maiores (centopeias e aranhas) também colonizam os depósitos.

Bahia (2007) realizou um estudo de sucessão ecológica em guano de morcegos em uma caverna no Brasil. Por meio da realização de um experimento utilizando guano de morcegos insetívoros, os processos sucessionais foram acompanhados no período de um ano. Para a realização do experimento, o guano recém depositado foi retirado de uma caverna, no estado do Tocantins, onde ocorria em enorme abundância, posteriormente foi esterilizado e dividido em 140 depósitos de guano experimentais, que foram separados em cinco tratamentos distintos e alocados em uma outra caverna localizada em Minas Gerais. Além dos invertebrados, foram também avaliados os fungos e bactérias associados ao processo de colonização deste recurso. Uma importante constatação do trabalho foi a de que a dispersão de fungos e bactérias está intimamente relacionada aos invertebrados que transitam entre depósitos. Além disso, as análises de similaridade e da estrutura das comunidades ao longo do tempo permitiram evidenciar três fases sucessionais distintas: colonização, assimilação do recurso e dispersão de espécies. Por fim, o trabalho demonstrou a ocorrência concomitante dos três modelos de sucessão ecológica (facilitação, tolerância e inibição) propostos por Connell e Slatyer (1977). Segundo Bahia (2007), o modelo de sucessão depende dos tipos de relações ecológicas existentes entre as espécies que compõem a sucessão numa determinada fase. Desta forma, alguns organismos, ao modificarem o guano, facilitam a colonização por certas espécies e dificultam para outras. Além disso, por não haver uma forte competição intra e interespecífica entre os organismos detritívoros e fungívoros, estes poderiam se tolerar com maior facilidade (BAHIA, 2007).

Sinúsias podem ser definidas como unidades estruturais de uma grande comunidade ecológica, caracterizadas por uma relativa uniformidade e, geralmente, constituindo estratos particulares de uma dada comunidade. Muito embora este termo seja mais utilizado para comunidades vegetais, invertebrados associados a depósitos de guano podem também ser considerados componentes de uma sinúsia. O termo cronossinúsia, usado por Decu (1986), refere-se às comunidades de guano de cavernas temperadas, que apresentam dinâmica e sucessão particulares, ligadas à deposição sazonal de guano. O microclima e a qualidade nutricional dos depósitos de guano que abrigam as cronossinúsias variam de acordo com a presença ou ausência das colônias de morcegos. Desta forma, as comunidades de invertebrados a elas associadas possuem uma dinâmica cíclica, estabelecida pela presença sazonal das colônias produtoras de guano (DECU, 1986).

Depósitos de guano podem variar consideravelmente em forma, tamanho e profundidade, dependendo do número de indivíduos que compõem a colônia que os produz (Figura 2A e B). As colônias de morcegos podem variar de poucos espécimes (por exemplo, *C. auritus*, um morcego carnívoro cujas colônias raramente apresentam mais de seis indivíduos) a 20 milhões, como é o caso dos "morcegos de cauda livre" (*Tadarida brasiliensis* (I. Geoffroy, 1824)) na Bracken Cave, estado do Texas, Estados Unidos (ISKALI; ZHANG, 2015). Assim, os depósitos apresentam tamanhos bastante distintos, variando desde pequenos depósitos discretos a enormes depósitos que recobrem galerias inteiras de cavernas (Figura 2C e D). Além de importarem matéria orgânica para as cavernas, os morcegos podem ter uma grande influência sobre o clima destes ambientes, especialmente naqueles que abrigam enormes populações de morcegos. Quando uma imensa congregação de morcegos se estabelece em grandes câmaras conectadas a outras partes de uma caverna por passagens estreitas, a temperatura tende a se elevar (sendo intensificada pelo calor do corpo dos morcegos) chegando, às vezes, a cerca de 40ºC. Estas cavernas são conhecidas como "*hot caves*" "cavernas quentes" (LADLE *et al.,* 2012). No entanto, nem todas as cavernas que apresentam enormes colônias de morcegos são *hot caves*. A manutenção de temperaturas elevadas depende não apenas da presença dos morcegos, mas também da configuração estrutural da caverna. Geralmente, cavernas que apresentam enormes congregações de morcegos são chamadas de "*bat caves*" ("cavernas de morcegos"). No entanto, o

conceito de *bat cave* é arbitrário, pois é difícil definir o que seria uma "enorme congregação". Uma abordagem utilizada para definir *bat caves* foi proposta por Ferreira (2019) que definiu estas cavernas como "aquelas que abrigam colônias de morcegos que modificam, devido à sua presença, todo o ambiente trófico e climático da caverna, independentemente do número absoluto de morcegos". Portanto, mesmo uma pequena caverna com uma colônia não tão grande (talvez centenas ou poucos milhares de indivíduos) poderia ser considerada uma *bat cave* se a presença desta colônia alterar completamente (do ponto de vista trófico e/ou climático) a maior parte dos substratos desta caverna.

É importante destacar que o guano pode ter uma ampla gama de aplicações científicas e econômicas, algumas das quais serão exploradas à frente. Como exemplo, a composição da assembleia de morcegos de uma determinada região pode ser determinada analisando o DNA dos morcegos obtido a partir do guano. Um ensaio de mini código de barras de DNA para toda a Ordem Chiroptera foi desenvolvido por Walker *et al.* (2016)com base em um segmento do gene mitocondrial citocromo C oxidase I (COI). Os primers desenvolvidos por esses autores foram altamente específicos para os morcegos, sendo capazes de excluir sequências provenientes de espécies de invertebrados que habitam os depósitos. Segundo os autores, o método apresenta diversas aplicações em todo o mundo, tanto para a determinação de assembleias de morcegos de uma determinada área, quanto para detectar a presença de espécies ameaçadas ou examinar os impactos de doenças em espécies vulneráveis.

Figura 2. Depósitos de guano produzidos por colônias de morcegos de diferentes tamanhos. **A)** Pequena colônia de morcegos vampiros *Desmodus rotundus* (É. Geoffroy, 1810); **B)** Grande colônia de morcegos insetívoros *Pteronotus gymnonotus* Natterer, 1843; **C)** Depósito de guano de pequenas dimensões produzido por morcegos hematófagos; **D)** Grande depósito de guano produzido por morcegos insetívoros. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

Propriedades físico-químicas do guano e suas variações no tempo e no espaço

Depósitos de guano podem possuir composições extremamente variáveis em função das dietas dos animais que as produzem, com especial destaque para as regiões tropicais, onde são encontradas espécies de morcegos com dietas bastante diversificadas. No entanto, além das diferenças composicionais ligadas à dieta dos produtores de guano, esses depósitos também sofrem alterações em suas características físico-químicas e nutricionais a partir do momento de sua deposição. Desta forma, o guano tende a ser um substrato bem mais variável do que outros biótopos de uma caverna. Assim que depositado, o guano tende a ser alcalino e úmido, se tornando mais ácido e seco com o passar do tempo (FERREIRA; MARTINS, 1999; HERRERA, 1995; MOULDS, 2004). Além disso, o conteúdo orgânico também tende a diminuir com o envelhecimento do guano, uma vez que os compostos orgânicos são consumidos por organismos associados aos depósitos ou mineralizados por ação de microrganismos. Assim, pode-se pensar que a idade do guano pode ser inferida pelo pH, umidade e conteúdo orgânico, uma vez que todos esses parâmetros tendem a mudar com o tempo. No entanto, Ferreira *et al.* (2000) mostraram que esses parâmetros nem sempre refletem o tempo de deposição do guano, uma vez que estes depósitos são "sistemas abertos", podendo ser afetados por processos químicos (percolação de água, inundações etc.) e físicos (deslizamentos de terra, sedimentação etc.) que ocorrem em cavernas. A exemplo disso, um depósito antigo (que possuiria pH mais ácido) presente sobre um espeleotema que receba água de percolação em uma caverna calcária pode apresentar um pH mais alcalino devido aos carbonatos trazidos pela água. Além disso, este depósito seria também umedecido pela água de percolação, fazendo com que ele passasse a ter um elevado teor de umidade e pH, contrastando com o que seria esperado devido à sua idade.

As propriedades físico-químicas do guano também mudam em termos espaciais. Na superfície de um pequeno depósito, o centro tende a ser a parte mais nova, geralmente mais alcalina, úmida e com maior teor de matéria orgânica quando comparada às bordas do depósito (Figura 3A). No plano vertical, a superfície tende a ser mais rica em nutrientes quando comparada às camadas mais profundas. Em alguns casos em que os nutrientes foram avaliados, o teor de carbono foi significativamente maior nas camadas superiores dos depósitos, enquanto as concentrações de nitrogênio e fósforo não foram significativamente diferentes em relação à profundidade do guano (ISKALI; ZHANG, 2015). No entanto, em depósitos maiores, a superfície do guano tende a ser bastante variável, especialmente em função da deposição não uniforme do guano por parte da colônia sobrejacente. Grandes depósitos são geralmente caracterizados como um mosaico de micro-habitats, que permitem a presença de várias comunidades zoológicas em diferentes estágios sucessionais. Embora estes depósitos geralmente ocupem grandes áreas do piso, em certos casos os morcegos podem produzir estruturas semelhantes a estalagmites, conhecidas como guanomites (Figura 3B). As comunidades associadas a essas estruturas ainda não foram investigadas em detalhe, certamente merecendo estudos específicos.

Cabe destacar que o tamanho da população de diferentes espécies associadas aos depósitos de guano tende a ser proporcional à quantidade de guano disponível. No entanto, se houver uma elevada produção de guano, ele se acumula, não sendo totalmente consumido. Portanto, o guano em si, normalmente, não é um fator limitante para os invertebrados que o consomem, e as flutuações numéricas em suas populações podem estar mais relacionadas à qualidade do guano do que à sua quantidade.

Em depósitos de guano ocorrem ainda diversas reações complexas (principalmente de origem biológica), capazes de liberar ácidos nítrico, fosfórico e sulfúrico (FORTI, 2001; ONAC; FORTI, 2011), que então reagem com a rocha carbonática ou sedimentos das cavernas para formar mais de 100 minerais secundários (ONAC, 2005, 2011) (Figura 3C). Alguns dos minerais relacionados ao guano, como os compostos orgânicos guanina e ureia, segregam-se diretamente do próprio guano. Por exemplo, minerais fosfatados observados em uma caverna da Romênia resultaram da interação de soluções ácidas derivadas dos depósitos de guano com os calcários, espeleotemas de calcita e/ou sedimentos detríticos em várias condições de pH e umidade relativa (TĂMAŞ *et al.,* 2014). Além disso, minerais derivados do guano já foram observados em cavernas presentes em vários países da Europa, como a Eslováquia, França, Macedônia e Itália (AUDRA *et al,* 2019). No Brasil, espeleotemas com compostos derivados de guano já foram observados em cavernas ferríferas na região de Carajás (ALBUQUERQUE *et al*., 2018).

Microbiota associada ao guano

Muito embora os estudos sobre biologia de depósitos de guano em cavernas tenham focado historicamente em invertebrados, um número considerável de estudos sobre a microbiologia destes depósitos tem sido produzido nos últimos anos. Tais artigos vêm destacando a importância dos microrganismos para vários processos relacionados à dinâmica dos depósitos

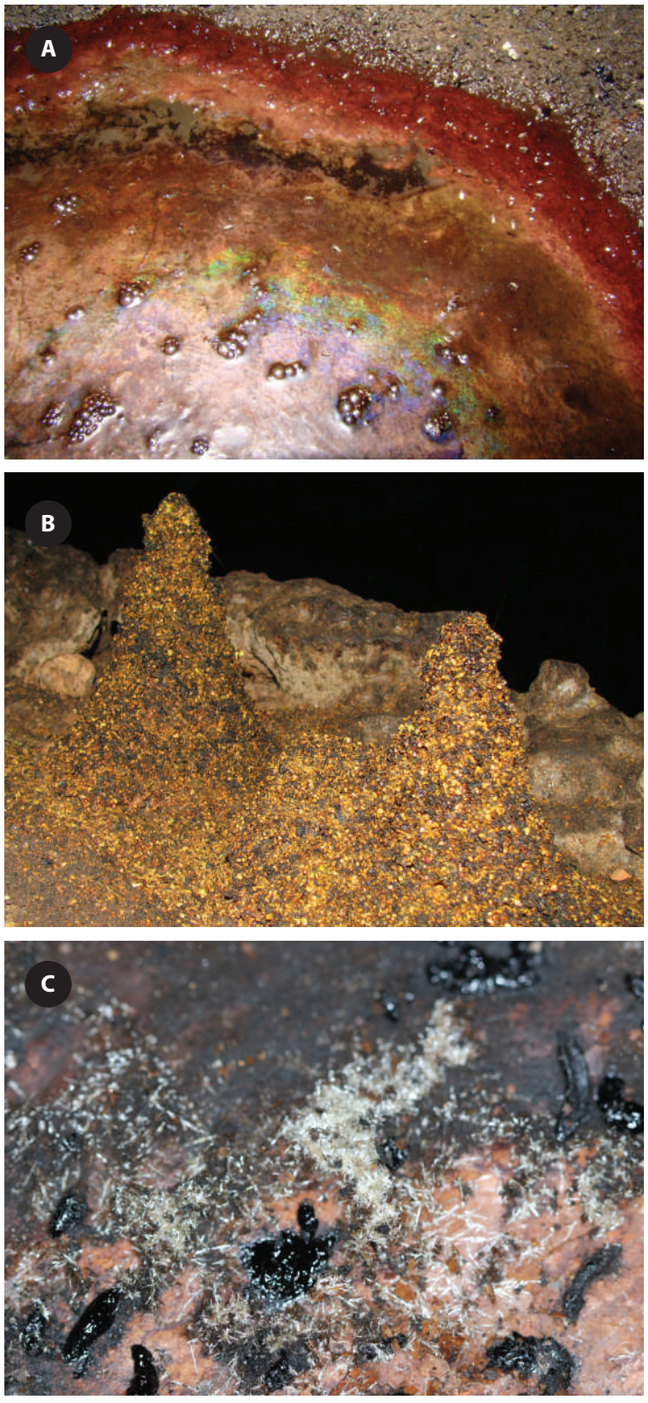


Figura 3. A) Depósitos de guano produzido por morcegos vampiros onde é possível perceber a variação nas condições do guano desde o centro do depósito até as bordas; **B)** "Estalagmites" de guano ou "guanomites" produzidas por morcegos frugívoros em uma caverna na Bahia; **C)** Minerais formados a partir do guano em uma caverna na Bahia. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

(algumas bactérias por exemplo, estão envolvidas em processos de nitrificação), bem como demonstrando a existência de comunidades microbianas incrivelmente ricas que estes substratos orgânicos podem abrigar (Figura 4).

O primeiro trabalho realizado no Brasil sobre microbiota associada a depósitos de guano foi feito por Ferreira e colaboradores (2000b), que estudaram a comunidade fúngica associada ao guano em uma caverna no sudeste do Brasil. Os autores avaliaram a influência de alguns parâmetros físico-químicos dos depósitos na riqueza e abundância destes microrganismos. Foram encontrados 53 morfótipos, dos quais se destacaram os fungos filamentosos (81% da riqueza total) quando comparados às leveduras. Além disso, eles descobriram que depósitos maiores com maior conteúdo orgânico e pH alcalino geralmente abrigam comunidades fúngicas mais ricas e abundantes na caverna estudada. Os autores também encontraram uma relação negativa entre a abundância de fungos e a riqueza de invertebrados associados a cada depósito, sugerindo que os invertebrados estão contribuindo para a redução de fungos por meio do consumo destes microrganismos ou pelo fato de, continuamente, revolverem a superfície do guano, impedindo assim o crescimento de muitas espécies.

Leveduras também têm se mostrado extremamente diversas no guano e, muitas espécies novas aguardam descrição formal. Sugita *et al.* (2005) realizaram uma pesquisa com leveduras associadas ao guano de morcegos em 20 cavernas calcárias e vulcânicas do Japão. Das centenas de colônias de leveduras observadas, nove espécies de *Trichosporon* foram encontradas em 15 cavernas, das quais sete são potencialmente novas para a ciência. Eles descobriram que espécies de *Trichosporon* são as mais abundantes no guano de morcego no Japão e que esse substrato orgânico é uma fonte potencialmente rica de espécies de levedura não descritas.

Outros microrganismos também estão presentes nos depósitos de guano. Chroňákováa *et al.* (2009) estudaram a comunidade de Archaea associada a depósitos de guano de morcegos na caverna Domica (Eslováquia) e descobriram que as Crenarchaeota não termofílicas dominavam essa comunidade (99% dos clones pertenciam a este grupo). Esses autores encontraram clones de Crenarchaeota anteriormente isolados de solos de superfície e de águas ácidas subterrâneas profundas. As comunidades de Archaea foram mais diversas na parte superior dos depósitos, que também apresentaram maior teor de umidade, carbono orgânico e nitrogênio.

Diferentes estudos sobre bactérias associadas ao guano estão revelando que este compreende um grupo extremamente importante nestes depósitos. A exemplo disso, a abundância de

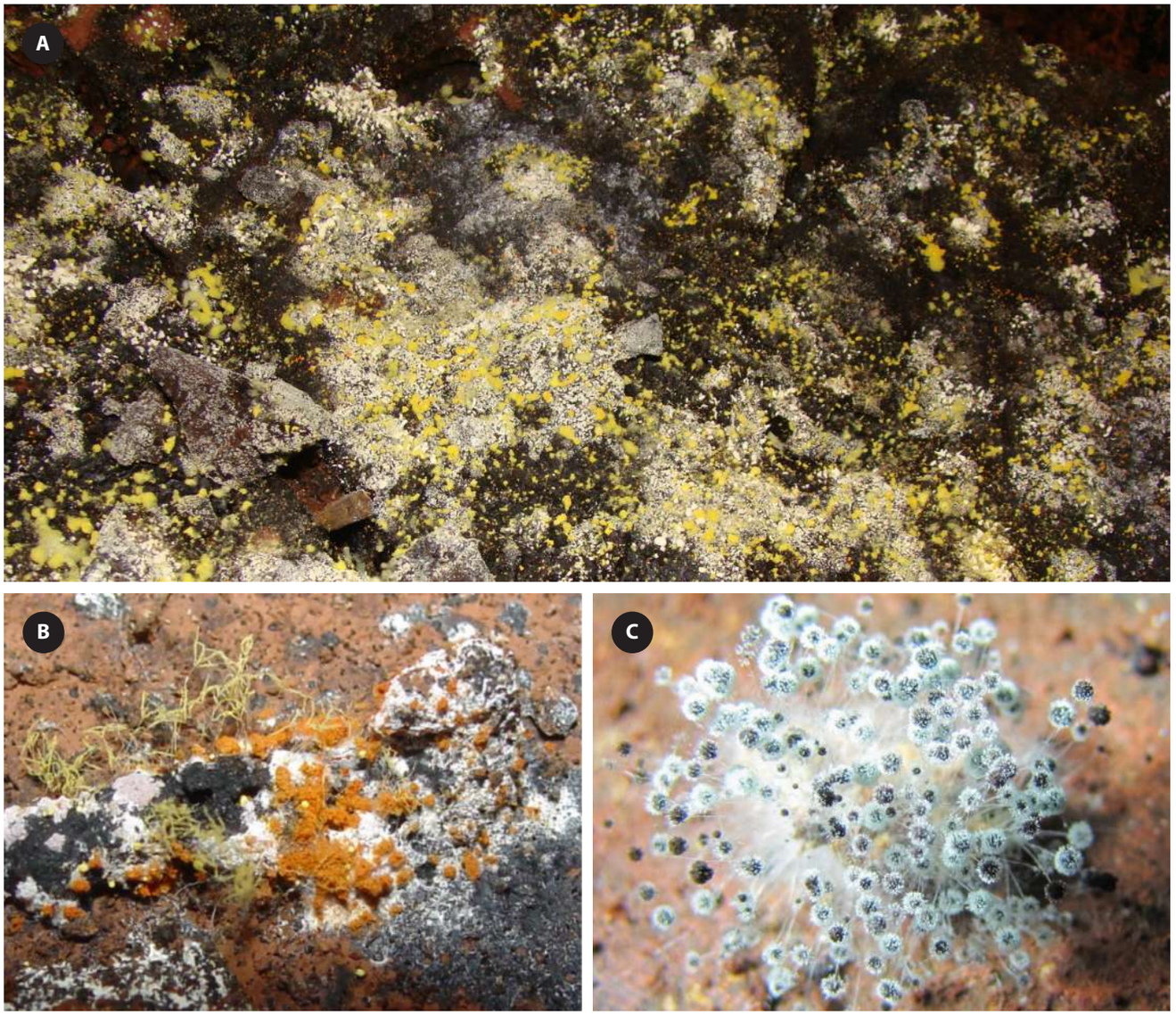


Figura 4. A) Depósito de guano repleto de colônias de microrganismos, em especial fungos filamentosos; **B)** Diferentes espécies de fungos filamentoso se desenvolvendo em profusão junto ao guano de morcegos; **C)** Detalhe de um fungo filamentoso se desenvolvendo sobre um *pellet* de guano. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

bactérias no guano produzido pelo morcego frugívoro *Rousettus leschenaultii* (Desmarest, 1820) na Caverna Robber (Maharashtra, Índia) variou entre $1{,}71\times10^{7}$ a $3{,}34\times10^{10}$ UFC/g (unidades formadoras de colônias/grama) (BANSKAR *et al*., 2016). Estes autores também encontraram quatro filos bacterianos diferentes pertencentes a 37 gêneros e 105 espécies. De Mandal *et al.* (2015), usando o sequenciamento de última geração Illumina, encontraram 1.282 OTUs (unidades taxonômicas operacionais) associadas a depósitos de guano na caverna Pnahkyndeng (nordeste da Índia), compreendendo 18 filos bacterianos. Eles verificaram que Chloroflexi, Actinobacteria e Crenarchaeota dominavam a comunidade bacteriana do guano. Além disso, a maioria dos gêneros identificados está envolvida na ciclagem de nitrogênio. Por outro lado, partes significativas das OTUs não foram identificadas adequadamente, novamente indicando que novas espécies podem ocorrer no guano.

Banskar *et al*. (2016) também apontaram alguns aspectos interessantes sobre as relações entre diversidade bacteriana e o envelhecimento do guano. Tais autores descobriram que o processo de decomposição pode levar ao aumento da diversi-

dade bacteriana. Importantes processos biogeoquímicos que determinam a ciclagem dos compostos orgânicos e inorgânicos do guano são realizados por microrganismos que alteram o pH do guano (liberando amônia) e seu conteúdo nutricional. Tais mudanças podem favorecer o crescimento de várias espécies de bactérias.

Finalmente, o guano também pode conter vários patógenos, que podem representar riscos tanto para os morcegos quanto para os seres humanos (VALDEZ *et al.,* 1999). De acordo com Borda *et al.* (2014), cavernas com guano apresentam uma concentração relativamente elevada de microrganismos no ar, alguns dos quais podem representar uma ameaça para animais e humanos. Em geral, as condições físico-químicas observadas em depósitos de guano, especialmente em grandes acúmulos, são adequadas para alguns microrganismos patogênicos, como o *Pseudogymnoascus destructans* Blehert *et al.*, 2008, que causa a "síndrome do nariz branco" em morcegos (MULEC *et al.* 2013) ou *Histoplasma capsulatum* (Darling, 1906), causador da histoplasmose em humanos (TAYLOR *et al*. 1962; LYON *et al*. 2012; MULEC *et al*. 2020).

Organismos associados ao guano

As comunidades de invertebrados associadas ao guano podem ser bastante diversas, sendo compostas por vários táxons em estágios de desenvolvimento distintos (Figura 5). Além disso, a composição destas comunidades varia entre diferentes países ou continentes. Embora certas ordens de invertebrados sejam frequentemente observadas independentemente da região onde a caverna se situa, variações podem ocorrer no nível das famílias. Tais variações são mais nítidas quando se consideram organismos facultativamente associados a depósitos.

Vários aspectos da estrutura trófica e da história natural das comunidades de invertebrados associadas ao guano de morcegos em cavernas foram amplamente discutidos por Ferreira e Martins (1999). Posteriormente, Moulds (2004) produziu uma extensa lista de invertebrados presentes em depósitos de guano em cavernas da Austrália. Organismos detritívoros que consomem diretamente guano ou microrganismos que crescem nos depósitos constituem a base das teias alimentares destas comunidades (Figura 6). Usando exemplos de táxons que ocorrem em cavernas brasileiras, podemos mencionar os ácaros, que ocorrem em praticamente todos os lugares onde o guano é encontrado (por exemplo, Aphelacaridae, Uropodidae e a maioria das espécies de Oribatida). As populações de algumas espécies de ácaros em guano podem ser excepcionalmente grandes em algumas cavernas, como na Austrália, por exemplo (33 milhões/m^2 - Harris 1973; Bellati 2001). Outros invertebrados detritívoros incluem colêmbolos (por exemplo, Entomobryidae, Hypogastruridae, Arrhopalitidae), psocópteros (principalmente Psyllipsocidae) e besouros (por exemplo, Dermestidae, Tenebrionidae, Leiodidae e Histeridae), mariposas (principalmente larvas de Tineidae e Pyralidae) e larvas de dípteros, preferencialmente associadas a guano fresco (por exemplo, Drosophilidae, Phoridae e Milichiidae). Também podem ser encontrados detritívoros facultativos, às vezes formando grandes populações, especialmente quando outros recursos orgânicos como detritos vegetais, são escassos. Exemplos são isópodes (por exemplo, Armadillidae,

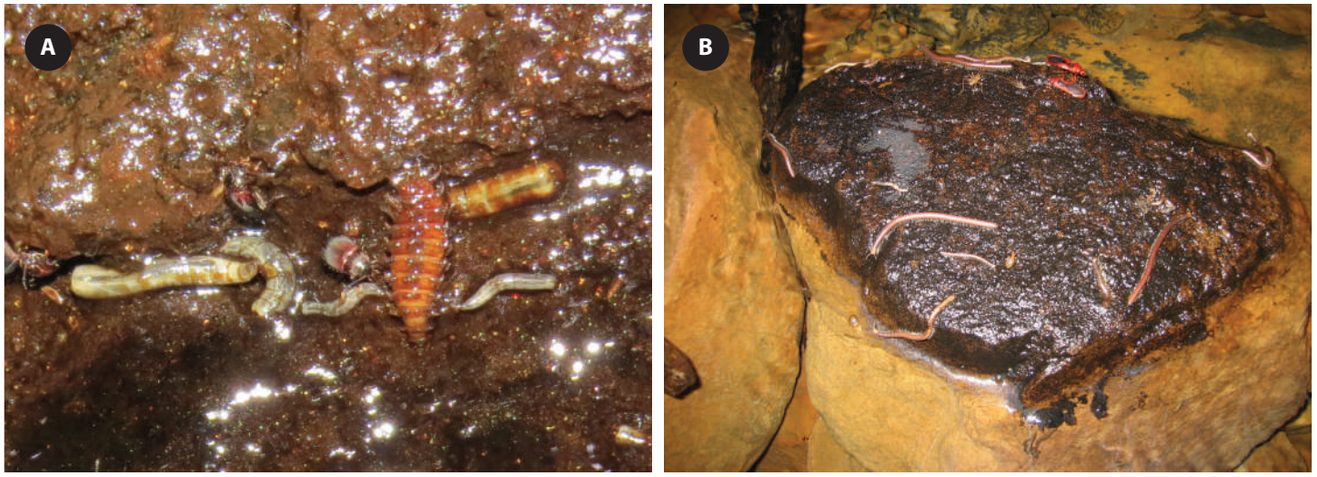


Figura 5. Comunidades associadas a depósitos de guano. **A)** Depósito de guano onde são visíveis larvas de dípteros e coleópteros (Caverna em Minas Gerais); **B)** Depósito de guano onde observa-se diplópodes, hemípteros e grilos (Caverna em São Paulo). Fotos: A (Rodrigo L. Ferreira); B (Xavier Prous).

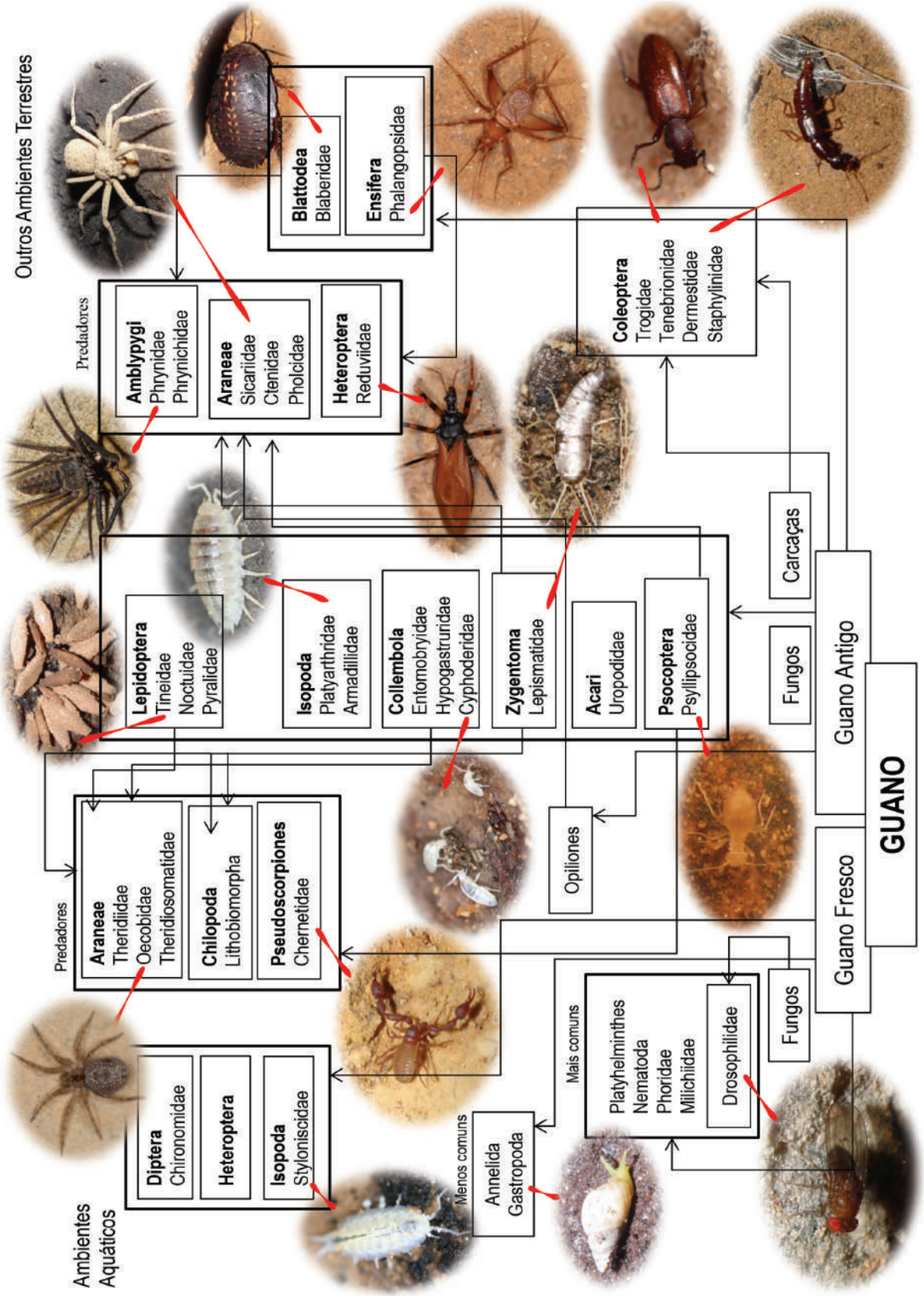


Figura 6. Teia trófica hipotética representando interações que podem ser observadas em depósitos de guano na região Neotropical. Fotos: (Rodrigo L Ferreira).

Plathyarthridae e Stylonisciдae), diplópodes (principalmente Spirostreptida), baratas, grilos (principalmente Phalangopsidae) e traças (Lepismatidae). Outros detritívoros, como minhocas, gastrópodes e opiliões, são eventualmente encontrados. É importante mencionar que muitos invertebrados podem, ainda, consumir carcaças que eventualmente estejam presentes nos depósitos de guano (Figura 7). Tais carcaças (especialmente de morcegos), são relativamente comuns, já que estes organismos acabam morrendo nas colônias e caindo sobre os depósitos, oferecendo assim, um importante recurso adicional para a fauna.

Uma grande variedade de predadores, por sua vez, consome as espécies detritívoras. Ácaros (por exemplo, Laelapidae, Macrochelidae, Macronyssidae e Phytoseiidae), pseudoescorpiões (principalmente Chernetidae), aranhas (por exemplo, Theridiidae, Sicariidae e Oecobiidae) e insetos (por exemplo, Reduviidae) são os predadores mais comuns nas comunidades associadas ao guano em cavernas brasileiras. Predadores facultativos, como escorpiões e amblipígios, também podem estar presentes. É importante destacar que muitos predadores não ficam diretamente dentro dos depósitos de guano, mas nas proximidades (Figura 8). Algumas aranhas (por exemplo, Sicariidae, Theridiidae e Oecobiidae) podem predar não apenas os detritívoros diretamente associados ao guano, mas também espécies oportunistas que visitam ocasionalmente o guano para forrageamento (como grilos).

Decu (1986) propôs três categorias de organismos associados ao guano, de acordo com o grau de afinidade com estes substratos. Segundo este autor, os guanóxenos são aqueles que podem alimentar- se ou reproduzir- se em depósitos de guano, mas dependem de outros recursos orgânicos para completar seu ciclo de vida. Os guanófilos podem consumir ou podem reproduzir-se em guano ou em outros detritos orgânicos. Finalmente, os guanóbios compreendem aquelas espécies que habitam exclusivamente em depósitos de guano. Decu (1986) argumentou que uma espécie guanóbia também deveria ser troglóbia e, portanto, incapaz de estabelecer populações em ambientes epígeos. No entanto, Gnaspini e Trajano (2000) propuseram que uma espécie guanóbia não precisaria necessariamente ser troglóbia, argumentando que algumas espécies, apesar de ocorrerem em ambientes externos, poderiam ser encontradas exclusivamente em depósitos de guano quando presentes em cavernas. Essa classificação, no entanto, apresenta algumas restrições que devem ser consideradas. Em primeiro lugar, muitos estudos demonstraram que a maioria dos invertebrados associados aos depósitos de guano é extremamente oportunista (ou seja, podem se alimentar preferencialmente de guano, se este for abundante, mas podem se alimentar de outros recursos orgânicos se o guano for escasso e vice-versa) (FERREIRA *et al.*, 2007; FERREIRA; MARTINS, 1999). Desta forma, é difícil assumir afinidades tão fortes como as propostas por Decu (1986). Além disso, dada a natureza efêmera dos depósitos de guano, é extremamente improvável que algumas espécies só possam sobreviver se consumirem ou se reproduzirem em depósitos de guano. Moulds (2004) constatou que muitas espécies guanóbias e guanófilas apresentaram distribuições inesperadamente amplas, às vezes abrangendo várias regiões climáticas da Austrália. Embora o autor tenha apresentado algumas hipóteses para estes achados, espécies guanóbias de ampla distribuição também cor-

Figura 7. Organismos se alimentando de carcaças de morcegos junto ao guano. **A)** Coleópteros (Tenebrionidae) e Baratas (Blaberidae) se alimentando de uma carcaça de morcego (caverna em Tocantins); **B)** Um grilo (*Endecous bahiensis*) se alimentando da carcaça de um morcego (caverna na Bahia). Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

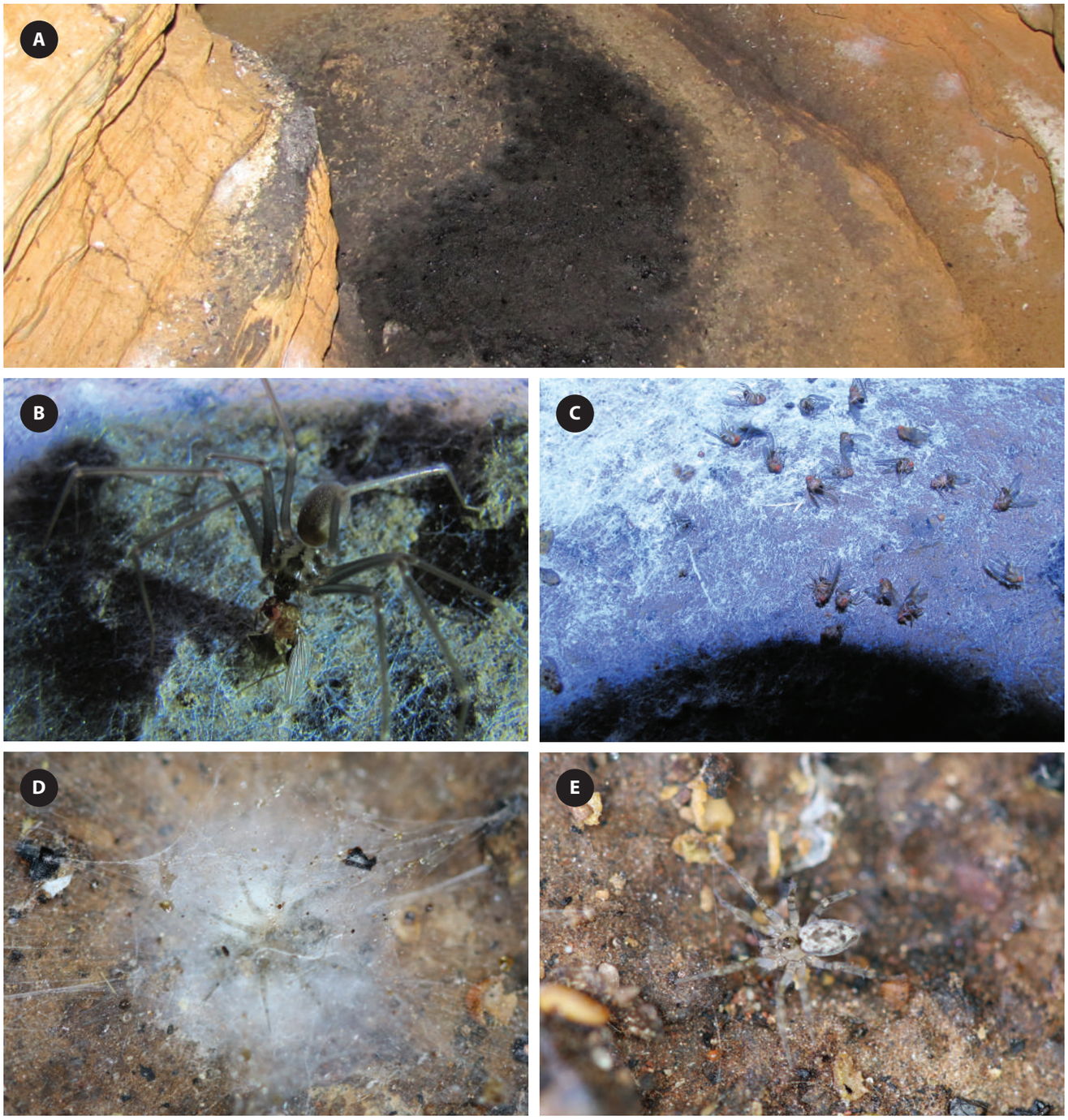


Figura 8. A) Antigo depósito de guano de morcego hematófago no conduto de uma caverna em Minas Gerais, onde é possível ver as teias residenciais (áreas brancas nas paredes da caverna) de aranhas-marrons oportunistas (*Loxosceles similis* (Moenkhaus, 1898)) que podem se alimentar tanto de invertebrados da caverna quanto do guano; **B)** Aranha marron (*L. similis*) se alimentando de um díptero (*Drosophila* sp.) que visitava o depósito de guano; **C)** Grande quantidade de dípteros (*Drosophila* sp.) provenientes do guano capturados em uma única teia residencial de aranha marron; **D)** Aranha *Oecobius navus* Blackwall, 1859 sob sua teia residencial, frequentemente construída sobre o depósito de guano ou na periferia dos depósitos; **E)** Aranha *O. navus* fora de sua teia. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

roboram a ideia de que espécies exclusivamente dependentes de guano podem não existir. Assim, a noção de uma espécie guanóbia como estritamente dependente de guano deve ser refutada. As espécies guanóbias são simplesmente aquelas que se alimentam preferencialmente desse recurso.

Gnaspini-Netto (1989), ao estudar comunidades associadas a depósitos de guano em cavernas do Brasil, propôs que certas espécies de invertebrados podem apresentar preferências por tipos distintos de guano (guano insetívoro, frugívoro ou hematófago). Segundo este autor, algumas famílias foram encontradas apenas em tipos específicos de guano. No entanto, Ferreira *et al.* (2007) demonstraram que a suposta preferência de certos invertebrados a tipos específicos de guano não é tão forte quanto se pensava. Por exemplo, besouros da família Dermestidae, considerado por Gnaspini-Netto (1989) como especificamente associado ao guano de morcegos insetívoros, foram encontrados em guano produzido por morcegos frugívoros. Isópodes e psocópteros, anteriormente considerados específicos para o guano de morcegos frugívoros, foram encontrados no guano produzido por morcegos hematófagos. Finalmente, pseudoescorpiões e ácaros, considerados específicos para o guano de morcegos insetívoros foram registrados em depósitos produzidos por morcegos hematófagos (Ferreira *et al*. 2007). É importante destacar que a maioria dos invertebrados presentes em depósitos de guano são detritívoros generalistas, capazes de consumir muitos tipos de recursos orgânicos (FERREIRA *et al.*, 2000a; FERREIRA *et al.*, 2007). Assim, os padrões de associação parecem ser mais fortemente determinados pelo tipo e quantidade de recursos disponíveis em cada caverna, do que por eventuais preferências de espécies por tipos específicos de guano.

É importante mencionar que existe uma ideia geral de que espécies troglóbias evitam depósitos de guano, especialmente os de grande tamanho ou aqueles recém-depositados. Em grandes depósitos, poucas espécies generalistas geralmente se tornam dominantes, podendo formar grandes populações, como em algumas cavernas tropicais onde baratas, besouros ou ácaros podem apresentar populações de dezenas de milhares a milhões de indivíduos (no caso de ácaros) (Figura 9). No entanto, existem casos em que espécies troglóbias podem consumir diretamente o guano, às vezes apresentando suas principais populações associadas a esse recurso. É mais provável que essas associações ocorram quando o guano é antigo, misturado ao solo ou em pequenos depósitos presentes em áreas mais isoladas das cavernas. Dentre as espécies troglóbias que apresentam populações associadas ao guano (em ambientes tanto terrestres quanto aquáticos), podemos citar o carabídeo troglóbio *Coarazuphium formoso* Pellegrini & Ferreira, 2011, do norte da Bahia (Figura 10A), traças troglóbias *Anelpistina* de cavernas da Guatemala (Figura 10B), minhocas, planárias, isópodes (*Namibianira arnhemensis* Kensley 1995 - Figura 10C) e anfípodes (*Troglolelupia gobabis* (Ruffo, 1951)) (Figura 10D) associados ao guano submerso em cavernas da Namíbia.

É importante destacar que outros recursos potenciais podem ser transportados juntamente com o guano, consistindo em fontes alternativas de alimento para vários invertebrados. O melhor exemplo são as sementes que cruzam o trato digestivo dos morcegos. Nestes casos, as sementes depositadas no guano germinam, e os brotos permanecem viáveis enquanto houver reservas nos cotilédones (Figura 11A). As plântulas que crescem em associação com os depósitos de guano podem incluir recursos adicionais para muitos invertebrados de cavernas (Figura 11B).

Ecologia de comunidades associadas ao guano

Diversos trabalhos já mostraram que as comunidades associadas aos depósitos de guano são excelentes modelos para estudos ecológicos (FERREIRA *et al.*, 2007; FERREIRA; MARTINS, 1998, 1999). Em primeiro lugar, suas condições físico-químicas (que geralmente são fáceis de acessar) podem ser altamente variáveis quando comparadas entre depósitos diferentes. Além disso, embora essas comunidades tendam a ser simplificadas em relação às comunidades observadas em superfície, há um grande número de interações bem definidas entre seus componentes e com o ambiente geral da caverna. Embora as comunidades de guano tenham sido historicamente consideradas como "isoladas" do ambiente da caverna como um todo, estudos mostraram que diversos grupos de invertebrados cavernícolas podem se associar e interagir com comunidades de guano (FERREIRA *et al*., 2000a).

Muitas características físicas e químicas dos depósitos de guano podem ser determinantes para a estruturação das comunidades a eles associadas (FERREIRA *et al*., 2000a). A distância da entrada da caverna, por exemplo, pode determinar a riqueza das comunidades de guano em algumas cavernas, embora os efeitos desse parâmetro possam variar entre elas. Alguns estudos mostraram que quanto maior a distância em relação à entrada da caverna, menor a riqueza das comunidades associadas (FERREIRA *et al.*, 2007; FERREIRA; POMPEU, 1997), enquanto outros não encontraram efeito de entrada sob essas comunidades (FERREIRA *et al.,* 2000a). A proximidade em relação à entrada da caverna pode favorecer a colonização por invertebrados externos, e esta relação pode influenciar

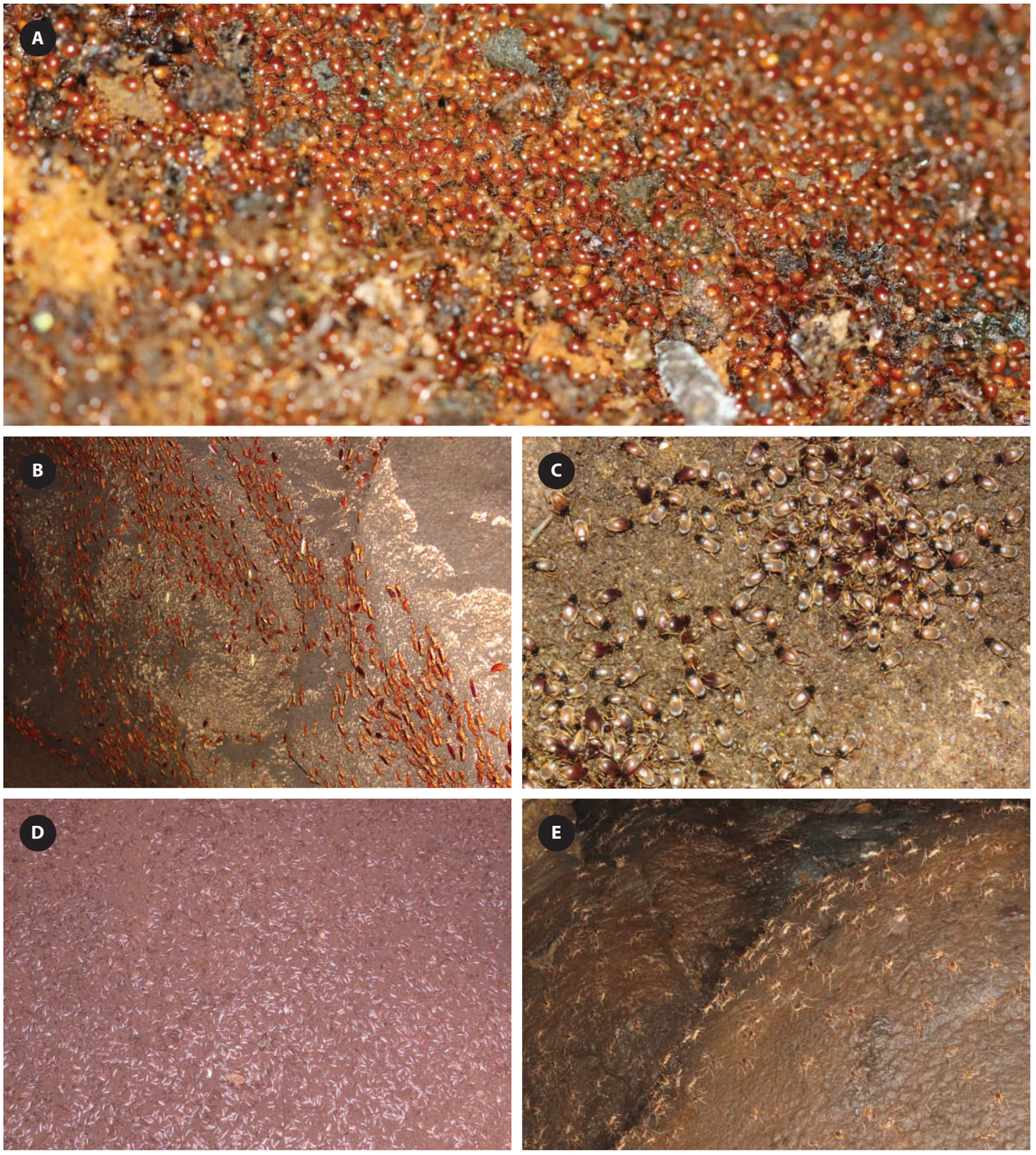


Figura 9. Grandes populações de invertebrados associados ao guano de morcego em cavernas: **A)** Ácaros em uma caverna no norte da Bahia (Brasil); **B)** Baratas (*Periplaneta* sp.) em uma caverna no Sergipe (Brasil); **C)** Besouros (Leiodidae) em uma caverna no Quênia; **D)** Larvas de Lepidópteros (Tineidae) em uma caverna no Quênia; **E)** Grilos (*Diestrammena* sp.) em uma caverna no Japão. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

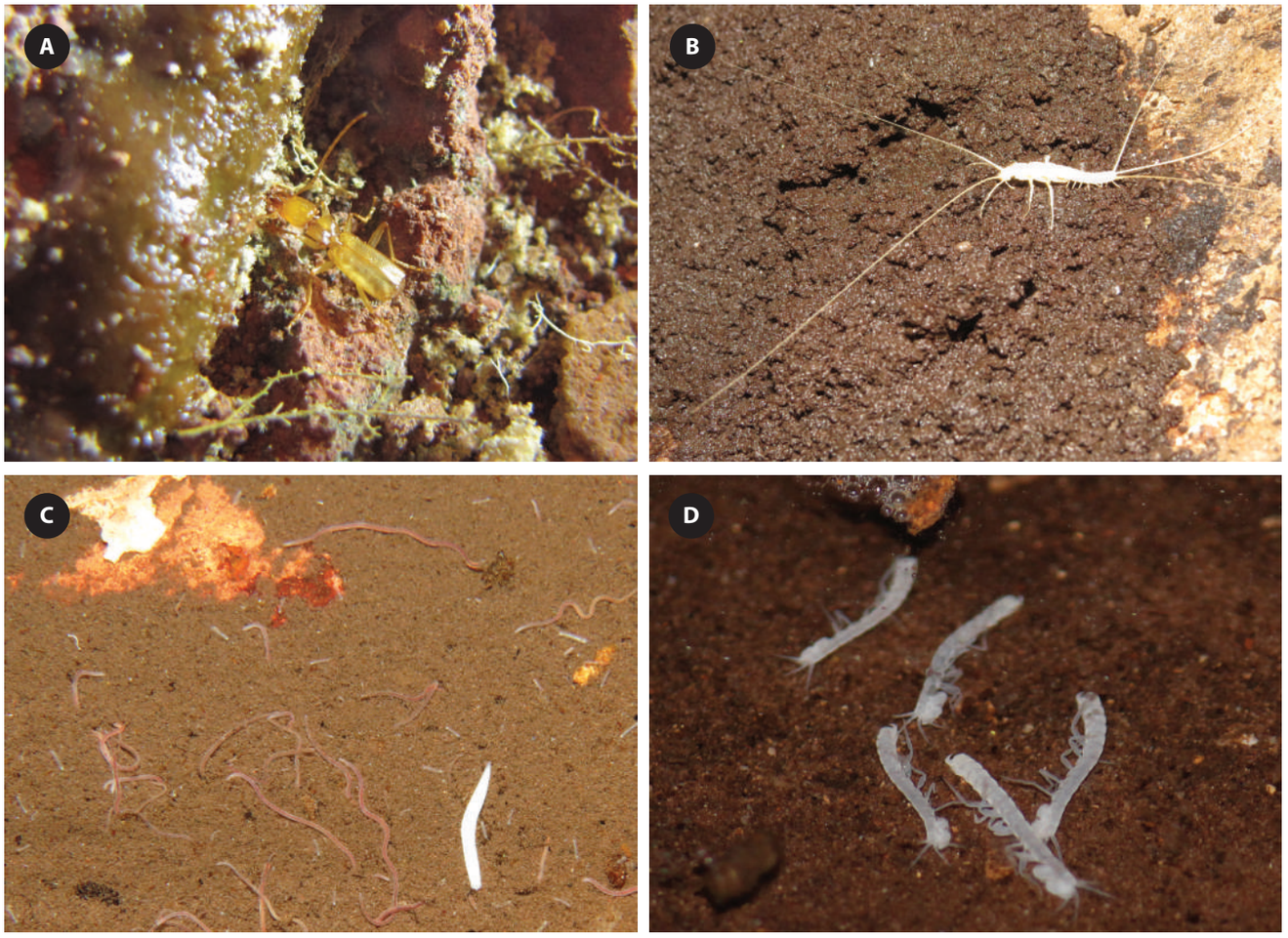


Figura 10. Espécies troglóbias associadas a depósitos de guano: **A)** *Coarazuphium formoso* (Coleoptera: Carabidae) se alimentando de um *pellet* de guano em uma caverna no norte da Bahia; **B)** *Anelpistina* sp. (Zygentoma: Nicoletiidae) se alimentando de guano em uma caverna na Guatemala; **C)** Anelídeos, planárias e isópodes *Namibianira arnhemensis* (Isopoda: Protojaniridae) associados ao guano submerso em cavernas da Namíbia, **D)** anfípodes *Troglololeupia gobabis* (Amphipoda: Ingolfiellidae) também associados ao guano submerso em cavernas da Namíbia. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

a estrutura e composição destas comunidades do guano (o que parece ser mais provável de ser observado em cavernas menores). Além disso, o efeito das entradas também pode estar relacionado à presença de matéria orgânica suplementar que se acumula nestas regiões, fornecendo recursos alimentares adicionais que podem atrair alguns grupos de invertebrados. Por outro lado, quando a colonização predominante é feita por invertebrados troglófilos (como em cavernas maiores onde o guano pode ocorrer longe das entradas), o efeito das entradas pode não existir (FERREIRA; MARTINS, 1998).

A relação entre a área dos depósitos e a riqueza das comunidades associadas, por outro lado, parece compreender um padrão bem estabelecido: comunidades mais ricas sempre estão associadas a depósitos maiores (FERREIRA *et al.*, 2000a; FERREIRA *et al.*, 2007; FERREIRA; MARTINS, 1998). O número de indivíduos ou espécies que usam os depósitos de guano tende a ser proporcional à sua disponibilidade. No entanto, em grandes depósitos, o guano se acumula sem ser consumido, uma vez que a maioria dos organismos se associam, preferencialmente, à superfície do guano. Portanto, flutuações no tamanho das populações parecem estar mais relacionadas à qualidade do que à quantidade de guano (DECU, 1986). Desta forma, depósitos maiores geralmente apresentam mais espécies devido à maior diversidade de micro-habitats superficiais e não em função da quantidade de guano disponível. Para a diversidade das comunidades, no entanto, esse padrão nem sempre é observado. Em

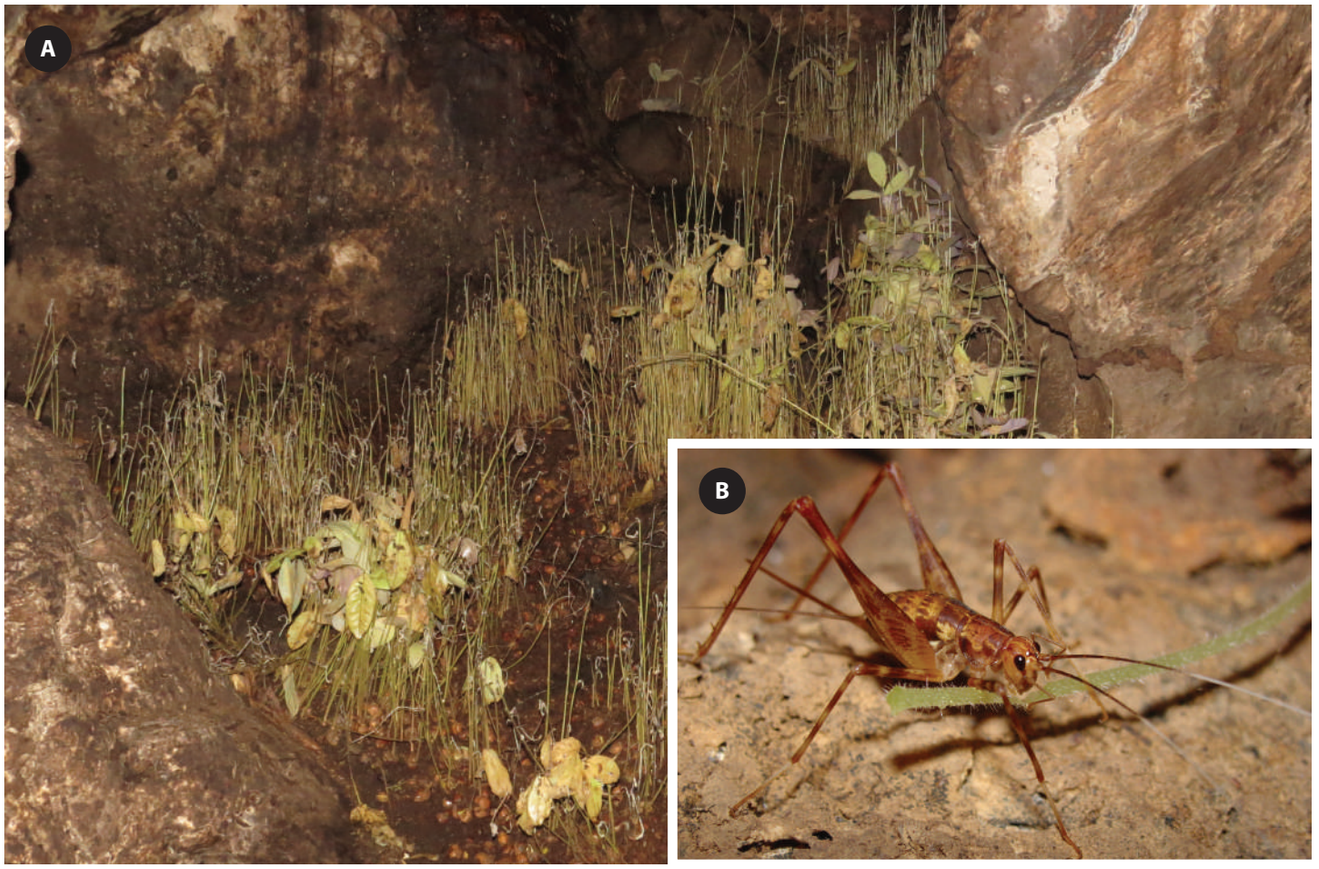


Figura 11. A) Plântulas crescendo em associação a depósitos de guano em uma caverna na Amazônia; **B)** Um grilo (*Eidmanacris* sp.) alimentando-se de um broto em uma caverna na Bahia. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

algumas cavernas brasileiras, por exemplo, grandes populações de algumas espécies (como traças e ácaros) reduzem a equitabilidade e, por consequência, a diversidade destas comunidades.

A forma dos depósitos de guano parece não ter nenhuma relação com a riqueza ou a diversidade das comunidades. Alguns autores (FERREIRA *et al.*, 2000a; FERREIRA *et al.,* 2007) determinaram a forma dos depósitos de guano por meio de um índice, o Índice de Desenvolvimento de Margem – IDM (BARBOUR; BROWN, 1974; KENT; WONG, 1982) e não encontraram correlação entre tais parâmetros. A falta de correlação sugere que a maioria das espécies parece localizar o guano por quimiotaxia. Se a colonização ocorresse de forma aleatória, seria esperada uma correlação positiva entre o IDM e a riqueza e a diversidade, uma vez que depósitos mais dendríticos seriam encontrados e colonizados mais facilmente do que depósitos arredondados com área semelhante.

É importante destacar que as comunidades de guano são também influenciadas por alguns parâmetros físico-químicos, como pH, umidade e conteúdo orgânico. Em algumas cavernas brasileiras, os depósitos mais ricos em espécies geralmente apresentam pH moderado. A relação entre pH e riqueza de espécies do guano provavelmente se deve a uma preferência (por parte da maioria das espécies) por um valor ótimo e intermediário de pH (FERREIRA *et al.,* 2000a). No entanto, caso o pH do guano reflita a idade dos depósitos – o que não é necessariamente verdade como já discutido, depósitos frescos, com valores mais elevados de pH, podem não ter tido tempo suficiente para serem colonizados, enquanto depósitos mais velhos, com valores mais baixos de pH, podem ter-se esgotado pelo consumo ou mineralização. No entanto, Pellegrini e Ferreira (2013) encontraram uma relação positiva entre pH e a diversidade nas comunidades de guano em uma caverna no sudeste do Brasil. Valores elevados de pH podem favorecer, em alguns casos, a dominância de poucas espécies, refletindo em uma baixa diversidade.

O teor de umidade do guano também pode influenciar a ri-

queza e a diversidade das comunidades associadas (geralmente os depósitos mais úmidos são mais ricos e diversos), embora seus efeitos não sejam completamente elucidados (FERREIRA *et al.*, 2007; PELLEGRINI; FERREIRA, 2013). Desta forma, depósitos mais secos são provavelmente restritivos à maioria dos organismos, embora possam favorecer algumas espécies, cujas populações podem tornar-se grandes. O conteúdo orgânico parece também favorecer os invertebrados associados ao guano, uma vez que, em geral, comunidades mais diversas são encontradas em depósitos com maior conteúdo orgânico (FERREIRA *et al*., 2000a; FERREIRA *et al.*, 2007). Essa relação é esperada, já que depósitos com maior quantidade de matéria orgânica apresentam maiores valores nutricionais, atraindo potencialmente mais espécies.

Finalmente, poucos estudos avaliaram os efeitos das concentrações de nitrogênio e fósforo nas comunidades de guano. Herrera (1995) constatou que altas concentrações de nitrogênio e fósforo no guano de guácharos favoreciam a existência de comunidades de artrópodes em uma caverna na Venezuela. No Brasil, Pellegrini e Ferreira (2013) verificaram que fósforo e nitrogênio estavam relacionados, respectivamente, à riqueza e diversidade das comunidades associados ao guano. Neste estudo, o teor de nitrogênio foi maior nas áreas onde o guano era mais fresco e mais abundante, diminuindo ao longo da interface de substituição do guano com o solo adjacente da caverna.

Gilpin e Hanski (1991) foram os primeiros autores a propor o conceito de metacomunidade. Segundo eles, uma metacomunidade representa um conjunto de comunidades locais de diferentes áreas conectadas por dispersão de um ou mais de seus componentes. Além disso, uma metacomunidade apresenta a mesma dinâmica de uma metapopulação, estando sujeita a extinções e recolonizações locais. Ferreira *et al.* (2007) argumentaram que as comunidades do guano podem representar metacomunidades nas cavernas brasileiras. Segundo eles, a baixa abundância de algumas populações em depósitos antigos aumenta as extinções locais e a possível colonização pode ocorrer em depósitos mais novos. Além disso, Ferreira *et al.* (2000a) sugeriram que depósitos maiores podem atuar como fontes de espécies propensas a colonizar depósitos menores. Na gruta da Lavoura, município de Matozinhos, Minas Gerais, estes autores avaliaram a similaridade entre as comunidades de um grande depósito de guano e depósitos menores situados ao seu redor. Tais autores encontraram uma correlação negativa entre a similaridade e distância do depósito fonte, ou seja, depósitos próximos ao maior são mais semelhantes a ele do que aqueles mais distantes.

Obviamente, a similaridade não indica necessariamente o fluxo de organismos entre os depósitos de guano. No entanto, se assumirmos a pequena distância entre os depósitos, aliada ao fato de que em muitas cavernas brasileiras, especialmente as permanentemente secas, o guano é o principal recurso, não se pode excluir que a similaridade possa indicar o trânsito de organismos entre diferentes depósitos. Existem três possibilidades principais em relação às similaridades observadas entre as comunidades de guano: i) valores altos podem indicar fluxos frequentes de indivíduos, sugerindo a existência de uma única comunidade, cujas populações componentes podem usar muitos depósitos; ii) baixos valores de similaridade indicariam pequenas comunidades isoladas, cada uma restrita a um ou alguns depósitos próximos e, iii) valores moderados de similaridade (como observado em algumas cavernas brasileiras) podem sugerir uma dinâmica de metacomunidade: como mencionado anteriormente, o guano é um recurso efêmero, consequentemente, quando envelhece, perde qualidade como suprimento orgânico. Portanto, a comunidade associada passa a progressivamente migrar dos depósitos mais velhos, buscando habitats mais adequados. Esses organismos migrantes podem colonizar outros depósitos para manter suas populações, o que produziria valores moderados de similaridade em um dado conjunto de depósitos. No entanto, é importante destacar que os movimentos de invertebrados entre depósitos permanecem amplamente desconhecidos e certamente merecem mais pesquisas (FERREIRA *et al.* ,2007).

Impactos e conservação

Como mencionado anteriormente, o guano apresenta uma vasta gama de usos em todo o mundo, dos quais se destaca sua utilização como fertilizante. Em muitos países, como a Indonésia, Tailândia, Cuba, Jamaica, México e Brasil (no passado), pessoas coletavam o guano de morcego para fins agrícolas. O guano é amplamente utilizado como fertilizante, especialmente devido ao seu alto teor de nitrogênio aliado aos possíveis efeitos nematocidas que pode apresentar (KELEHER; SARA, 1996). Além disso, a matéria orgânica, o carbono total, o nitrogênio total e o fosfato geralmente estão presentes em altos níveis, de modo que a incorporação de pequenas quantidades de guano de morcego ao solo aumenta a produção agrícola (SRIDHAR *et al.,* 2006). Além do uso como fertilizante, existem evidências de que é possível melhorar o valor nutritivo das palhas para os ruminantes incorporando pequenas quantidades de guano de morcego, como mostrado em um estudo realizado na Tanzânia (MLAY; SAGAMIKO, 2008).

No entanto, infelizmente, o conhecimento sobre a biologia de muitas espécies de morcegos ainda é restrito, assim como das

comunidades associadas ao guano em cavernas. Indefinições referentes aos direitos de propriedade/mineração para a remoção de guano em cavernas na maioria dos países, levou a práticas inadequadas e insustentáveis, resultando na perda de milhões de morcegos e invertebrados associados a este recurso (IUCN SSC, 2014). Em muitos casos, a exploração do guano pode destruir ou modificar os abrigos dos morcegos, alterando assim o fluxo de energia nas cavernas. Além disso, essa prática pode representar um risco considerável à saúde dos seres humanos, uma vez que os "mineradores de guano" estão expostos (em maior ou menor grau) a patógenos transmitidos por morcegos ou pelas suas fezes (WACHARAPLUESADEE *et al.*, 2013).

As diretrizes da IUCN para minimizar os impactos da remoção de guano das cavernas (IUCN SSC, 2014) indicam algumas práticas que podem contribuir fortemente para reduzir os impactos supracitados. Tais diretrizes recomendam: i) impedir que modificações extremas sejam feitas nos habitats das cavernas durante a remoção do guano; ii) não obstruir as entradas das cavernas e não escavar valas para acessar os depósitos de guano; iii) não modificar as entradas de cavernas (incluindo a abertura de entradas artificiais) sem consultar especialistas e, iiii) minimizar o uso de pesticidas em locais onde eles provavelmente causem danos aos morcegos, especialmente em áreas de forrageamento.

Outro possível impacto sobre as comunidades associadas ao guano são as invasões biológicas, especialmente por formigas, embora este seja um tema ainda muito pouco estudado em cavernas no mundo. Embora as formigas sejam comumente encontradas em cavernas, sua associação com esses habitats permanece em debate. Alguns pesquisadores acreditam que as formigas sejam acidentais em cavernas, embora algumas espécies sejam consideradas troglóbias (por exemplo, *Leptogenys khammouanensis* Roncin & Deharveng, 2003 do Laos e *Aphaenogaster gamagumayaa* Naka & Maruyama, 2018 do Japão). No entanto, há relatos de formigas entrando em galerias artificiais e coletando guano, como observado na Austrália (MOULDS, 2006). Embora Moulds (2006) não tenha observado formigas atacando artrópodes associados ao guano, esse comportamento já foi registrado em cavernas brasileiras (Figura 12A). No estado da Bahia (Brasil), formigas foram observadas atacando larvas de mariposas da família Tineidae, um grupo comum geralmente associado a depósitos de guano antigos. As formigas removiam as larvas de seus casulos e as atacavam. Há também registros do próprio guano sendo coletado e transportado por formigas (Figura 12 B-E), em alguns casos sendo este o único recurso orgânico visível na caverna (FERREIRA, 2019). Embora esse fenômeno pareça raro, não se pode ignorar os riscos potenciais de invasões biológicas, principalmente diante das fortes modificações sofridas em várias paisagens cársticas ao redor do mundo.

Outro fenômeno que vem sendo observado em cavernas brasileiras é a substituição do guano produzido por morcegos com diferentes dietas (frugívoros, insetívoros, piscívoros, dentre outros) pelo guano produzido por morcegos hematófagos. Em muitas regiões do Brasil, a vegetação nativa foi removida para o estabelecimento de monoculturas ou pastagens. Desta forma, o alimento para muitos morcegos (insetos, néctar, frutas, dentre outros) foi drasticamente reduzido em muitas áreas, forçando os morcegos a migrarem em busca de áreas de forrageamento mais adequadas ou mesmo extinguindo-se localmente. Além disso, quando a floresta nativa é substituída por pastagem, o suprimento de alimento para morcegos hematófagos aumenta (com o estabelecimento de rebanhos de bovinos, caprinos e equinos), levando a um crescimento populacional dessas espécies. Como consequência, cavernas previamente abastecidas com vários tipos de guano passaram a receber apenas guano de morcegos hematófagos, que apresentam menor valor energético como recurso alimentar (HUTCHINSON, 1950). Embora não existam estudos sobre os efeitos dessa substituição nas comunidades de guano, é plausível supor que a redução na diversidade de tipos de guano resulta em uma simplificação nas comunidades associadas, levando a um empobrecimento dessas comunidades em cavernas.

Por fim, é importante destacar que a maior ameaça a esta biodiversidade corresponde certamente à ameaça de extinção (local ou global) dos animais produtores de guano. Portanto, para evitar impactos nas comunidades associadas ao guano em cavernas, é essencial preservar as populações dos produtores de guano, bem como seus os habitats externos com os quais eles estão relacionados.

Agradecimentos

Agradeço às diferentes agências de fomento pelo apoio às pesquisas referentes ao guano de morcegos em cavernas brasileiras, em especial à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais – FAPEMIG, ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES e à Vale. Um agradecimento especial a todos os pesquisadores do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea – CEBS da Universidade Federal de Lavras – UFLA, pelo apoio incondicional em trabalhos de campo e laboratório.

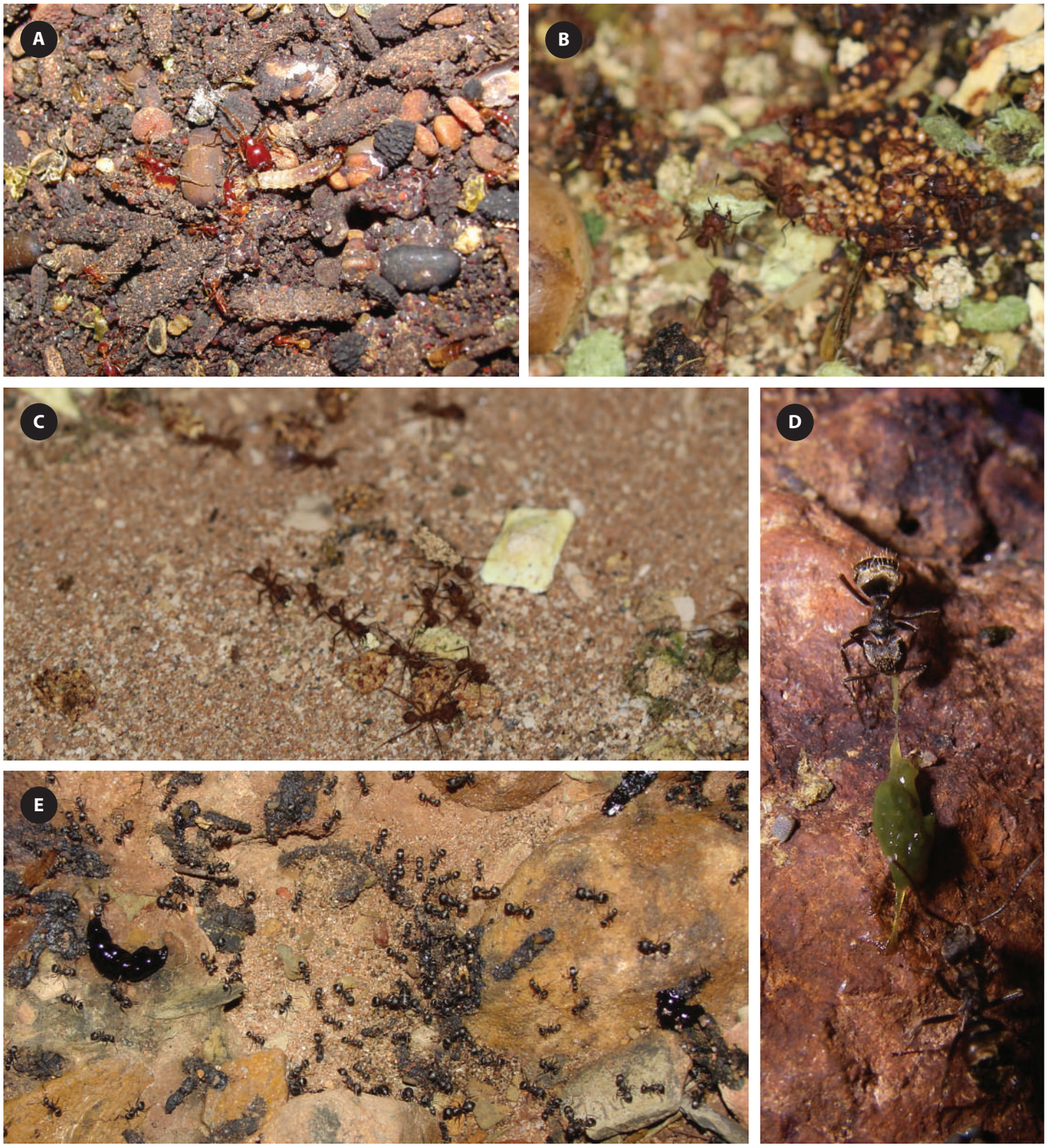


Figura 12. A) Formigas se alimentando de larvas de mariposa (Tineidae) em uma caverna na Bahia; **B)** Formigas coletando guano de morcegos frugívoros em uma caverna na Bahia; **C)** Formigas transportando o guano para o ninho em uma caverna na Bahia; **D)** Formiga se alimentando diretamente do guano em uma caverna no Pará; **E)** Formigas se alimentando de guano em uma caverna na Bahia. Fotos: A-C, E (Rodrigo L. Ferreira); D (Marcus P. de Oliveira).

Referências

ALBUQUERQUE, A. R.; ANGÉLICA, R. S.; GONÇALVES, D. F.; PAZ, S. P. Phosphate speleothems in caves developed in iron ores and laterites of the Carajás Mineral Province (Brazil) and a new occurrence of spheniscidite. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 47, n. 1, p. 53-67, 2018.

AUDRA, P.; DE WAELE, J.; BENTALEB, I.; CHROŇÁKOVÁ, A.; KRIŠTŮFEK, V.; D'ANGELI, I. M.; CRISTINA CARBONE, C.; MADONIA, G.; VATTANO, M.; SCOPELLITI, G.; CAILHOL, D.; VANARA, N.; TEMOVSKI, M.; BIGOT, J. I.; NOBÉCOURT, G. C.; GALLI, E.; RULL, F.; SANZ-ARRANZ, A. Guano-related phosphate-rich minerals in European caves. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 48, n. 1, p. 75-105, 2019.

BAHIA, G. R. **Sucessão ecológica em guano de morcegos insetívoros em cavernas**. 2007. Dissertação (Mestrado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre) - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2007.

BANSKAR, S.; BHUTE, S. S.; SURYAVANSHI, M. V.; PUNEKAR, S.; SHOUCHE, Y. S. Microbiome analysis reveals the abundance of bacterial pathogens in *Rousettus leschenaultii* guano. **Scientific Reports**, [*s.l.*], v. 6, p. 36948, 2016.

BARBOUR, C. D.; BROWN, J. H. Fish species diversity in lakes. **The American Naturalist**, [*s.l.*], v. 108, n. 962, p. 473-489, 1974.

BELLATI, J.; AUSTIN, A. D.; STEVENS, N. B. Arthropod diversity of a guano and non-guano cave at the Naracoorte Caves World Heritage Area, South Australia. **Records of the South Australian Museum Monograph Series**, [*s.l.*], v. 7, p. 257-265, 2003.

BORDA, D. R.; NASTASE-BUCUR, R. M.; SPÎNU, M.; URICARIU, R.; MULEC, J. Aerosolized microbes from organic rich materials: case study of bat guano from caves in Romania. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 76, n. 2, p. 114, 2014.

CHRONAKOVA, A.; HORAK, A.; ELHOTTOVA, D.; KRISTUFEK, V. Diverse archaeal community of a bat guano pile in Domica Cave (Slovak Karst, Slovakia). **Folia Microbiologica**, [*s.l.*], v. 54, n. 5, p. 436, 2009.

CLARK, B.; FOSTER, J. B. Ecological imperialism and the global metabolic rift: Unequal exchange and the guano/nitrates trade. **International Journal of Comparative Sociology**, [*s.l.*], v. 50, n. 3-4, p. 311-334, 2009.

CONNELL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, [*s.l.*], v. 111, n. 982, p. 1119-1144, 1977.

DECU, V. Some considerations on the bat guano synusia. **Travaux de l'Institute de Spéologie Emile Racovitza**, n. 25, p. 41-51, 1986.

DE MANDAL, S.; PANDA, A. K.; BISHT, S. S.; KUMAR, N. S. First report of bacterial community from a bat guano using Illumina next-generation sequencing. **Genomics data**, [*s.l.*], v. 4, p. 99-101, 2015.

FERREIRA, R. L. Guano communities. *In:* WHITE, W.B.; CULVER, D.C.; PIPAN, T. (Ed.). **Encyclopedia of Caves**. [*s.l.*]: Academic Press, 2019. p. 474-484.

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Diversity and distribution of spiders associated with bat guano piles in Morrinho cave (Bahia State, Brazil). **Diversity and Distributions**, [*s.l.*], v. 4, p. 235-241, 1998.

FERREIRA, R. L; MARTINS, R. P. Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 12, n. 2, p. 231-252, 1999. DOI 10.1080/03946975.1999.10539391.

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P.; YANEGA, D. Ecology of bat guano arthropod communities in a brazilian dry cave. **Ecotropica**, [*s.l.*], v. 6, p. 105-116, 2000a.

FERREIRA, R. L.; NONAKA, E.; ROSA, C. Riqueza e abundância de fungos associados a guano de morcegos na gruta da Lavoura. **O Carste**, v. 12, n. 1, p. 46-51, 2000b.

FERREIRA, R. L.; POMPEU, P. S. Fatores que influenciam a riqueza e a diversidade da fauna associada a depósitos de guano na Gruta Taboa, Sete Lagoas, Minas Gerais, Brasil. **O Carste**, [*s.l.*], v. 2, n. 9, p. 30-33, 1997.

FERREIRA, R. L.; PROUS, X.; MARTINS, R. P. Structure of bat guano communities in a Brazilian dry cave. **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 20, p. 55-74, 2007.

FORTI, P. Biogenic speleothems: an overview. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 30, n. 1, p. 4, 2001.

GILPIN, M. E.; HANSKI, I. **Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations**. London: Academic Press, 1991.

GNASPINI-NETTO, P. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil: primeira aproximação. **Revista Brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 33, n. 2, p. 183-192, 1989.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Guano communities in tropical caves. **Ecosystems of the World**, [*s.l.*], p. 251-268, 2000.

HARRIS, J. A. Bat-guano cave environment. **Science**, [*s.l.*], v. 169, p. 1342-1343, 1970.

HARRIS, J. A. Structure and dynamics of a cave population of the guano mite, *Uroobovella coprophila* (Womersley). **Australian**

Journal of Zoology, [*s.l.*], v. 21, p. 239-275, 1973.

HERRERA, F. F. Las comunidades de artropodos del guano del guácharos en la cueva del guácharo, Venezuela. **Boletim da Sociedad Venezoelana de Espeleologia**, [*s.l.*], v. 29, p. 39-46, 1995.

HUTCHINSON, P. Vertebrate excretion (cave guano). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, [*s.l.*], v. 96, p. 381-485, 1950.

ISKALI, G.; ZHANG, Y. Guano subsidy and the invertebrate community in Bracken Cave: the world's largest colony of bats. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 77, n. 1, p. 28-36, 2015. DOI 10.4311/2013LSC0128.

IUCN SSC. **Guidelines for Minimizing the Negative Impact to Bats and Other Cave Organisms from Guano Harvesting: Ver. 1.0**. Gland: IUCN, 2014.

KELEHER, H.; SARA, A. Guano: bats' gift to gardeners. **Bats**, [*s.l.*], v. 14, p. 15-17, 1996.

KENT, C.; WONG, J. An index of littoral zone complexity and its measurement. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, [*s.l.*], v. 39, n. 6, p. 847-853, 1982.

LADLE, R. J.; FIRMINO, J. V.; MALHADO, A.; RODRÍGUEZ-DURÁN, A. Unexplored diversity and conservation potential of Neotropical hot caves. **Conservation Biology**, [*s.l.*], v. 26, n. 6, p. 978-982, 2012

LYON, G. M.; BRAVO, A. V.; ESPINO, A.; LINDSLEY, M. D.; GUTIERREZ, R. E.; RODRIGUEZ, I.; HAJJEH, R. A. Histoplasmosis associated with exploring a bat-inhabited cave in Costa Rica, 1998-1999. **The American journal of tropical medicine and hygiene**, [*s.l.*], v. 70, n. 4, p. 438-442, 2004.

MLAY, P. S.; SAGAMIKO, F. The use of bat guano in the improvement of the nutritive value of poor quality roughage fed to ruminants in Tanzania. **Veterinarski Arhiv**, [*s.l.*], v. 78, n. 5, p. 417-427, 2008.

MOULDS, T. Review of Australian cave guano ecosystems with a checklist of guano invertebrates. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, [*s.l.*], v. 125, p. 1, 2004. Linnean Society of New South Wales.

MOULDS, T. The first Australian record of subterranean guano-collecting ants. **Helictite**, [*s.l.*], v. 39, n. 1, p. 3-4, 2006.

MULEC, J.; COVINGTON, E.; WALOCHNIK, J. Is bat guano a reservoir of *Geomyces destructans*?. **Open Journal of Veterinary Medicine**, [*s.l.*], v. 3, n. 2, p. 161, 2013.

MULEC, J.; SIMČIČ, S.; KOTAR, T.; KOFOL, R.; STOPINŠEK, S. Survey of *Histoplasma capsulatum* in bat guano and status of histoplasmosis in Slovenia, Central Europe. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 49, n. 1, p. 1, 2020.

ONAC, B. P. Minerals. *In*: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (ed.). **Encyclopedia of Caves**. New York: Academic Press, 2005. p. 371-378.

ONAC, B. P. Minerals. *In*: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (ed.). **Encyclopedia of Caves**. 2nd ed. [*S.l.: s.n.*], 2011.

ONAC, B. P.; FORTI, P. Minerogenetic mechanisms occurring in the cave environment: an overview. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 40, n. 2, p. 79, 2011.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Structure and interactions in a cave guano–soil continuum community. **European Journal of Soil Biology**, [*s.l.*], v. 57, p. 19-26, 2013.

SRIDHAR, K. R.; ASHWINI, K. M.; SEENA, S.; SREEPADA, K. S. Manure qualities of guano of insectivorous cave bat *Hipposideros speoris*. **Tropical and Subtropical Agroecosystems**, [*s.l.*], v. 6, n. 2, 2006.

SUGITA, T.; KIKUCHI, K.; MAKIMURA, K.; URATA, K.; SOMEYA, T.; KAMEI, K.; NIIMI, M.; UEHARA, Y. *Trichosporon* species isolated from guano samples obtained from bat-inhabited caves in Japan. **Applied and Environmental Microbiology**, [*s.l.*], v. 71, n. 11, p. 7626-7629, 2005.

TĂMAŞ, T.; MIHEŢ, O.; GIURGIU, A. Mineralogy of bat guano deposits from Huda Lui Papară cave (Trascău Mountains, Romania). **Carpathian Journal of Earth and Environmental Sciences**, [*s.l.*], v. 9, n. 3, p. 25-32, 2014.

TAYLOR, R. L.; SHACKLETTE, M. H.; KELLEY, H. B. Isolation of *Histoplasma capsulatum* and *Microsporum gypseum* from soil and bat guano in Panama and the Canal Zone. **The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, [*s.l.*], v. 11, n. 6, p. 790-795, 1962.

VALDEZ, H.; SALATA, R. A. Bat-associated histoplasmosis in returning travelers: case presentation and description of a cluster. **Journal of Travel Medicine**, [*s.l.*], v. 6, n. 4, p. 258-260, 1999.

WACHARAPLUESADEE, S.; SINTUNAWA, C.; KAEWPOM, T.; KHONGNOMNAN, K.; OLIVAL, K. J.; EPSTEIN, J. H.; RODPAN, A.; SANGSRI, P.; INTARUT, N.; CHINDAMPORN, A.; SUKSAWA, K. ; HEMACHUDHA, T. Group C betacoronavirus in bat guano fertilizer, Thailand. **Emerging Infectious Diseases**, [*s.l.*], v. 19, n. 8, p. 1349, 2013.

WALKER, F. M.; WILLIAMSON, C. H.; SANCHEZ, D. E.; SOBEK, C. J.; CHAMBERS, C. L. Species from feces: order-wide identification of Chiroptera from guano and other non-invasive genetic samples. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 11, n. 9, p. e0162342, 2016.

Biofilme em canga ferruginosa
Robson de Almeida zampaulo

4

Diversidade dos Microbiomas Cavernícolas

CAIO CÉSAR PIRES DE PAULA
Institute of Hydrobiology, Biology Centre CAS – Czech Republic

Introdução geral

As cavernas são parte do ambiente subterrâneo e o seu processo de formação está diretamente relacionado à sua litologia (tipo de rocha matriz). Cavernas em rochas solúveis (calcário, dolomita, gipsita, halita) estão presentes em paisagens cársticas e sua formação ocorre geralmente por dissolução química da matriz rochosa, ou seja, pela ação do ácido carbônico (H_2CO_3) em contato com a rocha. O carste representa cerca de 15% a 20% da superfície da Terra desconsiderando as àreas cobertas por gelo (FORD; WILLIAMS, 2007). No entanto, podemos encontrar cavernas em outros tipos de paisagens denominadas pseudocársticas, às quais incluem-se as cavernas em tubo de lava, cavernas glaciais e fumarolas, cavernas em minério de ferro, cavernas litorâneas e marinhas e cavernas em arenito, quartzito ou basalto.

Os ambientes cavernícolas podem ser divididos em diferentes zonas, determinadas pela quantidade de luz natural incidente. Nesse ambiente, pode-se distinguir até três zonas: i) zona de entrada, onde há incidência direta de luz solar; ii) zona de penumbra, onde há incidência indireta de luz solar; e iii) zona afótica, onde a ausência de luz é constante. Em alguns casos, como nos ambientes temperados, as cavernas podem ser consideradas ambientes oligotróficos extremos com menos de 0,5 mg/L de carbono orgânico total (BARTON; JURADO, 2007). A ausência parcial ou total de luz em conjunto com a limitação de recursos tróficos, colaboram para a singularidade desses locais, principalmente do ponto de vista biológico, que inclui a ausência de organismos fototróficos. Essas condições ambientais suportam indiretamente evidências sobre a presença de características típicas de organismos que habitam o ambiente subterrâneo, como maior longevidade e reduzida taxa metabólica, segundo a hipótese de limitação de recursos defendida por Huppop (2000). No entanto, algumas cavernas podem receber um grande aporte de matéria orgânica oriunda da superfície por meio de água de gotejamento, raízes penetrantes, enchentes dos rios subterrâneos ou pela entrada de animais de ambientes superficiais. Principalmente em regiões tropicais, como o Brasil, as cavernas podem apresentar um maior aporte de carbono orgânico em relação às cavernas encontradas na região temperada (PAULA *et al.*, 2020).

Uma variedade de microrganismos habitam os ambientes cavernícolas: bactérias autotróficas – utilizando compostos inorgânicos para obter carbono e energia – e heterotróficas – que utilizam compostos orgânicos como fonte de energia; fungos filamentosos – atuando na ciclagem de nutrientes; vírus, protozoários e micro invertebrados (BENDIA *et al.*, 2020; MARQUES *et al.*, 2018; PAULA *et al.*, 2019; SIGALA-REGALADO *et al.*, 2011). A microbiologia de cavernas é um campo relativamente jovem, embora o número de grupos de pesquisa e de publicações tenham aumentado nos últimos anos (LEE *et al.*, 2012). Muitos desses trabalhos se concentraram em cavernas de calcário tradicionais e pouca exploração microbiana ocorreu em cavernas presentes em outras litologias. Apesar de haver um consenso que os ambientes subterrâneos possuem uma comunidade microbiana ativa, o conhecimento sobre a diversidade microbiana em cavernas, os fatores que controlam os padrões de distribuição da microbiota cavernícola e o papel dos microrganismos no mundo subterrâneo são ainda incipientes.

Sendo assim, este capítulo irá apresentar uma revisão sobre o atual conhecimento da diversidade microbiana e o seu papel ecológico em ecossistemas cavernícolas. Conhecer melhor os microrganismos em habitats únicos, como as cavernas, oferece a oportunidade de expandir nossa compreensão sobre a diversidade microbiana em uma visão global e o potencial de obter novas informações sobre a dinâmica energética das comunidades cavernícolas, sem deixar de mencionar o enorme potencial biotecnológico que estes microrganismos podem oferecer para a sociedade.

O que são os microorganismos?

Os microrganismos são seres vivos microscópicos e podem ser unicelulares ou multicelulares. Os principais organismos presentes neste grupo são archaeas, bactérias, algas, fungos e protozoários. Muitos pesquisadores não incluem os vírus e prions no grupo dos microrganismos por estes não serem considerados seres vivos. No entanto, o estudo dos vírus e prions compreende uma das áreas da microbiologia e possui grande importância não só para a saúde humana, mas também para analisar sua relação biológica com outros organismos. Os microrganismos também podem ser divididos em dois grupos de

acordo com a sua estrutura celular: procariotos – aqueles que não apresentam núcleo e organelas membranosas, e eucariotos – organismos que apresentam núcleo e organelas membranosas (BROCK *et al.*, 1994).

Com o surgimento da análise genômica dos organismos nos anos 70, uma nova divisão dos seres vivos foi proposta em três domínios: *Archaea*, *Bacteria* e *Eukarya* (WOESE; FOX, 1977). Essa divisão dos seres vivos pode ser observada na árvore da vida produzida por Hug *et al.* (2016) a partir das sequências genéticas obtidas em bases de dados públicas (Figura 1). A árvore da vida mostra claramente que os microrganismos compreendem a maior parte dos seres vivos na Terra. No entanto, muitos pesquisadores estimam que cerca de 99% dos microrganismos da Terra ainda não foram identificados e/ou cultivados (STEEN *et al.*, 2019).

Funções ecológicas dos microrganismos

Os microrganismos desempenham papéis importantes no ciclo do carbono e dos nutrientes, na saúde animal (incluindo humana) e vegetal, na agricultura e na cadeia alimentar global. Os microrganismos vivem em todos os ambientes da Terra que são ocupados por organismos macroscópicos e são as únicas formas de vida conhecidas encontradas em ambientes considerados extremos, como as fontes hidrotermais no fundo dos oceanos. Os microrganismos datam da origem da vida na Terra, pelo menos 3,8 bilhões de anos atrás, e provavelmente existirão muito além de quaisquer eventos de extinção no futuro (BROCK *et al.,* 1994).

ARCHAEAS

Archaeas e bactérias são organismos procariotos e unicelulares, os quais podem ser muito semelhantes, mas existem algumas diferenças importantes entre os dois grupos. As estruturas de suas células apresentam componentes distintos, principalmente em relação à membrana celular, e o material genético é completamente diferente. As archaeas podem gerar energia por meio de diferentes processos metabólicos e desempenhar funções ecológicas únicas, como a produção de metano. As archaeas também são conhecidas por habitarem ambientes considerados extremos, como habitats com temperaturas elevadas (acima de 100° Celsius), ambientes congelados, ácidos, alcalinos, com altas concentrações de sais, nas profundezas do oceano ou até mesmo em locais com alta radiação gama ou UV (JARREL *et al.*, 2011). O domínio *Archaea* consiste em duas subdivisões principais, a *Crenarchaeota* e a *Euryarchaeota*, e uma linhagem menor e mais antiga, a *Korarchaeota*. Outras subdivisões também foram propostas, incluindo *Nanoarchaeota* e *Thaumarchaeota* (HOWLAND, 2000).

BACTÉRIAS

As bactérias podem ser classificadas em cinco grupos de acordo com suas formas básicas: esférica (cocos), bastonetes (bacilos), espiral (espirila), vibrião (vibrios) ou espiroquetas (BROCK *et al.*, 1994). A maioria das bactérias não são patogênicas para os humanos. Muitas espécies bacterianas vivem em nosso corpo e nos ajudam a permanecer saudáveis. Existem aproximadamente dez vezes mais células bacterianas no nosso corpo do que células humanas. Além disso as bactérias podem ser encontradas em todos os tipos de substratos, onde atuam ativamente na ciclagem de nutrientes como carbono, nitrogênio e enxofre. As bactérias podem ser classificadas como autotróficas ou heterotróficas, de acordo com o modo que a energia é obtida. Bactérias autotróficas realizam a fixação do dióxido de carbono (CO_2) para obter energia. Esse processo pode ser realizado utilizando energia luminosa (fotoautotróficos) ou pela oxidação do nitrogênio, do enxofre, do ferro ou de outros elementos químicos (quimioautotróficos). Por outro lado, as bactérias heterotróficas obtêm energia por meio da quebra de compostos orgânicos absorvidos no ambiente ao seu redor, como a decomposição da matéria orgânica. O processo de decomposição da matéria orgânica é a liberação de nutrientes de volta ao meio ambiente, sendo um dos papéis mais importantes das bactérias. Outro papel ecológico importante desempenhado pelas bactérias é a fixação de nitrogênio, principal forma pela qual o nitrogênio se torna disponível para os seres vivos. Essas bactérias convertem o nitrogênio gasoso em nitratos ou nitritos como parte de seu metabolismo, e os produtos resultantes são liberados no meio ambiente. Outras bactérias desnitrificantes realizam esse metabolismo na direção reversa, transformando nitratos em gás nitrogênio ou óxido nitroso (BROCK *et al.*, 1994).

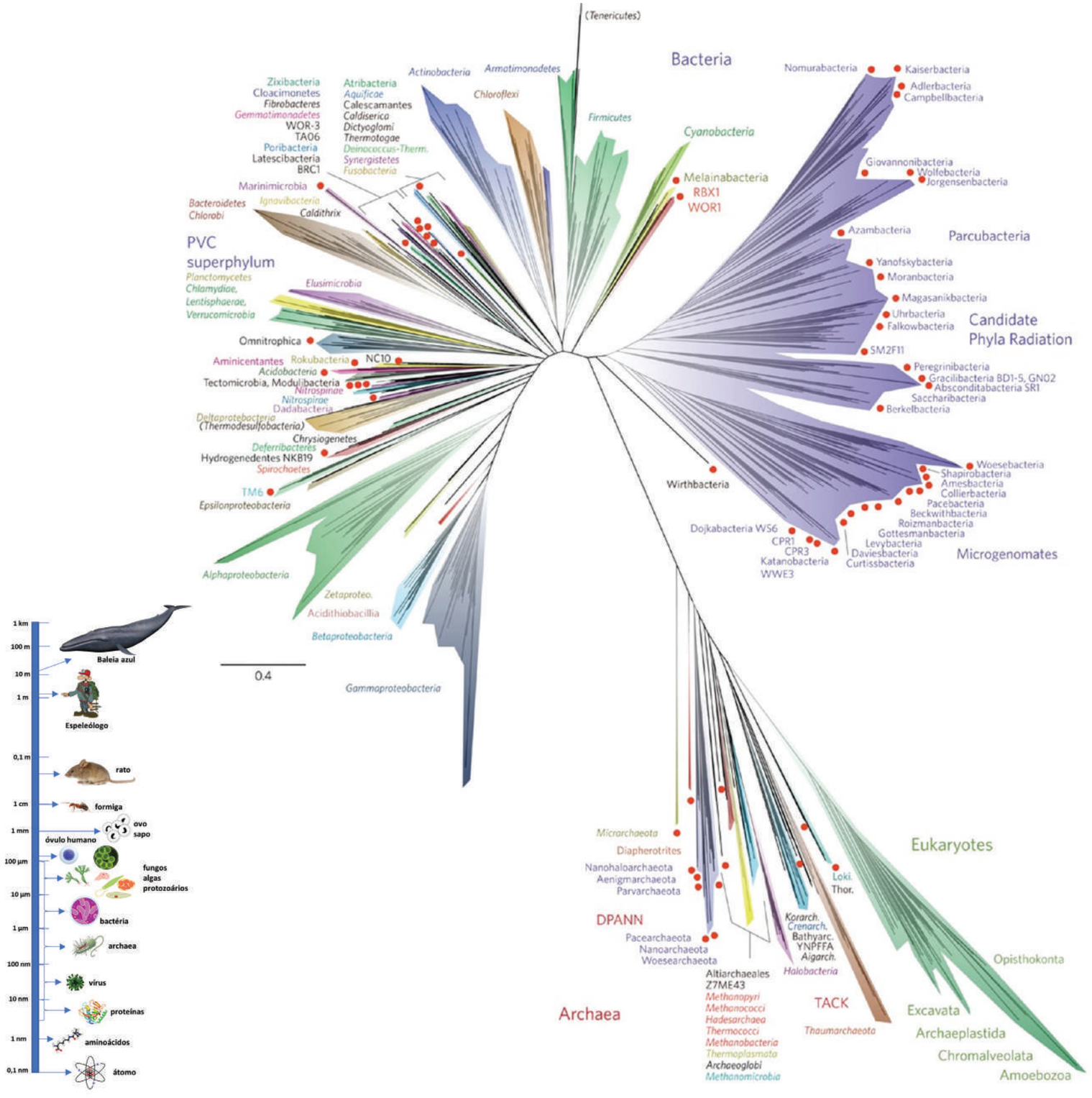


Figura 1. Representação da árvore da vida proposta por Hugh *et al.* (2016) destacando os domínios *Archaea*, *Bacteria* e *Eukarya*. Grupos marcados com pontos vermelhos representam organismos que ainda não foram isolados / cultivados. O esquema ao lado mostra uma representação gráfica em uma escala numérica sobre a variedade de tamanhos dos organismos e estruturas micro e macroscópicas.

Todos esses processos destacam o papel ativo das bactérias na manutenção dos ecossistemas.

ALGAS

No domínio *Eukarya* é possível encontrar alguns microrganismos como as algas, fungos e protozoários. A maioria das algas vivem em água doce ou salgada (fitoplâncton), enquanto outros grupos podem crescer em rochas, solo ou sobre a vegetação, desde que haja umidade suficiente. Uma característica das algas é a presença do pigmento clorofila Chl*a* (outros tipos de clorofila, como Chl*b*, Chl*c*, Chl*d* e Chl*f* também podem estar presentes) contida nos cloroplastos, o que dá a muitas algas sua coloração verde. No entanto, algumas algas podem ser castanhas, amarelas ou vermelhas porque, além das clorofilas, possuem outros pigmentos acessórios, como carotenoides. As algas produzem moléculas orgânicas a partir do dióxido de carbono (CO_2) e água por meio do processo de fotossíntese, no qual capturam energia da luz solar. Portanto as algas precisam de energia luminosa para sobreviver. Semelhante às plantas terrestres, as algas estão na base da cadeia alimentar. Além de fixar o CO_2, as algas produzem oxigênio como um subproduto da fotossíntese. As algas produzem mais da metade do oxigênio global líquido disponível para a respiração dos humanos e outros animais terrestres (CHAPMAN, 2013).

PROTOZOÁRIOS

Protozoários, em geral, são organismos heterotróficos, unicelulares, não filamentosos e são encontrados em ecossistemas aquáticos ou ambientes com alta umidade. Alguns protozoários, como *Paramecium bursaria*, desenvolveram relações simbióticas com algas eucarióticas (FLEMMING *et al.*, 2020), enquanto algumas espécies podem ser parasitas, incluindo os representantes do grupo *Apicomplexa* (*Chromalveolata*) e os tripanossomas (*Euglenozoa*). Os protozoários desempenham papéis importantes no controle populacional de bactérias, regulando as populações bacterianas no ambiente. Esses microrganismos também excretam nitrogênio e fósforo, na forma de amônio e ortofosfato, como produtos de seu metabolismo. Estudos têm demonstrado que a presença de protozoários no solo pode promover o crescimento das plantas (WEIDNER *et al.*, 2017).

FUNGOS

Os fungos podem ser organismos unicelulares ou multicelulares muito complexos. Estão entre os organismos mais amplamente distribuídos na Terra e são de grande importância ambiental e médica. Muitos fungos vivem livremente no solo ou na água, enquanto outros formam relações parasitárias ou simbióticas com plantas ou animais. Os fungos são classificados de acordo com o seu ciclo de vida, a presença ou estrutura de seus corpos frutíferos e a disposição e tipo de esporos (células reprodutivas). Os três principais grupos de fungos são: a) fungos filamentosos multicelulares; b) fungos filamentosos macroscópicos que formam grandes corpos frutíferos, conhecidos como cogumelos (o cogumelo é apenas a parte do fungo que vemos acima do solo, denominado corpo de frutificação); c) fungos unicelulares, também conhecidos como leveduras. Os fungos, junto com as bactérias, possuem um papel fundamental na decomposição da matéria orgânica, principalmente em relação a moléculas orgânicas mais complexas como lignina e celulose, liberando carbono, nitrogênio e fósforo no ambiente. Os fungos também são utilizados no nosso dia a dia, como na fabricação de pão, vinho, cerveja e outros alimentos. Alguns são parasitas de plantas que causam doenças como ferrugem, crostas ou cancro e um número muito pequeno de fungos causam doenças em animais e humanos, como exemplos, podemos citar as doenças de pele como o pé de atleta, a micose e os sapinhos. Apesar do potencial patogênico de algumas espécies, os fungos possuem relevância médica devido à capacidade de produzir uma grande variedade de antibióticos que revolucionaram a prática médica como a penicilina. A classificação filogenética dos fungos divide o grupo em sete filos (*Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Blastocladiomycota*, *Chytridiomycota*, *Glomeromycota*, *Microsporidia* e *Neocallimastigomycota*), 10 subfilos, 35 classes, 12 subclasses e 129 ordens (AINSWORTH, 2008).

Métodos para estudos da microbiota em cavernas

Os primeiros estudos sobre as comunidades microbianas em cavernas utilizaram técnicas dependentes de cultivo (veja Figura 2D-E), os quais descreveram a microbiota cavernícola como um reflexo da microbiologia dos solos superficiais (CAUMARTIN, 1963; HESS, 1900; SCOTT, 1909). Uma das limitações das técnicas dependentes de cultivo é a subestimação da biodiversidade devido à incapacidade de cultivar a maioria dos microrganismos presentes no ambiente (TORSVIK *et al.*, 2002). Portanto a compreensão da vida microbiana em cavernas foi limitada até o surgimento das técnicas moleculares, com menos de 40 artigos publicados até o ano de 1997 (HERSHEY; BARTON, 2018).

Com o advento das técnicas moleculares os pesquisadores conseguiram contornar este problema, mesmo que os métodos

moleculares também apresentem as suas limitações. Angert *et al.* (1998) publicaram o primeiro estudo da microbiota cavernícola utilizando métodos moleculares. Como resultado, eles observaram a dominância da bactéria Epsilonproteobacteria na Sulfur River Cave (Kentucky, Estados Unidos), grupo bacteriano que era encontrado, até então, apenas em fontes hidrotermais nos oceanos. Os métodos mais comumente utilizados são baseados na análise de marcadores moleculares, que incluem regiões mais conservadas do material genético como a pequena (16S rRNA) e a grande (23S rRNA) subunidades do ribossomo, bem como genes funcionais, como *soxB* (presente em microrganismos oxidantes de enxofre), *amoA* (presente em organismos oxidantes de amônia) e *RuBisCO* (gene encontrado em microrganismos quimioautotróficos) (HOLMES *et al.*, 2004). As sequências genéticas desses genes são amplificadas a partir de um *pool* do DNA extraído de amostras ambientais e, em seguida, o produto dessa amplificação é sequenciado (Figura 2A) e/ou analisado por eletroforese usando métodos de "impressão digital" (Figura 2B), como: DGGE (Eletroforese em Gel de Gradiente Desnaturante), RFLP (Polimorfismo no Comprimento de Fragmentos de Restrição), RAPD (Polimorfismo de DNA Amplificado ao Acaso) e ARISA (Análise Automatizada do Espaçador Intergênico Ribossomal) (WOOLEY *et al.*, 2010). Outra técnica frequentemente aplicada é FISH (Hibridação in situ por Fluorescência), que se baseia na hibridização do ácido nucleico com oligonucleotídeos específicos marcados com fluorescência (Figura 2C), permitindo quantificar e identificar os microrganismos diretamente na amostra usando um microscópio de epifluorescência (MOTER; GÖBEL, 2000). A incubação de populações microbianas com isótopo de carbono 13C seguido da extração do DNA marcado, também conhecido como DNA-SIP (DNA estável-isótopo sondagem), é um método eficiente para detectar quais microrganismos assimilam ativamente CO_2 no ambiente estudado (CHEN *et al.*, 2009). Por fim, é possível utilizar métodos baseados na extração de RNA e realizar estudos relacionados à transcrição de genes, que determinarão quais microrganismos

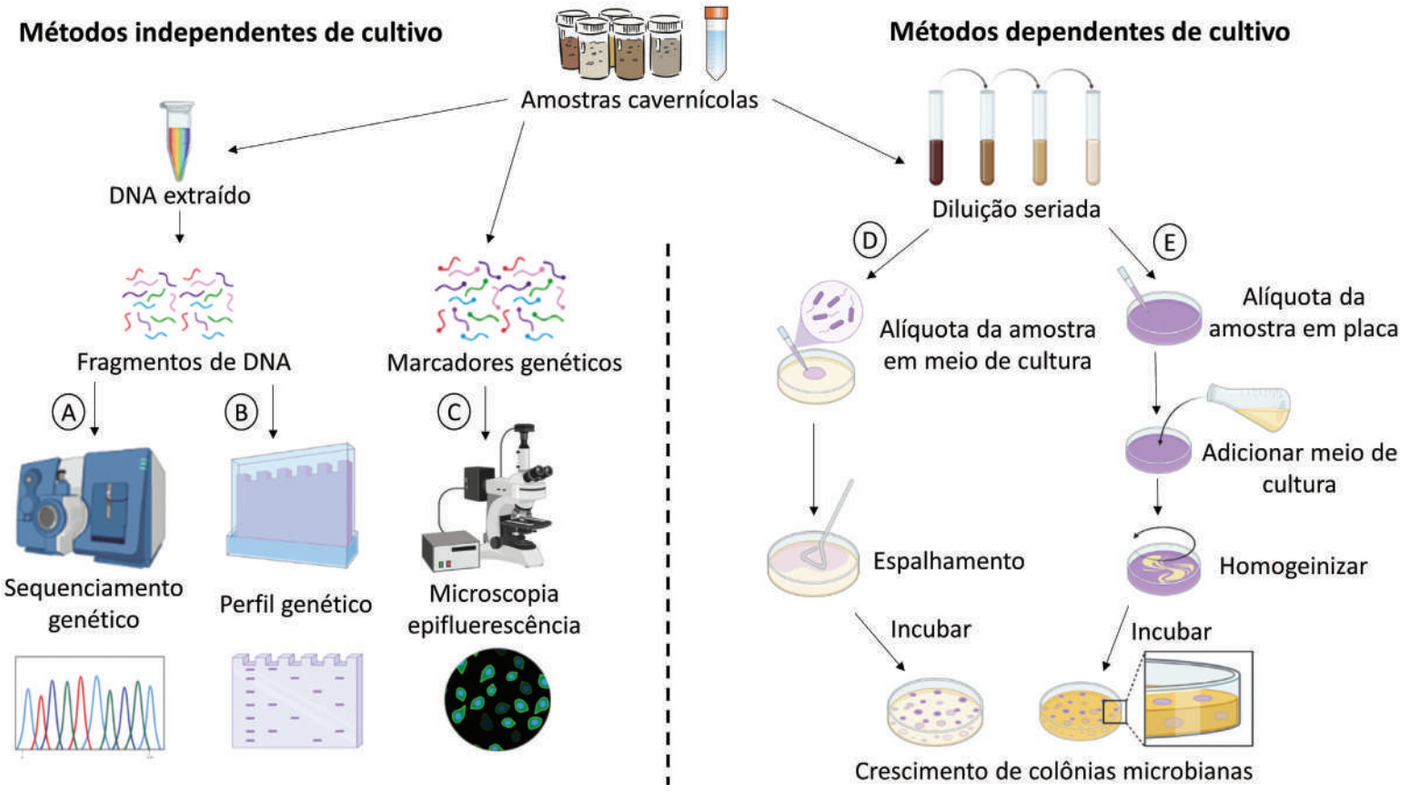


Figura 2. Principais métodos dependentes e independentes de cultivo utilizados para o estudo das comunidades microbianas em cavernas. Os métodos independentes de cultivo incluem: **A)** sequenciamento genético; **B)** análise de perfil genético ("impressão digital"); **C)** microscopia com marcadores genéticos. Os principais métodos dependentes de cultivo incluem: **D)** espalhamento em placa ("spread plate"); **E)** derramamento em placa ("pour plate").

presentes na amostra ambiental estão metabolicamente ativo. O uso de vários métodos para avaliar a diversidade microbiana permite uma visão mais completa da sua biodiversidade, de forma que os resultados são complementares. Um conjunto de métodos permite uma melhor compreensão de quais microrganismos estão presentes no local de estudo e como eles estão atuando funcionalmente neste ambiente.

Com o desenvolvimento de métodos mais precisos e de baixo custo, as pesquisas microbiológicas em cavernas apresentaram um avanço desde a década de 90. Em 1994, a Conferência Karst Geomicrobiology and Redox Geochemistry apresentou 59 trabalhos na área e, em 2001, uma edição especial do Geomicrobiology Journal foi publicada contendo dez artigos sobre o tema. Em 2009, houve uma sessão especial sobre Microbiologia e Geomicrobiologia de Cavernas e Ambientes Cársticos no Congresso Internacional de Espeleologia. O impacto cumulativo dessas mudanças foi um aumento de cinco vezes no número de artigos sobre microbiologia de cavernas entre 1997 e 2012 (HERSHEY; BARTON, 2018). Atualmente existem mais de 400 artigos que descrevem as estruturas das comunidades microbianas relacionadas a diferentes tipos de cavernas no mundo (ENGEL, 2010; HERSHEY; BARTON, 2018; LEE *et al.*, 2012). Na seção a seguir, será apresentada uma revisão dos principais trabalhos publicados sobre a biodiversidade microbiana em cavernas ao redor mundo, com especial atenção para as cavernas brasileiras.

Diversidade microbiana em cavernas

BACTÉRIAS

Diversos estudos têm apresentado a rica biodiversidade bacteriana presente nas cavernas. Estudos mais detalhados surgiram inicialmente após a década de 90 junto com o avanço de técnicas moleculares, principalmente o sequenciamento de nova geração (NGS), as quais revelaram um mundo microbiano composto por milhares de taxons até então não identificados (SOGIN *et al.*, 2006). Desde então, muitos pesquisadores estão trabalhando com NGS para avaliar os principais grupos bacterianos presentes em ecossistemas cavernícolas e os resultados desses estudos podem ser consultados na base de dados do National Center for Biotechnology Information (NCBI), dos Estados Unidos (LEINONEN *et al.*, 2010).

O primeiro estudo utilizando NGS para avaliar as comunidades bacterianas em cavernas foi realizado na Kartchner Caverns, Estados Unidos (ORTIZ *et al.*, 2013). Os pesquisadores encontraram 13 filos bacterianos já identificados anteriormente em cavernas por meio de técnicas de clonagem. No entanto, mais oito filos e 12 novos candidatos a filos foram observados pela primeira vez nessa caverna, sugerindo que a caverna continha uma biosfera microbiana rara. Neste mesmo estudo, os pesquisadores demonstraram que apenas 16% das sequências genéticas obtidas estavam presentes tanto no ambientes externo quanto no interior da caverna, sendo uma das primeiras evidências da singularidade das comunidades microbianas no ambiente cavernícola. Algumas evidências sugerem que uma menor influência do ecossistema superficial em determinadas comunidades microbianas em cavernas pode ser devida: I) a baixa porcentagem de microrganismos encontrados em cavernas que compartilham a mesma identidade taxonômica com espécies de solo superficial, II) as diferentes adaptações evolutivas observadas nos genomas dos microrganismos presentes no ambiente subterrâneo, e que III) alguns grupos bacterianos associados às atividades humanas são rapidamente suprimidas no ambiente cavernícola (JOHNSTON *et al.*, 2012; ORTIZ *et al.*, 2013). Portanto, o solo superficial pode influenciar a microbiota nesses ambientes, mas pressões ambientais e seletivas são determinantes para definir a estrutura dessas comunidades no ambiente subterrâneo. Por outro lado, estudos mais recentes têm demonstrado a influência da superfície nas comunidades microbianas cavernícolas como parte de uma população fonte que semeia o ambiente subterrâneo, principalmente em áreas impactadas a longo prazo (HERSHEY; BARTON, 2018; YUN *et al.*, 2016).

Diversidade

As cavernas apresentam, em geral, 10 filos bacterianos dominantes (Acidobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes, Chloroflexi, Firmicutes, Gemmatimonadetes, Nitrospirae, Planctomycetales, Proteobacteria e Verrucomicrobia), juntamente com outros 14 filos bacterianos presentes na biosfera rara (Armatimonadetes, Chlorobi, Cyanobacteria, Elusimicrobia, Spirochetes, e os candidatos a filos BRC1, GN04, NC10, OP3, TM6, WS1 e WS3) (HERSHEY; BARTON, 2018). Os conjuntos de dados resultantes dos estudos por meio de NGS também mostram uma proporção significativa de sequências que não podem ser classificadas usando os bancos de dados de referência de táxons, como Greengenes e SILVA (QUAST *et al.*, 2012). Essas sequências, que não podem ser facilmente colocadas dentro da estrutura taxonômica atual, são conhecidas como a caixa preta do mundo microbiano e representam a diversidade inexplorada dessa biodiversidade. Essas sequências genéticas não identificáveis tendem a ter uma representação maior em cavernas do que em outros habitats, sugerindo que a verdadeira diversidade micro-

biana nas cavernas requer mais atenção e uma descrição mais detalhada (HERSHEY; BARTON, 2018; RINKE *et al.*, 2013). Esta estrutura e a composição das comunidades bacterianas parecem ser robustas para a maioria dos estudos realizados em cavernas, indicando que os principais fatores determinantes da estrutura das comunidades microbianas, nesses habitats, são consistentes e que essa diversidade representa um microbioma central no ambiente cavernícola.

A diversidade bacteriana em cavernas brasileiras tem sido estudada em diferentes substratos (Figura 3) (BENDIA *et al.*, 2020; FELESTRINO *et al.*, 2018; MARQUES *et al.,* 2018, 2019; PAULA, 2018; PARKER *et al.,* 2018). Uma pesquisa realizada em duas cavernas de Paripiranga, estado da Bahia, detectou a dominância do filo *Proteobacteria* (classes *Alpha* e *Gammaproteobacteria*) e *Firmicutes* (classe *Bacilli*) na água de gotejamento dos espeleotemas. A família *Bacillaceae* foi predominante nesse ambiente, no entanto outras famílias como *Erythrobacteraceae*, *Burkholderiaceae*, *Pseudomonadaceae*, *Xanthomonadaceae* e *Phyllobacteriaceae* também foram encontradas no local (MARQUES *et al.*, 2019). Estudos realizados anteriormente em cavernas de clima temperado apresentaram dominância das classes *Beta* e *Gammaproteobacteria* na água de gotejamento, uma composição diferente do que foi observado nas cavernas brasileiras (YUN *et al.*, 2016). Esta diferença pode ser explicada pelo fato de que as cavernas estudadas em clima temperado estão localizadas em altitudes mais elevadas e com baixas temperaturas (cerca de 10°C), diferentemente do ambiente no qual as cavernas do nordeste do Brasil estão inseridas, caracterizadas por baixas altitudes e temperaturas mais altas (cerca de 25°C).

As comunidades bacterianas da caverna Monte Cristo em Diamantina, estado de Minas Gerais, foram estudadas utilizando análise metagenômica (BENDIA *et al.*, 2020), técnica que permite acessar uma maior quantidade de sequências genéticas do que o NGS. Os filos *Actinobacteria* (21,3% da comunidade bacteriana) e *Proteobacteria* (19,7%) foram dominantes nesta caverna. No entanto outros filos menos abundantes também foram observados como *Acidobacteria* (8,2%), *Bacteroidetes* (6,5%), *Firmicutes* (6,5%), *Nitrospira* (6,5%), *Chloroflexi* (4,9%), *Patescibacteria* (4,9%), *Bipolaricaulota* (3,3%), *Dadabacteria* (1,6%), *Deinococcota* (1,6%), *Methylomirabilota* (1,6%) e 6,5% das sequências foram associadas a filos ainda não classificáveis. Tal estudo demonstra a enorme biodiversidade bacteriana presente nas cavernas brasileiras e destaca uma biodiversidade que sequer foi descrita pela ciência. Os resultados também mostraram a presença de bactérias da família *Trueperaceae,* relatada pela primeira vez em ambientes cavernícolas. A família *Trueperaceae* é composta por microrganismos quimiorganotróficos conhecidos por sua resistência à radiação ionizante. Alguns dos genes encontrados nessa família bacteriana são relacionados a mecanismos de reparação de DNA, como uma resposta ao stress oxidativo e à escassez de alimento. Apesar de não haver incidência de luz UV na caverna, esses mecanismos de defesa também podem atuar em condições de alta salinidade ou dessecação, condições encontradas na caverna Monte Cristo como altos valores de condutividade elétrica devido à elevada concentração de sais.

Ecologia

Nos últimos anos, as cavernas em minério de ferro no Brasil têm atraído a atenção de pesquisadores do mundo todo, principalmente àquelas encontradas na região do Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. As cavernas dessa região estão inseridas em rochas de origem mais recente (cerca de 65 milhões de anos) conhecidas por canga, que consiste em fragmentos intemperizados de itabirito e hematita, cimentados por uma matriz de goethita, e que possui uma alta porosidade facilitando a infiltração da água na sua matriz (SCHUSTER *et al.*, 2012). A vegetação associada às cangas é caracterizada por formações herbáceo-arbustivas associadas a afloramentos rochosos ou solos geralmente rasos. As plantas dessa região parecem brotar das rochas, no entanto, elas buscam, em geral, fendas e gretas nesse perfil rochoso onde a água se acumula. Devido ao solo raso e ácido, junto com altos valores de manganês e ferro e baixa concentração de nutrientes (principalmente fósforo), as raízes das plantas dessa paisagem penetram nas fissuras da rocha e se desenvolvem na superfície das cavernas de minério de ferro, também conhecidas como raízes penetrantes, e estabelecem uma relação ecológica com os microrganismos cavernícolas.

Um estudo realizado em uma das cavernas dessa região avaliou a comunidade bacteriana associada a essas raízes penetrantes. Utilizando métodos dependente de cultivo, os pesquisadores isolaram 23 bactérias, as quais apresentaram produção do fitohormônio ácido indolilacético (AIA), cianeto de hidrogênio, enzimas amilolíticas e proteolíticas, sideróforos, solubilização do fosfato e atividade antibiótica (FELESTRINO *et al.*, 2018). Nessa relação ecológica entre plantas e microrganismos, as plantas podem fornecer um nicho único para a manutenção de várias comunidades microbianas no interior das cavernas e em contrapartida os microrganismos auxiliam na saúde e sobrevivência das plantas (agindo como promotores de crescimento, fixando nitrogênio, solubilizando fosfato, produzindo fitohormônios ou protegendo a planta contra outros patógenos).

Outro exemplo interessante foi observado em três cavernas do Quadrilátero Ferrífero (cavernas Triângulo, Piedade e VL-02), onde os pesquisadores notaram que as comunidades bacteria-

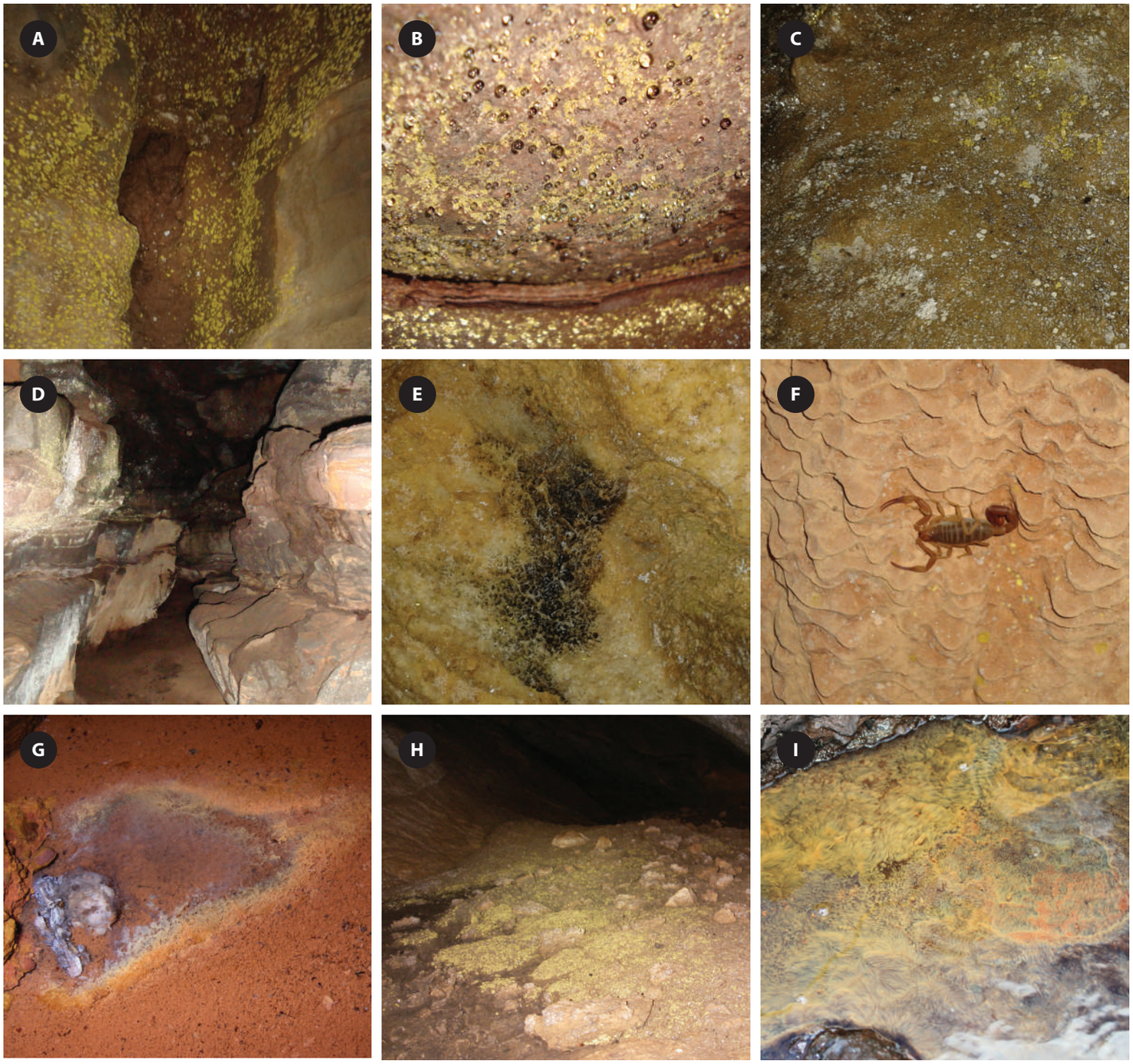


Figura 3. Colônias bacterianas na superfície rochosa: **A)** Caverna Olhos D'água, Itacarambi, Minas Gerais; **B)** Caverna Russão, Posse, Goiás; **C)** Chýnov cave, Dolní Hořice, República Tcheca; **D)** Caverna São Bernardo III, São Domingos, Goiás; **E)** Caverna do Diabo, Eldorado, São Paulo; **F)** Caverna Revolucionários, Posse, Goiás. Comunidades bacterianas no **G)** sedimento da Caverna MJ_0005, Brumadinho, Minas Gerais; biofilme microbiano **H)** na Caverna A-30, Doresópolis, Minas Gerais; **I)** em canga ferruginosa de Serra Sul, Canaã dos Carajás, Pará. Fotos: A-F (Caio Cesar P. de Paula); G-I (Robson de A. Zampaulo).

nas, além de um papel ecológico fundamental, também atuavam ativamente na formação das cavernas (PARKER *et al.*, 2018). Estas cavernas apresentaram uma composição da comunidade bacteriana semelhante às cavernas de calcário, com predominância de *Alpha-*, *Beta-* e *Gammaproteobacteria*, *Chloroflexi*, *Planctomycetales*, *Bacteroidetes* e *Acidobacteria*. No entanto, ao analisar algumas linhagens bacterianas isoladas desse ambiente, os pesquisadores observaram que as bactérias realizavam a redução do Fe (III), acarretando na remoção do Fe (II) solúvel e, consequentemente, contribuindo para a formação das cavernas de minério de ferro. Tais bactérias ficaram conhecidas como microrganismos redutores de ferro (FeRM). Diferentes táxons bacterianos dos grupos *Actinobacteria*, *Proteobacteria*, *Nitrospirae* e *Firmicutes* já foram relacionados com minério de ferro, atuando principalmente na lixiviação de minerais como óxidos e sulfetos de ferro em condições ácidas (HURTADO *et al.*, 2020). Nesse contexto, o carbono orgânico estimula a redução e dissolução de Fe (III) e atua como doador de elétron para o crescimento dos FeRMs, os quais usam óxidos de Fe (III) como aceptores de elétrons durante o seu desenvolvimento (PARKER *et al.*, 2013).

As comunidades de bactérias oxidantes de amônia (AOB) e bactérias fixadoras de nitrogênio foram o foco de outro estudo em uma caverna de arenito na Chapada da Diamantina (Gruta do Lapão). As comunidades de AOB dessa caverna eram compostas por *Nitrossomonas* e *Nitrospira*, enquanto que as fixadoras de nitrogênio pertenciam aos gêneros *Azospirillum*, *Bradyrhizobium*, *Pseudomonas* e *Anabaena* (MARQUES *et al.*, 2018). No entanto, a estrutura das comunidades bacterianas diferiu nas zonas cavernícolas, tendo maior diversidade de AOB e bactérias fixadoras de nitrogênio na entrada do que na parte mais profunda da caverna. Essa maior diversidade na entrada da caverna deve-se, provavelmente, à maior demanda de energia requerida para essas vias metabólicas (oxidação da amônia e fixação do nitrogênio). O interior da caverna é um ambiente oligotrófico quando comparado com o ambiente externo e com a entrada da caverna e, portanto, a menor quantidade de microrganismos relacionados a essas funções ecológicas podem ser explicadas pela baixa atividade metabólica dessa comunidade.

Diferentes fatores ambientais podem influenciar a estrutura e a composição das comunidades microbianas, sejam estes fatores físicos, químicos ou biológicos. No estudo citado anteriormente na Gruta do Lapão, os pesquisadores observaram uma variação no perfil bacteriano entre duas cavernas (Gruta do Lapão e Gruta Manoel Ioiô) de diferentes litologias (arenito e calcário). Nesse caso, a composição química das cavernas pode influenciar o estabelecimento de alguns grupos bacterianos, pois cavernas de calcário possuem altas concentrações de magnésio e cálcio, enquanto que as cavernas em arenito possuem altas concentrações de sílica e alumínio. Bactérias em sedimentos cársticos são mais limitadas por carbono e fósforo do que por nitrogênio e, portanto, pode-se presumir que as fontes de nitrogênio nos sedimentos das cavernas podem enriquecer favoravelmente certos táxons dominantes, diminuindo assim a riqueza geral de espécies na comunidade bacteriana (CHEN *et al.*, 2019). Outro estudo realizado na caverna Heshang, China, mostrou que o carbono orgânico total e pH foram os principais fatores ambientais para determinar a estrutura das comunidades bacterianas (YUN *et al.*, 2016). Os pesquisadores também fizeram uma excelente análise sobre as mudanças nas condições ambientais em relação ao aumento da chuva ácida na região e como esse cenário afeta as comunidades bacterianas das cavernas. O pH é um fator importante no controle da taxa de decomposição da matéria orgânica pela microbiota e o estado alcalino dos solos cársticos e habitats relacionados mantém uma taxa de decomposição mais baixa da matéria orgânica, condição propícia para as comunidades bacterianas nas cavernas. A acidificação do solo superficial e a penetração de fluidos ácidos em maiores profundidades dentro de um sistema cárstico, devido ao aumento na quantidade de precipitação e chuva ácida, podem aumentar notavelmente a decomposição da matéria orgânica pela ação microbiana. Portanto, a diminuição do pH promove um aumento na taxa de decomposição por bactérias heterotróficas, favorecendo grupos bacterianos com uma maior atividade decompositora e um rápido crescimento. Em um cenário futuro, isto resultaria em uma redução drástica da quantidade de carbono nesse ecossistema e um aumento na liberação de CO_2, interferindo não só na biodiversidade subterrânea como também na espeleogênese da caverna. Essa mesma caverna na China possibilitou que pesquisadores notassem uma variação nas comunidades bacterianas nas diferentes estações do ano, onde a temperatura foi o principal fator ambiental que afetou a estrutura da comunidade bacteriana ao longo do estudo (YUN *et al.*, 2016). Em resumo, ambos os estudos demosntraram que as mudanças climáticas podem influenciar drásticamente na dinâmica ecológica das comunidades bacterianas em ambientes cavernícolas.

ARCHAEAS

Por muito tempo acreditava-se que as archaeas estivessem presentes apenas em ambientes extremos, porém estudos posteriores demonstraram a presença desses microrganismos em uma variedade de habitats, incluindo as cavernas. As archaeas

podem ser aeróbicas, facultativamente ou estritamente anaeróbicas, quimiolitotróficas, quimioheterotróficas, acidofílicas, termofílicas ou halofílicas (HORIKOSHI; GRANT, 1998). Pouco se sabe ainda sobre a ocorrência de archaeas em sistemas subterrâneos. As archaeas foram descritas pela primeira vez no ambiente subterrâneo na Lechuguilla Cave, Estados Unidos (NORTHUP *et al.*, 2003). Desde então pesquisas baseadas em técnicas moleculares são realizadas para analisar a diversidade de archaeas em cavernas, como ocorreu nas amostras de água da Movile Cave (Romênia) (CHEN *et al.*, 2009), no sedimento da Wind Cave (Estados Unidos) (CHELIUS; MOORE, 2004) e na Grotta del Fiume (Itália), cavernas com substratos extremamente ácidos (pH 0-1) e que possuem cerca de 40% da comunidade microbiana dos esnotites composta por archaeas do gênero *Ferroplasma*, organismos que preferem pH baixo e oxidam enxofre e ferro (JARREL *et al.*, 2011; MACALADY *et al.*, 2007).

Diversidade

Apesar de poucos estudos publicados, as archaeas também são encontradas nas cavernas brasileiras. Na Gruta Manuel Ioiô a comunidade de archaeas é composta pelos filos *Crenarchaeota* e *Euryarchaeota*, os quais mostraram um metabolismo mais lento em relação aos outros microrganismos, o que acarreta em uma resposta mais tardia às mudanças ambientais (MARQUES *et al.*, 2017). Porém, essa comunidade também apresentou uma grande resiliência após uma mudança ambiental ao retornar ao seu estado natural de composição. Na caverna Monte Cristo foram encontradas archaeas pertencentes ao filo *Thaumarchaeota* (BENDIA *et al.*, 2020), e pesquisas realizadas na caverna Terra Ronca I (Goiás) mostraram pela primeira vez a dominância de archaeas do filo *Haloarchaea* em um ambiente subterrâneo (PAULA, 2018). De modo geral *Thaumarchaeota*, *Crenarchaeota* e *Euryarchaeota* são os filos mais recorrentes em ambientes cavernícolas. Muitos estudos têm destacado a grande porcentagem de sequências genéticas obtidas para o domínio *Archaea* que não podem ser identificadas nas bases de dados disponíveis, chegando até 50% de táxons presentes na comunidade microbiana que não são identificados (BORSODI *et al.*, 2018). Esse dado evidencia que as bases de dados precisam ser supridas com mais informações genéticas sobre as archaeas, porém devido às dificuldades de cultivo destes organismos no laboratório, pouco se sabe sobre as vias metabólicas utilizadas por esse grupo e poucas espécies são descritas na literatura científica.

Ecologia

O grupo *Thaumarchaeota* são microrganismos muito pequenos (até 100 vezes menor do que uma célula bacteriana), com uma taxa de crescimento lenta e grande resistência ao estresse energético, tornando os organismos desse grupo bons competidores sob extrema limitação de nutrientes. Essa pode ser uma das razões pela alta recorrência desse grupo de archaeas em ambientes cavernícolas (BROCHIER-ARMANET *et al.*, 2012; HERSHEY; BARTON, 2018). Esses microrganismos desempenham um papel importante na nitrificação, realizando a oxidação do nitrogênio (NH_3 / NH_4^+) para gerar energia. Para competir com as bactérias pelo NH_3 disponível, as *Thaumarchaeotas* possuem mecanismos de transporte com alta afinidade, tornando-os mais adaptados ao baixo nível de nitrogênio encontrado nas cavernas e fornecendo-lhes uma estratégia de crescimento alternativa em um ambiente onde a competição por outros recursos é alta (BROCHIER-ARMANEt *et al.*, 2012). Em cavernas com pH extremamente baixos, onde todo NH_3 disponível seria ionizado em NH_4^+, algumas *Thaumarchaeotas* são capazes de usar ureia por meio das ureases intracelulares. As archaeas são conhecidas por realizar um papel importante na dinâmica energética de ambientes cavernícolas, participando ativamente na nitrificação aeróbica. A maioria desses organismos também podem metabolizar enxofre e são os únicos conhecidos por realizar processos de metanogênese e oxidação anaeróbica do metano (CAVICCHIOLI, 2011), sugerindo uma associação sintrópica com outros microrganismos e mostrando uma cooperação metabólica mais complexa (DESAI *et al.*, 2013).

Estudos têm mostrado que a população de archaeas pode ser dominante em locais onde a concentração de carbono e nitrogênio são limitadas e com altas concentrações de fosfato, sulfato e amônia. O ambiente subterrâneo apresenta, em geral, uma maior abundância de archaeas do que outros ecossistemas superficiais. Na Lechuguilla Cave (Estados Unidos), por exemplo, a porcentagem de archaeas nas regiões mais profundas da caverna chegou a 86%, região desse sistema subterrâneo onde a concentração de nitrogênio disponível é mais limitante (RAJI *et al.*, 2019). Já na Gruta do Lapão (caverna de calcário) e Gruta Manoel Ioiô (caverna de arenito) diferentes perfis das comunidades de archaeas foram observados entre as diferentes litologias, com uma maior diversidade na caverna de arenito e dominância de poucos táxons na caverna de calcário (MARQUES *et al.*, 2018). A maior riqueza na caverna de arenito está provavelmente relacionada ao pH ácido da caverna, que é comumente mais adequado para este grupo microbiano. A dominância das archaeas sob condições de nutrição limitantes pode ser atribuída à sua adaptação ao estresse energético crônico e este pode ser um fator primário na diferenciação da ecologia bacteriana da ecologia das archaeas (JARREL *et al.*, 2011).

FUNGOS

Características ambientais das cavernas, como pouca variação na temperatura e elevada umidade relativa do ar, são alguns dos principais fatores que tornam este ambiente muito favorável à colonização por fungos (Figura 4). A viabilidade dos esporos dos fungos por longos períodos de tempo também torna esses organismos aptos a sobreviverem nesse ambiente com escassez de nutrientes. Humboldt publicou o primeiro estudo sobre a presença de fungos em cavernas em 1794, conforme descrito em Dobat (1967), e o primeiro relato do papel ecológico dos fungos em cavernas foi feito por Megušar (1914). Mais de 1.150 espécies de fungos, distribuídos em 550 gêneros, já foram observadas em cavernas do mundo todo (ZHANG *et al.*, 2018). A maior parte dos estudos publicados sobre a comunidade de fungos em cavernas utilizaram métodos de isolamento e cultivo (VANDERWOLF *et al.*, 2013), limitando o conhecimento da real diversidade presente nesse ambiente, bem como a exploração das funções ecológicas desempenhadas por esses microrganismos. A maioria dos fungos não são cultiváveis em laboratório, especialmente fungos que colonizam rochas e apresentam baixa atividade metabólica (MAN *et al.*, 2018). Estratégias de isolamento como seleção de diferentes meios de cultivo, tempo de incubação e temperatura podem afetar significativamente os resultados de estudos micológicos em cavernas devido aos diferentes requisitos fisiológicos presentes nos diferentes táxons de fungos (MAN *et al.*, 2015). Normalmente, mais de 30 dias são necessários para os fungos de crescimento lento formarem colônias visíveis devido às suas baixas taxas metabólicas ou devido ao baixo número de células presentes no substrato. Uma alternativa é usar métodos moleculares para acessar de forma mais ampla e profunda toda a comunidade micológica. Na caverna Heshang (China), métodos moleculares possibilitaram detectar uma maior diversidade de fungos em comparação com métodos dependente de cultivo utilizados em um estudo anterior, indicando que a diversidade micológica da caverna havia sido subestimada até então (MAN *et al.*, 2015, 2018).

Diversidade

Seguindo o mesmo padrão mundial, em que os estudos das comunidades de procariotos em cavernas são mais frequentes, as pesquisas acerca das comunidades de fungos nas cavernas do Brasil são ainda escassas. A maior parte desses estudos utilizaram métodos de cultivo e observaram táxons que frequentemente estão presentes em cavernas de diferentes regiões do globo (FONSECA *et al.*, 2019; MELO *et al.*, 2013; PAULA *et al.*, 2016; TAYLOR *et al.*, 2013, 2014). A caverna Lapa Nova (Minas Gerais), por exemplo, apresentou 43 espécies de fungos distribuídos em 12 gêneros: *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Eurotium*, *Fusarium*, *Mucor*, *Emericella*, *Gliocladium*, *Paecilomyces*, *Purpureocillium*, *Rhizopus* e *Trichoderma* (TAYLOR *et al.*, 2013). Um relato interessante das cavernas do Quadrilátero Ferrífero mostrou que o fungo *Sagenomella stratispora* pode estar relacionado com a oxidação do ferro, processo também observado nas comunidades bacterianas. Enquanto as bactérias oxidam o ferro usando-o como um doador de elétrons, os fungos realizam a deposição do ferro como um processo de desintoxicação extracelular. Dentre os estudos realizados em cavernas brasileiras, apenas uma pesquisa realizada no Parque Estadual de Terra Ronca (PeTER) utilizou, até o momento, o método NGS para avaliar a diversidade de fungos nas cavernas da região (PAULA, 2018). As cavernas do PeTER apresentaram nove filos fúngicos (*Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Chytridiomycota*, *Entomophthoromycota*, *Glomeromycota*, *Mortierellomycota*, *Mucoromycota*, *Olpidiomycota* e *Rozellomycota*) e os táxons mais abundantes pertenciam às classes *Sordariomicetes*, *Eurotiomicetes*, *Dothideomycetes* e *Saccharomycetes*. Cerca de 18% das sequências genéticas presentes nas comunidades fúngicas dessas cavernas não foram identificadas taxonomicamente na base de dados UNITE https://unite.ut.ee/. Essa alta porcentagem de táxons não identificados no ambiente cavernícola destaca esse ecossistema como um potencial *hot spot* para novas espécies de fungos, como foi observado em uma pesquisa realizada na Gruta do Catão (BA), local em que foi isolado um fungo pertencente a um possível novo clado dentro do gênero *Aspergillus* (PAULA *et al.*, 2019). Em geral, *Ascomycota* é o filo dominante em cavernas, seguido por *Basidiomycota*, *Zygomycota*, *Chytridiomycota*, *Rozellomycota* e *Glomeromycota* (MAN *et al.*, 2018). Normalmente, *Ascomycota* é o filo mais abundante em cavernas devido às estratégias mais eficientes desse grupo na colonização de ambientes com limitação de nutrientes. Alguns gêneros desse filo são frequentemente detectados em cavernas, como *Penicillium* e *Aspergillus*, pois são capazes de degradar rochas e solubilizar minerais (STERFLINGER, 2000). As condições oligotróficas do ambiente subterrâneo não favorecem fungos do filo *Basidiomycota*, que necessitam de substratos ricos em matéria orgânica, e *Zygomycota*, que demandam mais energia devido a sua alta taxa de crescimento e alta produção de esporos (MAN *et al.*, 2018).

Colonização

Os esporos dos fungos podem ser transportados pela caverna por organismos como invertebrados, morcegos, roedores, atividades humanas ou fatores ambientais como, por exemplo,

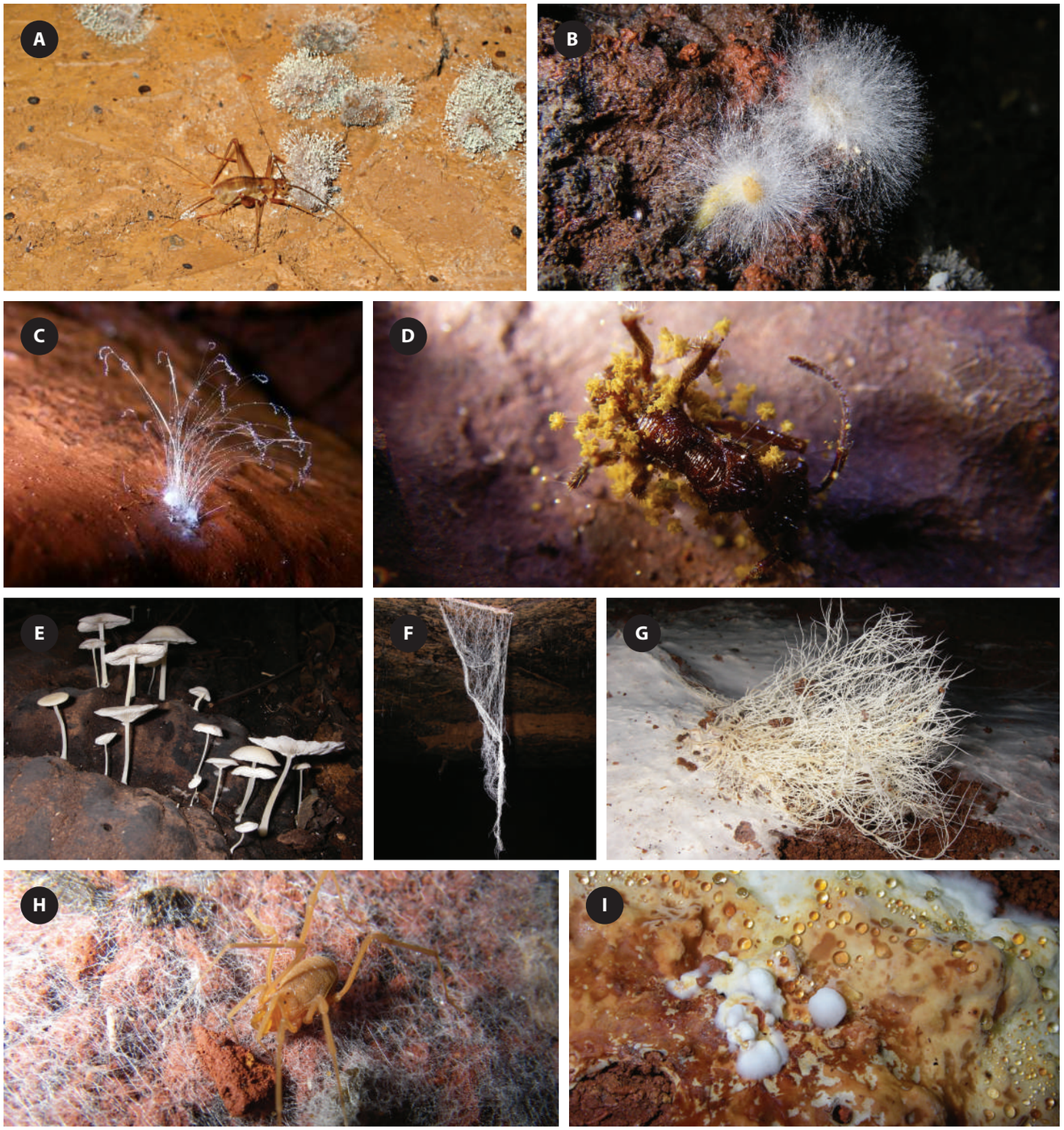


Figura 4. Fungos colonizando diferentes substratos em: **A)** Caverna do Brega, Pains, Minas Gerais; **B)** Caverna MJ_0005, Brumadinho, Minas Gerais; **C)** Caverna CPMT_0016, Nova Lima, Minas Gerais; **D)** Fungo entomopatogênico parasitando artrópode (Pselaphinae) na caverna GEM 1195, Parauapebas, Pará; **E)** Caverna 44L, Prudente de Morais, Minas Gerais; **F)** Caverna Morena, Cordisburgo, Minas Gerais; **G)** Caverna SERR_0014, Nova Lima, Minas Gerais; **H)** Caverna RM_0038, Nova Lima, Minas Gerais; **I)** Cavernas RF_0071, Barão de Cocais, Minas Gerais. Fotos: A (Xavier Prous); B-I (Robson de A. Zampaulo).

qualquer fluxo de água dentro de uma caverna (RAWAT *et al.*, 2017). Estruturas reprodutivas de fungos do gênero *Basidiobolus* foram identificadas no exoesqueleto de centopeias (família *Geophilidae*) nas cavernas do sudeste do Brasil (FONSECA *et al.*, 2019). O fungo usa a superfície do exoesqueleto da centopeia como suporte para a estrutura reprodutiva assexuada e com o propósito de dispersar seus esporos enquanto o animal se locomove pelo ambiente. As correntes de ar que entram e circulam dentro das cavernas também podem ser um importante meio de carrear esporos do ambiente externo para o ambiente subterrâneo. Portanto o estudo da estrutura da caverna e do fluxo de ar é importante para determinar a origem da comunidade fúngica de uma caverna. Wang *et al.* (2010) relataram uma maior abundância e diversidade de fungos no verão em comparação com o inverno em Mogao Grottoes, China, e Docampo *et al.* (2011) também observaram uma correlação positiva entre os períodos de chuva e as altas concentrações de esporos presentes no ar dentro da caverna Nerja, Espanha. Esses estudos destacam como a influência externa, tais como sazonalidade e precipitação, pode alterar a diversidade dos fungos no interior das cavernas.

Ecologia

A maioria dos fungos em cavernas são decompositores ou parasitas, embora também possam atuar na formação de espeleotemas por meio da precipitação de minerais secundários (RAWAT *et al.*, 2017). Os fungos são os principais organismos saprofíticos nos ecossistemas cavernícolas e desempenham um papel importante na cadeia alimentar, contribuindo para a decomposição da matéria orgânica e tornando sua biomassa (esporos e micélios) fonte de alimento essencial para muitas comunidades de artrópodes, como isópodes e colêmbolas, além dos protozoários (VANDERWOLF *et al.*, 2013). Por outro lado, os fungos parasitas, como *Isaria*, *Beauveria* e *Rhachomyces,* podem utilizar a fauna cavernícola como fonte de nutrientes. Esses fungos entomopatogênicos, como são conhecidos, foram identificados nas cavernas do Parque Estadual de Terra Ronca e podem parasitar diversos invertebrados como grilos, opiliões e aranhas (PAULA, 2018). No entanto, os fungos patogênicos encontrados em cavernas que recebem mais destaque são *Histoplasma capsulatum* e *Pseudogymnoascus destructans*.

FUNGOS PATOGÊNICOS

Pseudogymnoascus destructans é um patógeno de morcegos e esse fungo pode ser encontrado em cavernas do leste do Canadá, nordeste dos Estados Unidose em muitos países europeus. Diversas espécies de morcegos podem apresentar a "Síndrome do Nariz Branco" (para mais detalhes consulte http://www.whitenosesyndrome.org/), doença causada por *P. destructans*, a qual é caracterizada por uma mudança de comportamento durante o período de hibernação e a presença de uma substância pulverulenta branca no nariz e nas membranas das asas (FRICK *et al.*, 2010). Posteriormente descobriu-se que essa substância branca era na verdade esporos do fungo *P. destructans*, o qual pode parasitar morcegos vivos, principalmente durante o período de hibernação, e utilizá-los como fonte de nutrientes (VOYRON *et al.*, 2011). Desde 2006, primeira vez que foi relatada a doença, essa infecção matou cerca de 6,7 milhões de morcegos na América do Norte e acarretou um prejuízo de até US $ 3,7 bilhões/ano nas áreas agrícolas, uma vez que os morcegos desempenham um importante papel no controle de pragas nesta região (BOYLES *et al.*, 2011), tornando-se uma das doenças mais devastadoras da vida selvagem (HERSHEY; BARTON, 2018). Apesar da grande mortalidade de morcegos na América do Norte, nenhuma mortalidade ou morbidade significativa entre os morcegos europeus foi documentada (TURNER *et al.*, 2011). Mesmo detectando a presença desse fungo nas cavernas europeias, a ausência de mortalidade de morcegos na Europa pode ser devida a diferenças ambientais em cavernas dessa região, às diferentes respostas imunes do hospedeiro e a outros aspectos da fisiologia e do comportamento ou variação na comunidade micológica ou fauna associada.

Por sua vez, *Histoplasma capsulatum*, agente causador da histoplasmose, é frequentemente encontrado em solo enriquecido com guano (fezes) de morcegos ou pássaros, tanto dentro quanto fora de cavernas, e certamente é o fungo de ambientes cavernícolas mais estudado. A histoplasmose ocorre em todo o mundo, mas é considerada endêmica no sudeste da Ásia, Índia, Austrália, África e partes da América do Sul e América do Norte (VANDERWOLF *et al.*, 2013). Embora a histoplasmose possa afetar indivíduos saudáveis, a doença tem sido frequentemente relacionada a pacientes imunocomprometidos. O estágio inicial da doença em geral é assintomático, no entanto, com uma progressão rápida as manifestações mais graves são comuns e em muitos casos letal. Diante disso, é necessário um diagnóstico preciso e rápido para garantir um tratamento eficaz (ROCHA-SILVA *et al.*, 2014). A infecção ocorre após a exposição ao *H. capsulatum* e inalação dos esporos presentes no ambiente. Os esporos inalados se instala inicialmente nos alvéolos pulmonares e causa principalmente febre, tosse e fadiga. Uma vez que o fungo tenha se estabelecido no pulmão, os esporos do fungo se transformam em células leveduriformes, caracterizando o dimorfismo desta espécie. Após o primeiro relato de histoplasmose no Brasil em 1939, o número de casos tem

aumentado significativamente, principalmente depois da década de 90. A doença tem sido detectada em todas as regiões do país, porém apenas 14% dos casos notificados são relacionados às atividades realizadas em cavernas (ALMEIDA *et al.*, 2019).

Outras espécies de fungos podem ser patogênicas em condições específicas. Esses fungos, conhecidos como oportunistas, também atingem pessoas imunocomprometidas. As infecções fúngicas oportunistas têm se tornado cada vez mais frequentes nas últimas décadas, principalmente devido ao crescente número de terapias imunossupressoras e doenças emergentes (PFALLER; DIEKEMA, 2004). O número de fungos causadores de infecções oportunistas tem aumentado nas últimas décadas, sendo que os gêneros *Aspergillus*, *Penicillium*, *Paecilomyces*, *Purpureocillium*, *Fusarium* e *Candida* têm sido frequentemente relatados como agentes patogênicos oportunistas. Alguns desses fungos oportunistas foram encontrados nas cavernas do Parque Estadual de Terra Roca, como a espécie *Aspergillus fumigatus*, principal agente etiológico da aspergilose (PAULA, 2018). Para desenvolver a aspergilose é necessário inalar uma alta carga de esporos do fungo presente no ambiente. Em pessoas saudáveis a inalação do esporo pode ser eliminada rapidamente pelo sistema imunológico ou desenvolver apenas uma fraca alergia. No entanto, em pessoas do grupo de risco a inalação dos esporos desse fungo pode acarretar em uma grave infecção pulmonar. O monitoramento periódico em cavernas para acompanhar a quantidade de esporos desses fungos oportunistas é de extrema importância, a fim de se evitar a entrada de pessoas nas cavernas em épocas com grande concentração de esporos no ar, principalmente em períodos mais secos. Sem o devido monitoramento, o uso das cavernas para fins turístico e científico pode acarretar problemas de saúde para os visitantes, pesquisadores e guias dessas cavernas. É importante ressaltar que o monitoramento deve ser considerado como uma medida preventiva que os órgãos competentes deveriam adotar para garantir a segurança sanitária das pessoas que se propõem a conhecer cavernas abertas à visitação pública.

PROTOZOÁRIOS

Os protozoários estão presentes em diferentes substratos nas cavernas, como sedimento, poças de água, rios e riachos, água de gotejamento, guano, etc. No entanto ainda existem poucos estudos sobre a estrutura e composição desse grupo em ambientes cavernícolas. Os protozoários podem adentrar as cavernas por qualquer fluxo de água ou infiltração do solo, pelas correntes de ar ou carregados pela fauna cavernícola. São microrganismos heterotróficos que participam do processo de decomposição da matéria orgânica e podem estar associados aos bancos de detritos. Alguns grupos são bacterívoros e extremamente importantes para o controle da população bacteriana, enquanto outros protozoários são parasitas de vertebrados e invertebrados que vivem nas cavernas.

Diversidade

Alguns registros têm destacado a presença e diversidade desses microrganismos em cavernas, como *Paramecium multimicronucleatum* e *Spirostomum ambiguum* na Virgínia (Estados Unidos) (HOLSINGER, 1966), ou *Phacus* sp., *Paramecium* sp., *Halteria* sp., *Difflugia* sp. e *Peranema* sp. como microrganismos de vida livre na Mammoth Cave, estado do Kentucky, nos Estados Unidos (BARR, 1968). Na Cueva de Los Riscos, México, a comunidade de protozoários era composta por oito ciliados (*Aspidisca* sp., *Litonotus* sp., *Colpoda* sp., *Coleps hirtus*, *Paramecium caudatum*, *Cyclidium* sp., *Tetrahymena pyriformis* e *Vorticella* sp), três flagelados (*Entosiphon* sp., *Distigma* sp., *Peranema* sp.), uma ameba (*Vahlkampfia* sp.) e um heliozoário (*Actinophrys sol*) (SIGALA-REGALADO *et al.*, 2011).

O primeiro relato sobre a presença de protozoários em cavernas brasileiras detectou o gênero *Trypanosoma* parasitando morcegos *Phyllostomus hastatus* (BARBOSA *et al.*, 1973). Desde então alguns estudos têm relatado a presença desses microrganismos nas cavernas do Brasil (SILVA *et al.*, 2012; SIMÕES *et al.*, 2013), mas nenhum estudo aprofundado foi realizado sobre a composição e dinâmica dessas comunidades. A falta de estudos das comunidades de protozoários em cavernas brasileiras deixa uma lacuna no nosso conhecimento sobre a sua biodiversidade, funções e relações ecológicas. É de extrema importância o conhecimento desse grupo microbiano para um melhor entendimento das relações tróficas entre micro e macro organismos. Além disso, um melhor conhecimento sobre a dinâmica ecológica em cavernas envolvendo os grupos microbianos como os protozoários, é fundamental para futuros planos de manejos.

ALGAS

A redução gradual da luz no ambiente cavernícola promove um zoneamento dos organismos fototróficos de fanerófitas, pteridófitas e briófitas em áreas próximas à entrada da caverna, para algas e cianobactérias na zona de penumbra (Figura 5). Fototróficos microscópicos, especialmente as algas, podem colonizar não só os corpos d'água, como rios, riachos e poças d'água, como também as superfícies rochosas na zona de entrada e penumbra.

Figura 5. Comunidade fototrófica (algas, cianobactérias e briófitas) na zona de entrada e penumbra das cavernas: **A)** Terra Ronca II, São Domingos, Goiás; **B)** Angélica, São Domingos, Goiás; **C)** e **F)** Caverna Santana, Iporanga, São Paulo; **D)** Caverna BRU_0041, São Gonçalo do Rio Abaixo, Minas Gerais; **H)** Caverna do Diabo, Eldorado, São Paulo; **I)** Gruta do Sobradinho, São Thomé das Letras, Minas Gerais. A lampeflora é comum em cavernas que possuem iluminação artificial, como em: **E)** Caverna do Diabo, Eldorado, São Paulo; **G)** Lamprechtshöhle, Salzburg, Áustria. Fotos: A-C, E-I (Caio Cesar P. de Paula); D (Robson de A. Zampaulo).

Diversidade

Os principais grupos de algas encontrados em cavernas são *Chlorophyta* (algas verdes), *Chrysophyta*, *Bacillariophyta* (diatomáceas) e *Xanthophyta*, sendo que alguns estudos também relatam a presença de *Charophyta*, *Ochrophyta* e *Rhodophyta* (VAN VUUREN *et al.*, 2019). Muitas vezes é notável um zoneamento dos grupos de algas ao longo de uma caverna, como uma maior diversidade de diatomáceas em relação às algas verdes em partes mais distantes da entrada da caverna, enquanto que a população de *Xanthophyta* diminui gradualmente com o distanciamento da zona de entrada (VINOGRADOVA *et al.*, 2009). Estudos realizados no Brasil relatam a presença de algas em áreas cavernícolas com incidência de luz solar, colonizando o ambiente aquático e a superfície rochosa (PROUS *et al.*, 2015; SCHEFFLER *et al.*, 2019). Apesar dos relatos citados anteriormente, apenas um estudo publicado apresenta uma lista de espécies de algas encontradas na caverna Lagoa Misteriosa, no estado do Mato Grosso do Sul (SCHEFFLER *et al.*, 2019). Essa cavidade submersa possui uma floração de algas durante a estação seca, predominantemente composta por *Aulacoseira* sp., *Coelastrum* sp. e *Tetrastrum triangulare*. Durante a estação chuvosa, com menor turbidez da água e menor densidade de fitoplâncton, a predominância de *Aulacoseira* sp. permanece, entretanto, os gêneros *Peridinium* e *Oscillatoria* também podem ser encontrados neste período. A predominância de *Aulacoseira* sp., nessa comunidade, pode ser explicada pela sua tolerância a alta turbidez, como ocorre na estação seca, e com baixa alcalinidade (pH entre 7 e 8,5), condições encontradas nessa cavidade. Após uma série cronológica acompanhando os eventos de floração de algas nessa cavidade, os pesquisadores destacaram os principais gêneros responsáveis pelo aumento da turbidez da água, como *Aulacoseira*, *Tetrastrum*, *Peridinium*, *Oscillatoria*, *Coleastrum*, *Closterium* e *Euastrum*.

Interferência Humana

As cavernas são locais com elevado valor patrimonial por suas características naturais e culturais (pinturas e gravuras pré-históricas). Muitas dessas cavernas já foram modificadas a fim de facilitar as atividades turísticas e todas as alterações acarretam perturbações nos parâmetros microclimáticos e nas comunidades biológicas preexistentes. Em cavernas equipadas com iluminação artificial, é possível observar a colonização das áreas iluminadas por algas e cianobactérias e, em muitos casos, briófitas e samambaias também podem ser encontradas (Figura 5). Essa comunidade, denominada lampenflora, é composta principalmente por algas terrestres aerófitas de rápida reprodução e possui uma menor diversidade do que as comunidades fototróficas presentes na entrada das cavernas. A concentração de clorofila nas áreas colonizadas pela lampenflora é quase o dobro em relação às áreas colonizadas pelas algas na zona de entrada (MULEC *et al.*, 2008). Temperaturas mais elevadas ao redor dos pontos de iluminação artificial estimulam o rápido crescimento das algas, as quais podem colonizar esses ambientes mesmo com 1 mmol fóton/m^2/s ou menos (ENGEL *et al.*, 2010). Algumas dessas algas também podem facilmente adotar vias metabólicas fotoheterotróficas ou totalmente heterotróficas, ao invés do metabolismo fotoautotrófico, devido à ausência ou quantidade insuficiente de luz. A lampenflora pode ser observada em diversas cavernas do Brasil que possuem sistema de iluminação interna, como a Caverna do Diabo, no estado de São Paulo.

Essa comunidade invasora, consequência da interferência humana com o uso de iluminação artificial, gera muitas preocupações não só do ponto de vista ecológico, mas também em relação à preservação do patrimônio cultural. Algumas algas, assim como outros grupos microbianos, estão envolvidas no processo de deterioração físico-química da superfície rochosa, como a excreção de ácidos. Ao mesmo tempo, a lampenflora pode ser uma ameaça a pinturas pré-históricas, pois a proliferação de algas e cianobactérias pode recobrir esses registros históricos com uma biomassa microbiana e/ou causar a deterioração dessas pinturas em um processo de despigmentação da superfície rochosa. Um dos exemplos mais conhecidos ocorreu na Lascaux Cave (Dordogne, França), que foi fechada ao público em 1963 devido à proliferação de microrganismos fotossintéticos que ameaçavam pinturas pré-históricas únicas de 17 mil anos. Esse *bloom* de algas e cianobactérias ficou conhecido como "doença verde" e o fenômeno foi atribuído à alteração do ambiente cavernícola devido à exploração turística excessiva, induzindo mudanças radicais entre os fatores bióticos e abióticos desse ecossistema (BORDERIE *et al.*, 2015).

Diante da proliferação da lampenflora em algumas cavernas turísticas, alguns métodos físicos e químicos foram testados a fim de remover estas comunidades do ambiente cavernícola. Dentre os processos físicos, estão a remoção direta da biomassa verde e o uso de água em alta pressão. Esses métodos não se mostraram efetivos, pois com sua aplicação a biomassa da lampenflora pode ser dispersada mais facilmente por toda a caverna e danificar estruturas frágeis dos espeleotemas (MULEC; KOSI, 2009). Alguns agentes químicos já foram propostos para eliminar a lampenflora, como o uso de formaldeído (CH_2O), herbicidas como simazina e atrazina, hipoclorito de sódio (NaClO) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2). Apesar desses agentes químicos serem eficientes na remoção da lampenflora, outro problema é criado devido à contaminação do ambiente subterrâneo pelos

resíduos químicos. O método menos agressivo e recomendado é o uso de diodos emissores de luz, conhecidos como lâmpadas de LED, os quais emitem um comprimento de onda de 595 nm que corresponde a uma porção do espectro de luz menos ativa para o processo fotossintético. O uso de sensores de presença nas passarelas, a fim de controlar e reduzir o tempo de iluminação, em conjunto com uma boa gestão da capacidade limitante de visitas das cavernas, também podem ser meios mais efetivos e menos danosos para buscar a redução dos impactos causados pela lampenflora no ambiente cavernícola (BORDERIE *et al.*, 2015).

Relevância dos microrganismos em cavernas

Diante do exposto acima, é notável a grande diversidade microbiana nos ambientes cavernícolas. Os estudos das comunidades microbianas em cavernas revelam uma grande biodiversidade, o que, de certa forma, pode ser considerado um paradoxo para os princípios ecológicos de exclusão competitiva, o qual determina que duas espécies não podem coexistir se utilizarem a mesma fonte de nutrientes, que neste caso é limitante. No entanto, devido à limitação de nutrientes, os quais geralmente estão presentes como compostos quimicamente complexos, as atividades metabólicas necessárias para o crescimento dos microrganismos requerem altos valores energéticos (BARTON; JURADO, 2007). Ao invés de competir por nutrientes, os microrganismos podem utilizar uma estratégia para superar essa limitação energética que é a formação de diferentes tipos de biofilmes (com diferentes grupos microbianos), onde ocorre cooperação entre os microrganismos ou apresentam até mesmo relações mutualísticas. Essas interações, por exemplo, podem explicar a dificuldade de cultivar os microrganismos cavernícolas em condições laboratoriais, já que o crescimento de algumas linhagens depende de interações interespecíficas.

Toda essa comunidade microbiana nas cavernas está envolvida na rede trófica desse ambiente por meio de processos autotróficos ou heterotróficos. Dois tipos de cadeias alimentares podem ser encontradas nas áreas afóticas das cavernas, as detritívoras (dependente de matéria orgânica de origem animal ou vegetal) e aquelas baseadas em bactérias quimioautotróficas. Esse tipo de relação trófica contrasta com as cadeias alimentares em ambientes superficiais que são suportadas por produtores primários fotoautotróficos. Essa rede trófica suportada pelos fotoautotróficos está presente em zonas cavernícolas com incidência direta ou indireta de luz, como a entrada e a zona de penumbra. No entanto, a descoberta das clorofilas Chl*f* e Chl*d* mostrou que algas e cianobactérias (como *Leptolyngbya*) podem utilizar a radiação infravermelha (700-780 nm) para realizar fotossíntese em cavernas (BEHRENDT *et al.*, 2020). Surpreendentemente, as partes mais profundas das cavernas ainda possuem radiação infravermelha, consequência da refletância de comprimentos de onda específicos de alguns componentes da superfície rochosa, como o calcário. A concentração de Chl*f* e Chl*d* é favorecida em ambientes com baixa luminosidade ou sem luz e que ainda recebem radiação infravermelha. Isto possibilita a coexistência de alguns microrganismos, como algas endolíticas e determinados grupos de cianobactérias, no mesmo nicho que grupos microbianos detritívoros e de rápido crescimento. No entanto, pesquisas futuras são necessárias para avaliar e discutir o papel desses microrganismos fotoautotróficos nas regiões mais profundas das cavernas, seus padrões de distribuição e os mecanismos adaptativos para sobreviver nessas condições.

As cadeias alimentares baseadas em detritos é uma relação trófica encontrada em todos os ambientes cavernícolas. Essa relação trófica possibilita que a matéria orgânica recalcitrante, carreada para o ambiente subterrâneo, seja decomposta em compostos orgânicos menos complexos e disponibilizados para outros organismos. Ao mesmo tempo, a biomassa microbiana que assimila os compostos durante o processo de decomposição é uma importante fonte de nutrientes para colêmbolas, isópodas, milípedes, protozoários, entre outros organismos (PAULA *et al.*, 2020). Por sua vez, cavernas com redes tróficas baseadas em quimioautotrofia são sustentadas por microrganismos que adquirem energia por meio da oxidação de compostos inorgânicos, incluindo sulfeto (ENGEL *et al.*, 2010), metano (BENDIA *et al.*, 2020), amônio (MARQUES *et al.*, 2018), ferro (PARKER *et al.*, 2018) e manganês (NORTHUP *et al.*, 2003). O uso da análise metagenômica nas Kartchner Caves identificou mais de 365 mil fragmentos de genes nas populações microbianas e demonstrou a grande parcela de genes envolvidos na fixação quimioautotrófica de CO_2 (ORTIZ *et al.*, 2014). Essa energia obtida via quimioautotrofia é então usada para transformar o dióxido de carbono ou bicarbonato em biomassa microbiana que suporta a produtividade primária do ecossistema e sustenta a rede trófica da caverna.

Além da relação trófica existente entre os microrganismos e a fauna cavernícola, a comunidade microbiana possui um papel fundamental na ciclagem de nutrientes por meio da decomposição dos detritos. Um estudo realizado nas cavernas do Parque Estadual de Terra Ronca (GO) demonstrou como as comunidades microbianas influenciam diretamente na disponibilidade de nutrientes. A redução da biomassa microbiana resulta em uma maior mineralização de nutrientes e o aumento da biomas-

sa microbiana indica maior imobilização de nutrientes (PAULA *et al.*, 2020). Portanto, a dinâmica da biomassa microbiana no ambiente cavernícola pode ser um parâmetro útil para indicar a condição trófica daquele ecossistema, ou seja, monitorar o quão limitante aquele ambiente está em relação à disponibilidade de nutrientes.

Outro aspecto importante está relacionado à formação das cavernas, ou espeleogênese, que pode ocorrer por diferentes processos, entre eles a dissolução química das rochas. No entanto, já se sabe que as comunidades microbianas também possuem um papel importante na espeleogênese, seja liberando alguns ácidos que atuam no processo de dissolução química ou reduzindo minérios como o ferro, como descrito anteriormente sobre as cavernas do Quadrilátero Ferrífero (PARKER *et al.*, 2018). Ao interagir com os minerais os microrganismos desempenham um papel importante na formação das cavernas, participando na formação de estruturas como estalactites, estalagmites e acúmulo de óxidos metálicos por atividade microbiana. Alguns microrganismos precipitam $CaCO_3$ na superfície de suas células, contribuindo para a formação de calcário. Como descrito anteriormente, as pinturas paleolíticas presentes no ambiente subterrâneo também estão sujeitas à colonização e atividade microbiana, o que também representa uma ameaça às pinturas rupestres nestes ambientes. A despigmentação ou a deterioração da superfície rochosa onde essas pinturas se encontram são processos que danificam esses registros históricos. Por este motivo, muitos pesquisadores concentram os seus esforços em caracterizar as comunidades microbianas naturais desses ambientes, a fim de se desenvolver métodos efetivos e eficientes para preservar a biodiversidade natural e prevenir a colonização por microrganismos invasores, principais agentes que ameaçam a preservação dos registros arqueológicos.

O estudo da microbiota cavernícola também possui grande importância para o avanço da astrobiologia na busca de vida em outros planetas. A exploração de Marte, por exemplo, é uma das perspectivas futuras mais promissoras na área espacial e as condições ambientais de algumas áreas de Marte são muito semelhantes às condições de algumas cavernas, como alto pH, alta concentração de minerais e CO_2 e a baixa concentração de compostos orgânicos. Com o descobrimento de cavernas em Marte, a busca por bioassinaturas abriu novas perspectivas para o refúgio da vida no planeta vermelho (LÉVEILLÉ; DATTA, 2010). Uma outra descoberta no planeta Vênus relatou a alta concentração de fosfina na sua atmosfera (GREAVES *et al.*, 2020). A fosfina pode ser produzida por microrganismos anaeróbicos em condições extremas como nos pântanos e ambientes subterrâneos. Portanto, podemos encontrar microrganismos que possuem essa via metabólica nos nossos ecossistemas. A temperatura na atmosfera de Vênus é em torno de 50°C, e para explicar uma possível origem biológica da fosfina em Vênus, os pesquisadores têm concentrado suas buscas por microrganismos produtores de fosfina em ambientes que possuem essa faixa de temperatura. Outros estudos têm demonstrado uma gama de microrganismos em cavernas que possuem um metabolismo singular em condições extremas. Um estudo realizado na caverna Monte Cristo (MG) mostrou que a oxidação anaeróbica do metano era realizada pelo microrganismo *Methylomirabilis* sp. (BENDIA *et al.*, 2020). Esta descoberta pode ser um modelo promissor para buscar sinais de vidas em outros planetas e que reúne dois aspectos importantes que podem ser elementos chave para a presença de vida fora da Terra: consumo de metano por microrganismos em condições anaeróbicas e a sua ocorrência no ambiente subterrâneo.

Por fim, o ambiente subterrâneo possui uma grande biodiversidade ainda não explorada. Todos os anos novas espécies de microrganismos são descritas em ambientes cavernícolas, muitas das quais com enorme potencial biotecnológico (ZADA *et al.*, 2021). A descoberta de novas espécies microbianas nesse ambiente possibilita a busca por novas vias metabólicas e por novos subprodutos como enzimas, antibióticos, antioxidantes, entre outros compostos. Uma nova espécie de *Aspergillus* isolada na Gruta do Catão mostrou uma elevada atividade celulolítica com uma menor produção proteica, o que demonstra a maior eficiência dessa classe enzimática (PAULA *et al.*, 2019). Em cavernas do Quadrilátero Ferrífero os microrganismos mostraram resistência a compostos antifúngicos e aumento na atividade enzimática de peroxidases e superóxido-dismutase (TAYLOR *et al.*, 2017). A produção de ácido gálico e a atividade antioxidante também já foram registradas para microrganismos isolados em cavernas brasileiras (TAVARES *et al.*, 2018), enquanto a produção de compostos antimicrobianos por microrganismos em cavernas é relatada frequentemente, principalmente em bactérias do grupo *Actinobacteria* (GHOSH *et al.*, 2017).

Apesar dos esforços em diversas áreas da ciência para caracterizar os microrganismos no ambiente subterrâneo, a legislação brasileira não cita em nenhum dos seus regulamentos o uso de estudos e pesquisas microbianas como uma ferramenta para auxiliar o monitoramento, o uso e a conservação de cavernas. Mesmo diante de diversos estudos demonstrando a importância ambiental e econômica das comunidades microbianas em cavernas, o investimento em pesquisas que abrangem o escopo da microbiologia subterrânea tem sido escasso e negligenciado. Se os microrganismos em cavernas fossem percebidos como organismos chave para a manutenção e a preservação do ambien-

te subterrâneo e fundamentais para a manutenção de serviços ecossistêmicos para a sociedade ou fossem vistos como uma gama de possibilidades para um novo tratamento de doenças letais, ou ainda, como uma possível fonte de enzimas e biomoléculas para a indústria nacional, então, os governos, os orgãos ambientais e a sociedade estariam mais dispostos a discutir a conservação e o manejo de comunidades microbianas nesses ambientes. A maneira mais simples de começar a discutir a importância dos microrganismos nos ecossistemas cavernícolas é realizando mais pesquisas sobre a diversidade microbiana e seu papel funcional, além de discutir os impactos e as medidas de proteção para essas comunidades nas cavernas brasileiras. Só a partir dessas informações será compreendido o papel complexo das comunidades microbianas em cavernas e como os impactos antropogênicos nessas comunidades e, consequentemente, no funcionamento do ambiente subterrâneo, irá afetar a sociedade.

Agradecimentos

Agradeço a todos que auxiliaram na minha formação como microbiólogo e espeleólogo e que sempre contribuíram com discussões pertinentes, como a equipe do laboratório da Dra Maria Elina Bichuette, Dra. Mirna Helena Regali Seleghim, Ramiro Hilário dos Santos, guia do Parque Estadual de Terra Ronca e colegas do Biology Centre CAS. Sou grato também pelas contribuições de Robson de Almeida Zampaulo e Xavier Prous por concederem maravilhosas fotos do mundo microbiano em cavernas. Reconheço todos os esforços dos espeleólogos em manter viva a exploração e pesquisa das cavernas brasileiras e, por isso, sou grato a todos aqueles que batalham por melhorias ambientais, principalmente no que concerne à preservação destes ambientes, e por mais reconhecimento e investimento para a ciência e desenvolvimento tecnológico.

Referências

AINSWORTH, G. C. **Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi**. [*S.l.*]: Cabi, 2008.

ALMEIDA, M. A.; SILVA, F. A.; GUIMARÃES, A. J.; PAES, R. A.; OLIVEIRA, R. M. Z. The occurrence of histoplasmosis in Brazil: a systematic review. **International Journal of Infectious Diseases**, [*s.l.*], v. 86, p.147-156, 2019.

ANGERT, E. R.; NORTHUP, D. E.; REYSENBACH, A. L.; PEEK, A. S.; GOEBEL, B. M.; PACE, N. R. Molecular phylogenetic analysis of a bacterial community in Sulphur River, Parker Cave, Kentucky. **American Mineralogist**, [*s.l.*], v. 83, p.1583-1592, 1998.

BARBOSA, W.; MARTÍNS, S. P.; OLIVEIRA, R. L. Nota preliminar sobre Trypanosoma variedade hastatus isolado de Phyllostomus hastatus da caverna de fercal - DF, Brasil. **Revista de Patologia Tropical**, [*s.l.*], v. 4, n. 20, p. 367-376, 1973.

BARR, T. C. Ecological studies in the Mammoth Cave System of Kentucky. I. The Biota. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 3, n.1-2, p. 147-204, 1968.

BARTON, H. A.; JURADO, V. **What's up down there? Microbial diversity in caves**. [*S.l.: s.n.*], 2007.

BEHRENDT, L.; TRAMPE, E. L.; NORD, N. B.; NGUYEN, J.; KÜHL, M.; LONCO, D.; BARTON, H. Life in the dark: far-red absorbing cyanobacteria extend photic zones deep into terrestrial caves. **Environmental Microbiology**, [*s.l.*], v. 22, n. 3, p. 952-963, 2020.

BENDIA, A. G.; CALLEFO, F.; ARAUJO, M.; SANCHEZ, E.; TEIXEIRA, V.; VASCONCELOS, A.; GALANTE, D. Metagenome-assembled genomes from Monte Cristo Cave (Diamantina, Brazil) reveal prokaryotic lineages as functional models for life on Mars. *In*: **BIORXIV**. [*S.l.: s.n.*], 2020. Preprint.

BORDERIE, F.; ALAOUI-SOSSÉ, B.; ALEYA, L. Heritage materials and biofouling mitigation through UV-C irradiation in show caves: state-of-the-art practices and future challenges. **Environmental Science and Pollution Research**, [*s.l.*], v. 22, n. 6, p. 4144-4172, 2015.

BORSODI, A. K.; ANDA, D.; MAKK, J.; KRETT, G.; DOBOSY, P.; BÜKI, G.; MÁDL-SZŐNYI, J. Biofilm forming bacteria and archaea in thermal karst springs of Gellért Hill discharge area (Hungary). **Journal of Basic Microbiology**, [*s.l.*], v. 58, n. 11, p. 928-937, 2018.

BOYLES, J. G.; CRYAN, P. M.; MCCRACKEN, G. F.; KUNZ, T. H. Economic importance of bats in agriculture. **Science**, [*s.l.*], v. 332, p. 41-42, 2011.

BROCHIER-ARMANET, C.; GRIBALDO, S.; FORTERRE, P. Spotlight on the Thaumarchaeota. **ISME Journal**, [*s.l.*], v. 6, p. 227-230, 2012.

BROCK, T. D.; MADIGAN, M. T.; MARTINKO, J. M.; PARKER, J. **Biology of Microorganisms.** 7th ed. [*S.l.: s.n.*], 1994.

CAUMARTIN, V. Review of the microbiology of underground environments. **Bulletin of the National Speleological Society**, [*s.l.*], v. 25, p.1-14, 1963.

CAVICCHIOLI, R. Archaea - timeline of the third domain. **Nature Reviews Microbiology**, [*s.l.*], v. 9, p. 51-61, 2011.

CHAPMAN, R. L. Algae: the world's most important "plants"- an introduction. **Mitigation and Adaptation Strategies for**

Global Change, [*s.l.*], v. 18, n. 1, p. 5-12, 2013.

CHELIUS, M. K.; MOORE, J. C. Molecular phylogenetic analysis of Archaea and bacteria in Wind Cave, South Dakota. **Geomicrobiology Journal**, [*s.l.*], v. 21, p. 123-134, 2004.

CHEN, Y.; WU, L.; BODEN, R.; HILLEBRAND, A.; KUMARESAN, D.; MOUSSARD, H.; BACIU, M.; LU, Y.; COLIN MURRELL, J. Life without light: microbial diversity and evidence of sulfur- and ammonium-based chemolithotrophy in Movile Cave. **ISME Journal**, [*s.l.*], v. 3, p. 1093-1104, 2009.

CHEN, H.; LI, D.; MAO, Q.; XIAO, K.; WANG, K. Resource limitation of soil microbes in karst ecosystems. **Science of the Total Environment**, [*s.l.*], v. 650, p. 241-248, 2019.

DESAI, M. S.; ASSIG, K.; DATTAGUPTA, S. Nitrogen fixation in distinct microbial niches within a chemoautotrophy-driven cave ecosystem. **ISME Journal**, [*s.l.*], v. 7, p. 2411-2423, 2013.

DOBAT, K. Ein bisher unveroffentlichtes botanisches manuskript Alexander von Humboldts: Plantae subterranae Europ. 1794 cum Iconibus. **Akademie Der Wissenschaften und der Literatur**, [*s.l.*], v. 6, p. 16-19, 1967.

DOCAMPO, S.; MAR TRIGO, M.; RECIO, M.; MELGAR, M.; GARCIA-SANCHEZ, J.; CABEZUDO, B. Fungal spore content of the atmosphere of the Cave of Nerja (Southern Spain): Diversity and origin. **Science of the Total Environment**, [*s.l.*], v. 409, p. 835-843, 2011.

ENGEL, A. S.; MEISINGER, D. B.; PORTER, M. L.; PAYN, R. A.; SCHMID, M.; STERN, L. A.; LEE, N. M. Linking phylogenetic and functional diversity to nutrient spiraling in microbial mats from Lower Kane Cave (USA). **ISME Journal**, [*s.l.*], v. 4, n. 1, p. 98-110, 2010.

ENGEL, A. S. Microbial diversity of cave ecosystems. *In*: **GEOMICROBIOLOGY**: **molecular and environmental perspective**. [*S.l.*]: Springer Science+Business Media B.V., 2010. p. 219-238.

FELESTRINO, E. B.; VIEIRA, I. T.; CANESCHI, W. L.; CORDEIRO, I. F.; ASSIS, R. D. A. B.; LEMES, C. G. C.; Garcia, C. C. M. Biotechnological potential of plant growth-promoting bacteria from the roots and rhizospheres of endemic plants in ironstone vegetation in southeastern Brazil. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, [*s.l.*], v. 34, v. 10, p. 156, 2018.

FLEMMING, F. E.; POTEKHIN, A.; PRÖSCHOLD, T.; SCHRALLHAMMER, M. Algal diversity in Paramecium bursaria: species identification, detection of Choricystis parasitica, and assessment of the interaction specificity. **Diversity**, [*s.l.*], v. 12, n. 8, p. 287, 2020.

FONSECA, R. M. P.; PAULA, C. C. P.; BICHUETTE, M. E.; CHAGAS JUNIOR, A. First record of Amphoromorpha/Basidiobolus fungus on centipedes (Geophilomorpha, Geophilidae) from Brazilian caves. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 32, n. 61, 2019.

FORD, D.; WILLIAMS, P. Introduction to Karst. *In*: **KARST Hydrogeology and Geomorphology**. [*S.l.: s.n.*], 2007. p. 1-8.

FRICK, W. F.; POLLOCK, J. F.; HICKS, A. C.; LANGWIG, K. E.; REYNOLDS, D. S.; TURNER, G. G.;KUNZ, T. H. An emerging disease causes regional population collapse of a common North American bat species. **Science**, [*s.l.*], v. 329, n. 5992, p. 679-682, 2010.

GHOSH, S.; KUISIENE, N.; CHEEPTHAM, N. The cave microbiome as a source for drug discovery: reality or pipe dream?. **Biochemical pharmacology**, [*s.l.*], v. 134, p. 18-34, 2017.

GREAVES, J. S.; RICHARDS, A. M.; BAINS, W.; RIMMER, P. B.; SAGAWA, H.; CLEMENTS, D. L.; DRABEK-MAUNDER, E. Phosphine gas in the cloud decks of Venus. **Nature Astronomy**, [*s.l.*], p. 1-10, 2020.

HERSHEY, O. S.; BARTON, H. A. The microbial diversity of caves. *In*: **CAVE Ecology**. [*S.l.*]: Springer, 2018. p. 69-90.

HESS, W. H. The origin of nitrates in cavern earths. **The Journal of Geology**, [*s.l.*], v. 8, p. 129-134, 1900.

HOLMES, D. E.; NEVIN, K. P.; LOVLEY, D. R. Comparison of 16S rRNA, nifD, recA, gyrB, rpoB and fusA genes within the family Geobacteraceae fam. nov. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, [*s.l.*], v. 54, p. 1591-1599, 2004.

HOLSINGER, J. R. A preliminary study on the effects of organic pollution of Banners Corner Cave, Virginia. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 2, n.1-2, p. 75-89, 1966.

HORIKOSHI, K.; GRANT, W. D. (ed.). **Extremophiles: Microbial Life in Extreme Environments**. New York: John Wiley & Sons, 1998.

HOWLAND, J. L. **The Surprising Archaea.** New York: Oxford University Press, 2000.

HUG, L. A.; BAKER, B. J.; ANANTHARAMAN, K.; BROWN, C. T.; PROBST, A. J.; CASTELLE, C. J.; BANFIELD, J. F. A new view of the tree of life. **Nature Microbiology**, [*s.l.*], v. 5, p. 1-6, 2016.

HUPPOP, K. **How do cave animals cope with the food scarcity in caves? Ecosystems of the world**. [*S.l.: s.n.*], 2000. p. 159-188.

HURTADO, J.; PACHECO, S. L.; SHEEN, P.; UGARTE, D. Actinobacteria isolated from mineral ores in Peru. **Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences**, [*s.l.*], v. 9, p. 366-370, 2020.

JARRELL, K. F.; WALTERS, A. D.; BOCHIWAL, C.; BORGIA, J. M.; DICKINSON, T.; CHONG, J. P. Major players on the microbial stage: why archaea are important. **Microbiology**, [*s.l.*], v. 157, n. 4, p. 919-936, 2011.

JOHNSTON, M. D.; MUENCH, B. A.; BANKS, E. D.; BARTON, H. A. Human urine in Lechuguilla Cave: the microbiological impact and potential for bioremediation. **Journal of Cave and Karst**

Studies, [*s.l.*], v. 74, n. 3, p. 278-291, 2012.

LEE, N. M.; MEISINGER, D. B.; AUBRECHT, R.; KOVACIK, L.; SAIZ-JIMENEZ, C.; BASKAR, S.; BASKAR, R.; LIEBL, W.; PORTER, M. L.; ENGEL, A. S. Caves and Karst Environments. **Life at extremes: environments, organisms, and strategies for survival**, [*s.l.*], v. 1, p. 320, 2012.

LEINONEN, R.; SUGAWARA, H.; SHUMWAY, M. International Nucleotide Sequence Database Collaboration The sequence read archive. **Nucleic acids research**, [*s.l.*], v. 39, p. D19-D21, 2010. Supplement 1.

LÉVEILLÉ, R. J.; DATTA, S. Lava tubes and basaltic caves as astrobiological targets on Earth and Mars: a review. **Planetary and Space Science**, [*s.l.*], v. 58, n. 4, p. 592-598, 2010.

MACALADY, J. L.; JONES, D. S.; LYON, E. H. Extremely acidic, pendulous cave wall biofilms from the Frasassi Cave system, Italy. **Environmental Microbiology**, [*s.l.*], v. 9, p. 1402-1414, 2007.

MAN, B.; WANG, H.; XIANG, X.; WANG, R.; YUN, Y.; GONG, L. Phylogenetic diversity of culturable fungi in the Heshang Cave, central China. **Frontiers in Microbiology**, [*s.l.*], v. 6, p. 1158, 2015.

MAN, B.; WANG, H.; YUN, Y.; XIANG, X.; WANG, R.; DUAN, Y.; CHENG, X. Diversity of fungal communities in Heshang Cave of Central China revealed by mycobiome-sequencing. **Frontiers in Microbiology**, [*s.l.*], v. 9, p. 1400, 2018.

MARQUES, E. L. S.; DIAS, J. C. T.; SILVA, G. S.; PIROVANI, C. P.; REZENDE, R. P. Organic matter enrichment affects Archaea community in limestone cave sediments. **Journal of Cave & Karst Studies**, [*s.l.*], v. 79, n. 2, 2017.

MARQUES, E. D. L. S.; GROSS, E.; DIAS, J. C. T.; PIROVANI, C. P.; REZENDE, R. P. Ammonia oxidation (amoA) and nitrogen fixation (nifH) genes along metasandstone and limestone caves of Brazil. **Geomicrobiology Journal**, [*s.l.*], v. 35, n. 10, p. 869-878, 2018.

MARQUES, E. L.; SILVA, G. S.; DIAS, J. C.; GROSS, E.; COSTA, M. S.; REZENDE, R. P. Cave drip water-related samples as a natural environment for aromatic hydrocarbon-degrading bacteria. **Microorganisms**, [*s.l.*], v. 7, n. 2, p. 33, 2019.

MEGUŠAR, F. Oekologischen Studien an Höhlentieren. **Carniola**, [*s.l.*], v. 5, p. 63-83, 1914.

MELO, A. G.; SOUZA, P. N. C.; MAIA, N. C.; THOMAS, A. B.; SILVA, L. B. R.; BATISTA, L. R.; FERREIRA, R. L.; CARDOSO, P. G. Screening and identification of tannase-producing fungi isolated from Brazilian caves. **African Journal of Microbiology Research**, [*s.l.*], v. 7, n. 6, p. 483-487, 2013.

MOTER, A.; GÖBEL, U. B. Fluorescence in situ hybridization (FISH) for direct visualization of microorganisms. **Journal of Microbiological Methods**, [*s.l.*], v. 41, p. 85-112, 2000.

MULEC, J.; KOSI, G. Lampenflora algae and methods of growth control. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 71, p. 109-115, 2009.

MULEC, J.; KOSI, G.; VRHOVŠEK, D. Characterization of cave aerophytic algal communities and effects of irradiance levels on production of pigments. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 70, p.3-12, 2008.

NORTHUP, D. E.; BARNS, S. M.; YU, L. E.; SPILDE, M. N.; SCHELBLE, R. T.; DANO, K. E.; DAHM, C. N. Diverse microbial communities inhabiting ferromanganese deposits in Lechuguilla and Spider Caves. **Environmental Microbiology**, [*s.l.*], v. 5, n. 11, p. 1071-1086, 2003.

ORTIZ, M.; NEILSON, J. W.; NELSON, W. M.; LEGATZKI, A.; BYRNE, A.; YU, Y.; MAIER, R. M. Profiling bacterial diversity and taxonomic composition on speleothem surfaces in Kartchner Caverns, AZ. **Microbial Ecology**, [*s.l.*], v. 65, n. 2, p. 371-383, 2013.

ORTIZ, M.; LEGATZKI, A.; NEILSON, J. W.; FRYSLIE, B.; NELSON, W. M.; WING, R. A.; MAIER, R. M. Making a living while starving in the dark: metagenomic insights into the energy dynamics of a carbonate cave. **ISME Journal**, [*s.l.*], v. 8, n. 2, p. 478-491, 2014.

PARKER, C. W.; WOLF, J. A.; AULER, A. S.; BARTON, H. A.; SENKO, J. M. Microbial reducibility of Fe (III) phases associated with the genesis of iron ore caves in the Iron Quadrangle, Minas Gerais, Brazil. **Minerals**, [*s.l.*], v. 3, n. 4, p. 395-411, 2013.

PARKER, C. W.; AULER, A. S.; BARTON, M. D.; SASOWSKY, I. D.; SENKO, J. M.; BARTON, H. A. Fe (III) reducing microorganisms from iron ore caves demonstrate fermentative Fe (III) reduction and promote cave formation. **Geomicrobiology Journal**, [*s.l.*], v. 35, n. 4, p. 311-322, 2018.

PAULA, C. C. P.; MONTOYA, Q. V.; RODRIGUES, A.; BICHUETTE, M. E.; SELEGHIM, M. H. R. Terrestrial filamentous fungi from Gruta do Catão (São Desidério, Bahia, Northeastern Brazil) show high levels of cellulose degradation. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 78, n. 3, p. 208-217, 2016.

PAULA, C. C. P. **Dinâmica e diversidade das comunidades microbianas em cavernas tropicais do Brasil Central**. 2018. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2018.

PAULA, C. C. P.; MONTOYA, Q. V.; MEIRELLES, L. A.; FARINAS, C. S.; RODRIGUES, A.; SELEGHIM, M. H. High cellulolytic activities in filamentous fungi isolated from an extreme oligotrophic subterranean environment (Catão cave) in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [*s.l.*], v. 91, n. 3, 2019.

PAULA, C. C. P.; BICHUETTE, M. E.; SELEGHIM, M. H. R. Nutrient availability in tropical caves influences the dynamics of mi-

crobial biomass. **MicrobiologyOpen**, [*s.l.*], p. e1044, 2020.

PFALLER, M. A.; DIEKEMA, D. J. Rare and emerging fungal pathogens: concern for resistance beyond Candida albicans and Aspergillus fumigatus. **Journal of Clinical Microbiology**, [*s.l.*], v. 42, n. 10, p. 4419-4431, 2004.

PROUS, X.; FERREIRA, R. L.; JACOBI, C. M. The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 44, n. 2, p. 5, 2015.

QUAST, C.; PRUESSE, E.; YILMAZ, P.; GERKEN, J.; SCHWEER, T.; YARZA, P.; GLÖCKNER, F. O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. **Nucleic Acids Research**, [*s.l.*], v. 41, n. D1, p. D590-D596, 2012.

RAJI, R. O.; OYEWOLE, O. A.; IBRAHIM, O. H.; TIJANI, Y. N.; GANA, M. Microbial communities and activities in caves. **Brazilian Journal of Biological Sciences**, [*s.l.*], v. 6, n. 14, p. 557-564, 2019.

RAWAT, S.; RAUTELA, R.; JOHRI, B.N. Fungal world of cave ecosystem. *In*: **DEVELOPMENTS in fungal biology and applied mycology**. Singapore: Springer, 2017. p. 99-124.

RINKE, C.; SCHWIENTEK, P.; SCZYRBA, A.; IVANOVA, N. N, ANDERSON, I. J.; CHENG, J. F.; DODSWORTH, J. A. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter. **Nature**, [*s.l.*], v. 499, n. 7459, p. 431-437, 2013.

ROCHA-SILVA, F.; FIGUEIREDO, S. M.; SILVEIRA, T. T.; ASSUNÇÃO, C. B.; CAMPOLINA, S. S.; PENA-BARBOSA, J. P.; ZALIGIORNE, R. B. Histoplasmosis outbreak in Tamboril cave-Minas Gerais state, Brazil. **Medical Mycology Case Reports**, [*s.l.*], v. 4, p.1-4, 2014.

SCHEFFLER, S. M.; SILVA, W. M.; PELLIN, A.; DULEBA, S.; PELLIN, A. Floração de algas na Cavidade Natural Lagoa Misteriosa (MS), Jardim, MS, Brasil: uma análise integrada de dados físicoquímicos, biológicos e climatológicos. **Terra Plural**, [*s.l.*], v. 13, p. 400-420, 2019.

SCHUSTER, D. L.; FARLEY, K. A.; VASCONCELOS, P. M.; BALCO, G.; MONTEIRO, H. S.; WALTENBERG, K.; STONE, J. O. Cosmogenic He in hematite and goethite from Brazilian canga duricrust demonstrates the extreme stability of these surfaces. **Earth and Planetary Science Letters**, [*s.l.*], v. 329-330, p. 41-50, 2012.

SCOTT, W. An ecological study of the plankton of Shawnee Cave, with notes on the cave environment. **Biological Bulletin**, [*s.l.*], v. 17, p. 386-407, 1909.

SIGALA-REGALADO, I.; MAYEN-ESTRADA, R.; MORALES-MALACARA, J. B. Spatial and temporal distribution of protozoa at Cueva de los Riscos, Querétaro, México. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 73, n. 2, p. 55-62, 2011.

SILVA, M. S.; LIRIA, C. C. S.; SAMPAIO, F. A. C.; FERREIRA, R. L. Transitory aquatic taxocenosis in two Neotropical limestone caves. **Revista Brasileira de Espeleologia**, [*s.l.*], v. 1, n. 2, p. 29-41, 2012.

SIMÕES, L.; FERREIRA, T.; BICHUETTE, M. Aquatic biota of different karst habitats in epigean and subterranean systems of Central Brazil-visibility versus relevance of taxa. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 11, p. 55, 2013.

SOGIN, M. L.; MORRISON, H. G.; HUBER, J. A.; WELCH, D. M.; HUSE, S. M.; NEAL, P. R.; . HERNDL, G. J. Microbial diversity in the deep sea and the underexplored "rare biosphere". **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [*s.l.*], v. 103, n. 32, p. 12115-12120, 2006.

STEEN, A. D.; CRITS-CHRISTOPH, A.; CARINI, P.; DEANGELIS, K. M.; FIERER, N.; LLOYD, K. G.; THRASH, J. C. High proportions of bacteria and archaea across most biomes remain uncultured. **The ISME Journal**, [*s.l.*], v. 13, n. 12, p. 3126-3130, 2019.

STERFLINGER, K. Fungi as geologic agents. **Geomicrobiology Journal**, [*s.l.*], v. 17, p. 97-124, 2000.

TAVARES, D. G.; BARBOSA, B. V. L.; FERREIRA, R. L.; DUARTE, W. F.; CARDOSO, P. G. Antioxidant activity and phenolic compounds of the extract from pigment-producing fungi isolated from Brazilian caves. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, [*s.l.*], v. 16, p. 148-154, 2018.

TAYLOR, E. L.; FERREIRA, G. F.; FREITAS, G. J.; FERREIRA, R. L.; SANTOS, D. A.; RESENDE-STOIANOFF, M. A. Screening of antifungal susceptibility in cave-dwelling aspergilli and report of an amphotericin B-resistant Aspergillus flavus. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 46, n. 3, p. 5, 2017.

TAYLOR, E. L. S.; STOIANOFF, M. A. D. R.; FERREIRA, R. L. Mycological study for a management plan of a neotropical show cave (Brazil). **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 42, n. 3, p. 10, 2013.

TAYLOR, E. L. S.; FERREIRA, R. L.; CARDOSO, P. G.; STOIANOFF, M. A. R. Cave entrance dependent spore dispersion of filamentous fungi isolated from various sediments of iron ore cave in Brazil: a colloquy on human threats while caving. **Ambient Science**, [*s.l.*], v. 1, n. 1, p. 16-28, 2014.

TORSVIK, V.; OVREAS, L.; THINGSTAD, T. F. Prokaryotic diversity - magnitude, dynamics, and controlling factors. **Science**, [*s.l.*], v. 296, p. 1064-1066, 2002.

TURNER, G. G.; REEDER, D. M.; COLEMAN, J. T. H. A five-year assessment of mortality and geographic spread of white-nose syndrome in North American bats and a look to the future. **Bat Research News**, [*s.l.*], v. 52, n. 2, p. 13-27, 2011.

VAN VUUREN, S. J.; DU PREEZ, G.; LEVANETS, A.; MAREE, L. Epilythic cyanobacteria and algae in two geologically distinct

caves in South Africa. **Journal of Cave & Karst Studies**, [*s.l.*], v. 81, n. 4, p. 254-263, 2019.

VANDERWOLF, K. J.; MALLOCH, D.; MCALPINE, D. F.; FORBES, G. J. A world review of fungi, yeasts, and slime molds in caves. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 42, p. 77-96, 2013.

VINOGRADOVA, O. N.; NEVO, E.; WASSER, S. P. Algae of the Sefunim Cave (Israel): Species diversity affected by light, humidity and rock stresses. **International Journal on Algae**, [*s.l.*], v. 11, n. 2, p. 99-116, 2009.

VOYRON, S.; LAZZARI, A.; RICCUCCI, M.; CALVINI, M.; VARESE, G. C. First mycological investigation on Italian bats. **Hystrix**, [*s.l.*], v. 22, n. 1, p. 189-197, 2011.

WANG, W.; MA, X.; MA, Y.; MAO, L.; WU, F.; MA, X.; AN, L.; FENG, H. Seasonal dynamics of airborne fungi in different caves of the Mogao Grottoes, Dunhuang, China. **International Biodeterioration & Biodegradation**, [*s.l.*], v. 64, p. 461-466, 2010.

WEIDNER, S.; LATZ, E.; AGARAS, B.; VALVERDE, C.; JOUSSET, A. Protozoa stimulate the plant beneficial activity of rhizospheric pseudomonads. **Plant and Soil**, [*s.l.*], v. 410, n. 1, p. 509-515, 2017.

WOESE, C. R.; FOX, G. E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [*s.l.*], v. 74, n. 11, p. 5088-5090, 1977.

WOOLEY, J. C.; GODZIK, A.; FRIEDBERG, I. A primer on metagenomics. **PLOS Computational Biology**, [*s.l.*], v. 6, n. 2, p. e1000667, 2010.

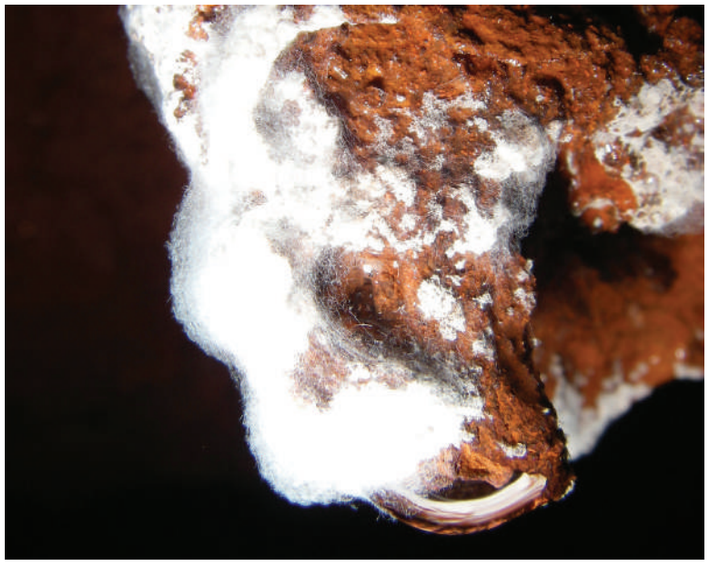
YUN, Y.; WANG, H.; MAN, B.; XIANG, X.; ZHOU, J.; QIU, X.; ENGEL, A. S. The relationship between pH and bacterial communities in a single karst ecosystem and its implication for soil acidification. **Frontiers in Microbiology**, [*s.l.*], v. 7, p. 1955, 2016.

YUN, Y.; XIANG, X.; WANG, H.; MAN, B.; GONG, L.; LIU. Q.; WANG, R. Five-year monitoring of bacterial communities in dripping water From the Heshang Cave in Central China: implication for paleoclimate reconstruction and ecological functions. **Geomicrobiology Journal**, [*s.l.*], v. 33, n. 7, p. 1-11, 2016.

ZADA, S.; SAJJAD, W.; RAFIQ, M.; ALI, S.; HU, Z.; WANG, H.; CAI, R. Cave Microbes as a Potential Source of Drugs Development in the Modern Era. **Microbial Ecology**, [*s.l.*], p. 1-14, 2021.

ZHANG, Z. F.; ZHAO, P.; CAI, L. Origin of cave fungi. **Frontiers in Microbiology**, [*s.l.*], v. 9, p. 1407, 2018.

Fotos: Robson de Almeida Zampaulo



Lapa do Grotão – Morro do Pilar (MG)
Ataliba Coelho

5

Ferramentas moleculares para o estudo da fauna cavernícola

GISELE LOPES NUNES
RONNIE ALVES
SANTELMO VASCONCELOS
GUILHERME OLIVEIRA
Instituto Tecnológico Vale – ITV

Introdução geral

O uso da taxonomia para a caracterização da fauna cavernícola é um processo difícil e ineficiente por exigir um trabalho minucioso, pela escassez de caracteres informativos e pelo limitado número de especialistas, principalmente no caso de invertebrados troglóbios. Em contrapartida, o recente avanço de novas tecnologias de análises genéticas e genômicas traz progressos significativos para auxiliar a caracterização de espécies. Tecnologias moleculares permitem acessar espécimes em diferentes estágios de desenvolvimento, sexo ou até mesmo espécimes incompletos depositados em coleções científicas (STOEV *et al.,* 2013).

Estudos moleculares podem ser descritos por níveis de resolução ou abrangência. No primeiro nível, temos os códigos de barras de DNA, geralmente baseados no marcador genético do gene mitocondrial da enzima citocromo oxidase 1 (COI ou Cox1) (KRESS; ERICKSON, 2008), quando o interesse é avaliar geneticamente espécimes da fauna. O código de barra de DNA, apesar de ser amplamente utilizado para caracterização molecular da fauna, em muitos casos não apresenta resolução suficiente para a separação das espécies (HEBERT *et al.*, 2004; SHNEER, 2009). Outro importante fator a ser considerado ao trabalhar com códigos de barras de DNA é a existência de bancos de dados de referência. Contudo, existe um esforço global para a geração de bibliotecas de referências genéticas incluindo todas as espécies do mundo. O BOLD Systems (http://www.boldsystems.org/), um dos principais bancos de dados públicos para códigos de barras, atualmente contém mais de dez milhões de referências.

No segundo nível, uma maior profundidade pode ser alcançada através do sequenciamento completo do genoma mitocondrial, capaz de gerar uma assinatura genética mais específica (BAPTESTE *et al.*, 2002; LEE *et al.*, 2015). Finalmente, uma resolução máxima é atingida quando se aplica o sequenciamento do genoma nuclear das espécies (RUSSELLO *et al.,* 2020; WRIGHT *et al*., 2020). Através desses dados genômicos, é possível realizar diagnóstico de espécies com altíssima resolução, além da determinação da estrutura populacional no meio ambiente e apontar marcadores ligados a adaptações locais (LATCH, 2020). Um outro aspecto do uso de informações genéticas é adicionar a uma ciência que é tipicamente descritiva, dados quantitativos e viabilizar a análise de dados em larga escala de forma digitalizada (EDMUNDS *et al.,* 2013). O tratamento digital das informações permite a integração de dados moleculares e morfológicos quando captados de maneira digital (a taxonomia integrativa), além da comparação entre grupos espécimes de taxonômicos relacionados (DAVIS *et al.*, 2016; RIEDEL *et al.*, 2013). Sendo assim, neste capítulo serão discutidas as principais abordagens moleculares para a descrição da fauna cavernícola com exemplos ilustrativos.

Caracterização da diversidade genética

Uma grande variedade de componentes do material genético dos organismos eucariotos pode ser utilizada para caracterizar a diversidade e determinar a identidade das espécies, ou mesmo de outras entidades taxonômicas, como gêneros, famílias e ordens, por exemplo (LEMEY *et al.*, 2009; RENEKER *et al.*, 2012; SEGATTO *et al.*, 2017). A principal característica considerada para determinar qual região genômica pode ser utilizada para tal finalidade é o nível de variação esperado ou observado. As regiões mais conservadas, ou seja, com menor variabilidade entre indivíduos, são mais informativas para a diferenciação e o agrupamento de níveis taxonômicos superiores (*e.g.*, gêneros e famílias), como no caso dos genes codificantes para histonas e dos UCEs (*Ultra Conserved Elements* – elementos ultra conservados). Essas regiões vêm sendo amplamente utilizadas em estudos que buscam entender a relação evolutiva entre espécies (ERIVES, 2017; ESPOSITO *et al.*, 2015; LANGILLE *et al.*, 2021; MORRIS *et al.*, 2020; RENEKER *et al.*, 2012; ZHANG *et al.*, 2019). Já as regiões genômicas que não codificam proteínas, como os espaçadores internos transcritos (ITS – *Internal Transcribed Spacers*) ITS1 e ITS2 do DNA ribossômico (DNAr) 45S (composto pelos genes de RNAr 18S; 5,8S e 28S), tendem a apresentar níveis de polimorfismo mais elevados, sendo informativas para análises entre espécies proximamente relacionadas ou mesmo para estudos populacionais (ÁLVAREZ; WENDEL, 2003; COLEMAN; VACQUIER, 2002; FELINER; ROSSELLÓ, 2007; HEEG; WOLF, 2015).

Considerando os genomas mitocondriais (mitogenomas) de espécies animais, os genes codificantes de proteínas (GCP) também podem apresentar uma variabilidade considerável. Nesses táxons, os mitogenomas variam relativamente pouco em tama-

nho, comumente apresentando entre 13-17 kpb (Figura 1), sendo empregados desde caracterizações da diversidade genética até em estudos evolutivos e de relações filogenéticas (IRISARRI *et al.*, 2020). De fato, frequentemente, apenas uma pequena porção dos mitogenomas tem sido utilizada para caracterizar geneticamente as espécies, podendo ser sequências completas ou parciais de GCPs ou DNAr. Dentre as regiões disponíveis nos bancos públicos de sequências de DNA, como o BOLD Systems

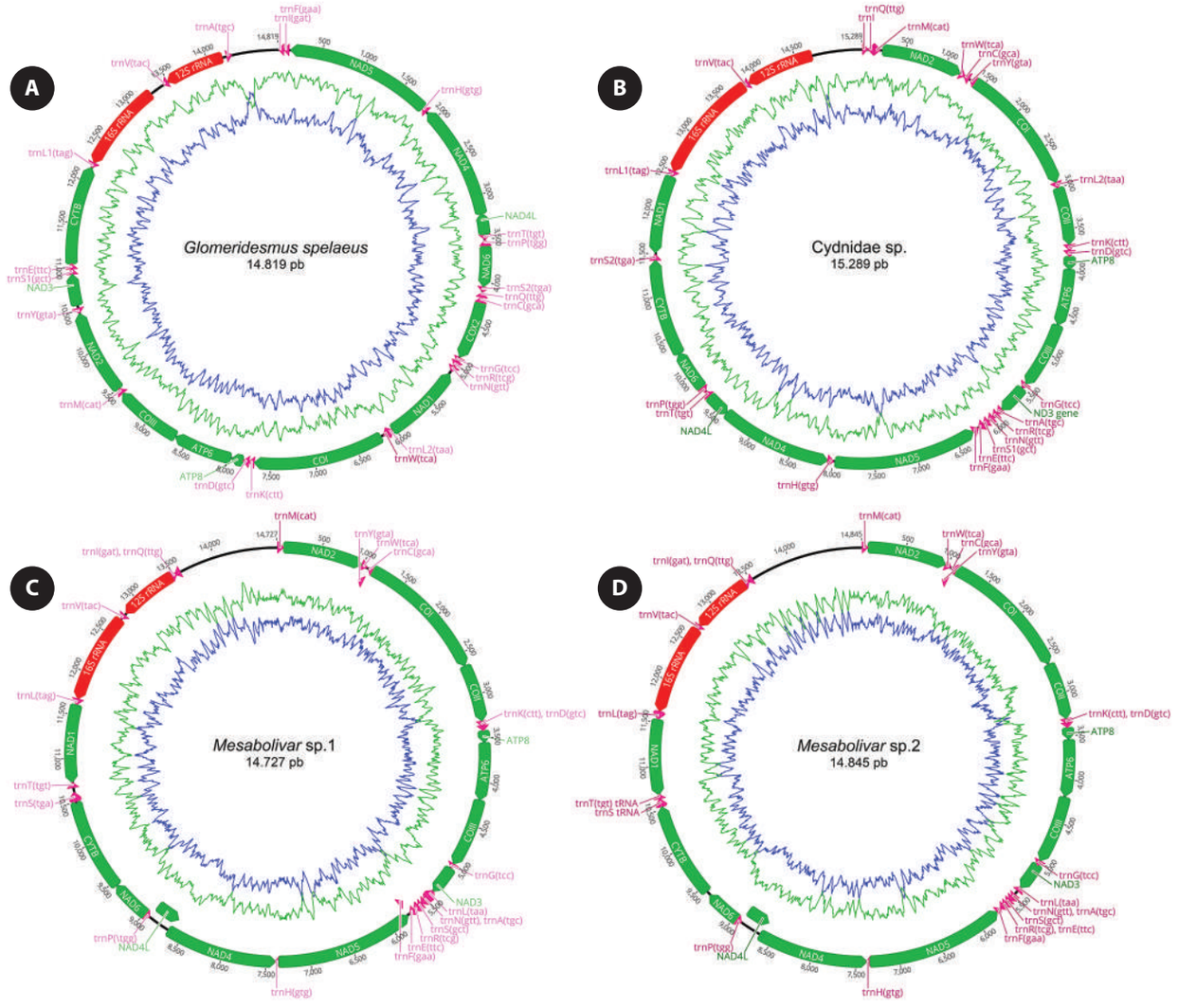


Figura 1. Estrutura circular dos genomas mitocondriais (mitogenomas) de invertebrados cavernícolas da Serra dos Carajás, sudeste do Pará. **A)** *Glomeridesmus spelaeus* (Myriapoda, Glomeridesmida, Glomeridesmidae); **B)** Cydnidae sp. (Insecta, Hemiptera); **C-D)** *Mesabolivar* sp.1 e sp.2 (Arachnida, Araneae, Pholcidae), respectivamente. Os 13 genes codificantes de proteínas, os dois de RNAr e 22 de RNAt estão representados em verde, vermelho e rosa, respectivamente.

e o GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank), o gene da subunidade 1 da enzima citocromo c oxidase (COX1 ou COI) é o mais abundantemente encontrado. Embora o gene completo apresente mais de 1.500 pb, uma região interna de aproximadamente 700 pb é empregada como código de barras de DNA (DNA barcode) para caracterizar geneticamente as espécies animais (HEBERT *et al.*, 2003; RATNASINGHAM; HEBERT, 2013). Além do COX1, os mitogenomas animais são geralmente compostos por outros 12 GCPs (ATP6, ATP8, COX2, COX3, CYTB, NAD1, NAD2, NAD3, NAD4, NAD4L, NAD5 e NAD6), dois genes de RNAr (12S e 16S) e 22 genes de RNA transportador (RNAt) (BOORE, 1999).

Apesar de sequências de COX1 estarem disponíveis para muitos grupos taxonômicos, a representatividade da diversidade animal nas bases de dados genéticos ainda é baixíssima, especialmente para regiões megadiversas como a América tropical. Das mais de 1.325.000 espécies catalogadas de artrópodes para o planeta (www.gbif.org), apenas cerca de 265.000 espécies (20%) têm pelo menos um espécime com sequência de DNA depositada no BOLD Systems. Desse total de espécies com código de barra de DNA, aproximadamente 4.200 (1,9%) ocorrem no Brasil, sendo apenas 0,6% do total das espécies de artrópodes (ca. 660.000) registradas para o país até janeiro de 2022 (http://www.boldsystems.org).

O cenário é ainda menos favorável para espécies provenientes de ecossistemas relativamente menos conhecidos, como é o caso dos ambientes cavernícolas brasileiros, que ainda carecem bastante de estudos genéticos e de diversidade filogenética. Embora apenas cerca de 150 espécies troglóbias tenham sido formalmente descritas para o Brasil até o momento (GALLÃO; BICHUETTE, 2018), há sequências de DNA disponíveis no BOLD Systems para apenas sete delas, sendo duas espécies de Decapoda (*Aegla cavernicola* Türkay, 1972 e *A. leptochela* Bond-Buckup & Buckup, 1994), duas de Opiliones (*Pachylospeleus strinatii* Šilhavý, 1974 e *Relictopiolus galadriel* Pérez-González, Monte & Bichuette, 2017), duas de Scorpiones (*Troglorhopalurus lacrau* (Lourenco & Pinto-da-Rocha, 1997) e (*T. translucidus* Lourenço Baptista & Giupponi, 2004) e uma de Glomeridesmida (*Glomeridesmus spelaeus* Iniesta & Wesener 2012). Dessa forma, fica clara a importância da geração de referências genéticas em larga escala para os invertebrados cavernícolas para auxiliar na caracterização do grande número de entidades biológicas reconhecidas atualmente e que ainda não foram formalmente descritas (GALLÃO; BICHUETTE, 2018). Além disso, esse tipo de estudo pode ajudar a identificar possíveis eventos de especiação críptica e convergência adaptativa nos ecossistemas cavernícolas, os quais reconhecidamente apresentam uma grande estabilidade ecológica (HOWARTH; MOLDOVAN, 2018). No caso da cigarrinha *Kinnapotiguara troglobia* (Hoch & Ferreira 2013) (Kinnaridae), por exemplo, há evidências de isolamento populacional e especiação críptica entre cavernas localizadas ao longo da bacia do Rio Apodi, no Rio Grande do Norte (VASCONCELOS *et al.*, 2019). Tais dados foram obtidos em um estudo que vem sendo desenvolvido em parceria entre o Instituto Tecnológico Vale – ITV, a Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), o Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio e a Universidade Federal de Lavras – UFLA.

Além dos códigos de barra de DNA baseados em sequências de COX1, referências genéticas mais robustas vêm sendo disponibilizadas para espécies associadas a cavernas ferruginosas da Serra dos Carajás, no sudeste do Pará (Amazônia Oriental), como é o caso da sequência do genoma mitocondrial completo do milípede troglóbio *G. spelaeus* (Glomeridesmida) (NUNES *et al.*, 2020) (Figura 1A). Adicionalmente, a variabilidade genética observada nos genomas mitocondriais vem auxiliando na identificação e caracterização de táxons ainda não descritos formalmente, como no caso de duas novas espécies de aranhas do gênero *Mesabolivar* (Pholcidae) (OLIVEIRA *et al*., 2019) e uma espécie de percevejo da família Cydnidae (DIAS *et al.,* 2019), todas também provenientes de cavernas da Serra dos Carajás (Figura 1B-D).

Genômica

Ecossistemas cavernícolas nos apresentam uma oportunidade única para estudar organismos existentes em habitats e condições talvez análogas às de nosso planeta há muitos milhões de anos. As adaptações especiais e processos evolutivos que deram origem aos extremófilos (i.e., aqueles adaptados a ambientes com condições geoquímicas extremas), como alguns organismos das cavernas, nos permitem examinar questões relacionadas à origem e evolução inicial da vida em nosso planeta e aplicações relacionadas a elas (BONILLA-ROSSO *et al.*, 2012; CHRISTIN *et al.*, 2010; PROTAS *et al.*, 2011).

Muitas espécies cavernícolas estão ameaçadas de extinção. Os fatores que contribuem para o risco de extinção destes animais incluem alto endemismo e raridade de algumas espécies, interferências antrópicas, questões de quantidade e qualidade da água, urbanização, desmatamento, inundações, drenagem de águas pluviais, erosão e despejo de resíduos (CARDOSO *et al.*, 2021; CULVER; PIPAN, 2019; PELLEGRINI *et al.*, 2016).

Ferramentas moleculares, como sequenciamento de DNA, são importantes para o inventário genético da fauna cavernícola, além da possibilidade de ajudarem no endereçamento

de questões relacionadas a complexos de espécies crípticas que são difundidos nestes ambientes (NEIBER *et al.,* 2011). Da mesma forma, as diferenças morfológicas entre os estágios de vida de uma espécie cavernícola são comuns, em especial para invertebrados e, em muitos casos, representam desafios importantes para a identificação e classificação taxonômica. Isso é especialmente comum em espécies raras ou pouco estudadas.

As ferramentas moleculares geram vastas quantidades de dados genômicos que podem ser usados para investigar taxas evolutivas, diversificação e especiação na fauna de cavernas, bem como permitir a investigação da estrutura populacional e padrões de fluxo gênico em uma resolução sem precedentes (LEYS *et al.*, 2003; MCCORMACK *et al.*, 2013). Um método que pode ser aplicado a questões de filogeografia em escala fina, ou seja, populações de espécies, é o sequenciamento de DNA associado ao local de restrição (RAD-Seq). Esta é uma metodologia que permite o sequenciamento, identificação e uso de milhares de marcadores genéticos, como Polimorfismos de Nucleotídeo Único (SNPs), distribuídos em centenas ou milhares de *loci* (MCCORMACK *et al.,* 2013). O sequenciamento de DNA associado a sítios de restrição reduz a complexidade do genoma a ser investigado com o uso de enzimas de restrição, o que permite análises genômicas com menor custo, sem a necessidade de ter montagens de genomas nucleares completos (TOONEN *et al.*, 2013). Verovnik *et al.*, (2004) também usaram dados moleculares do mitogenoma do crustáceo *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) (Isopoda), em combinação com informações paleogeográficas, para revelar possíveis cenários da história hidrológica do carste Dinárico na Península Balcânica.

Já o sequenciamento de RNA fornece informações biológicas essenciais para estudos evolutivos da biota cavernícola. O termo RNA-Seq refere-se ao sequenciamento de alto rendimento do RNA de um tecido ou organismo específico em um tempo determinado (DE WIT *et al.,* 2012). A técnica é baseada na transcrição reversa do RNA extraído para cDNA, seguida por sequenciamento de alto rendimento por uma plataforma NGS (por exemplo, Illumina e PacBio) e subsequente a montagem *De novo* das leituras sequenciadas ou alinhamento das sequencias produzidas sobre um genoma de referência (DE WIT *et al.*, 2012; ZHANG *et al.*, 2011). A montagem do transcriptoma resultante pode então ser caracterizada para identificar os transcritos expressos naquele momento específico em um tecido, organismo e/ou estágio de vida (DE WIT *et al.*, 2012). Embora seja puramente descritivo, um transcriptoma caracterizado fornece uma base para a construção de análises posteriores, ditas funcionais. O conjunto do transcriptoma caracterizado pode ser usado como referência e as leituras sequenciadas originais e adicionais – para outros tratamentos, por exemplo – podem ser alinhadas de volta para que o conjunto obtenha dados quantitativos de expressão gênica e variação genética. Estes dados podem ser utilizados em diversas aplicações, como o desenvolvimento de marcadores moleculares e até mesmo a identificação de eventos associados aos processos de especiação.

A combinação da espeleogenômica com a espeleotranscriptômica permite elucidar as estratégias e mecanismos de adaptação a ambientes extremos, bem como avaliar a prevalência de convergência molecular e os padrões que ela pode seguir em ambientes cavernícolas, onde fortes pressões seletivas podem levar a mecanismos homólogos de adaptação genética em diferentes táxons. Os morcegos, por exemplo, têm sido tomados como modelos para exploração de ômicas em espécies cavernícolas e são alvos de um consórcio mundial chamado Bat1K (bat1k.com).

Genômica e os morcegos

O entendimento da biologia dos morcegos é importante não apenas para compreender a saúde humana, mas também para manter e melhorar a saúde dos ecossistemas. Os morcegos contribuem amplamente para as funções dos ecossistemas, por exemplo, na regeneração de florestas tropicais (KUNZ *et al.,* 2011). Eles desempenham um papel único na dispersão de pólen entre plantas e sementes por grandes distâncias, mantendo a diversidade genética vegetal e auxiliando na regeneração das florestas após o desmatamento. Também atuam no controle de insetos, pois se alimentam de muitas espécies consideradas como pragas e vetores de doenças (MAINE; BOYLES, 2015). Morcegos insetívoros são responsáveis pela economia de aproximadamente um bilhão de dólares ao ano para a cadeia produtiva de milho nos Estados Unidos, apenas evitando perdas de grãos que viriam a ser consumidos por pragas (MAINE; BOYLES, 2015). Os genomas de morcegos ajudarão a elucidar as adaptações genéticas que permitem aos morcegos detectar plantas com flores e atuar como polinizadores. Adicionalmente, tais dados fornecerão recursos genômicos básicos e ferramentas para futuras análises em nível populacional para investigar e compreender as relações entre suas populações, às vezes ameaçadas, e os ecossistemas dos quais dependem deles.

Sendo assim, o objetivo do consórcio Bat1K é sequenciar, montar genomas a nível cromossômico e disponibilizar publicamente os dados para todas as espécies vivas de morcegos. O número real de espécies que podemos vislumbrar é desconhecido.

No entanto, a estimativa do Bat1K é de aproximadamente 1.300 espécies. O consórcio do genoma Bat1K une biólogos especialistas em morcegos, cientistas de computação, conservacionistas, geneticistas e indivíduos interessados e comprometidos com uma melhor compreensão dos mecanismos evolutivos por trás das adaptações exclusivas dos morcegos.

Atualmente, o conhecimento sobre as espécies raras dos morcegos *Furipterus horrens* (F. Cuvier, 1828), *Natalus macrourus* (Gervais, 1856) e *Lonchorhina aurita* Tomes, 1863 é foco de estudos genômicos no ITV (Figura 2). Buscamos fazer um amplo estudo dos genomas nucleares completos e do transcriptoma de diversos tecidos com o intuito de compreender mais profundamente sua genética e sua fisiologia, a partir de inferências de dados de sequenciamento NGS. Trabalhos de sequenciamento genômico, em geral, iniciam-se com base em uma estimativa de conteúdo de DNA nuclear e a cariotipagem das espécies. Porém, principalmente para espécies tropicais, esses dados não estão sempre disponíveis. A Tabela 1 indica os valores de tamanho de genomas disponíveis na literatura. A informação é incompleta e os dados desconhecidos serão aproximados com os dados das outras espécies até que possamos gerar ou captar novas informações da literatura.

As montagens com o uso de tecnologias NGS conhecidas como *short reads,* estão ainda bastante fragmentadas. No caso da espécie *Lonchorhina aurita*, por exemplo, a avaliação da completude da montagem pelo parâmetro "single-copy BUSCO" (S), captura apenas aproximadamente 14% dos genes esperados para a espécie. De forma complementar, foram estudados os transcriptomas das três espécies. Foi possível recuperar uma porcentagem maior de genes ortólogos de mamíferos completos nas montagens, quando comparadas com montagens publicadas do transcriptoma de outras espécies de morcego publicadas (LEE *et al.,* 2015; MORENO-SANTILLÁN *et al.,* 2019), indicando que os transcriptomas gerados podem ser considerados uma referência de boa qualidade para as três espécies de morcegos. Está em andamento uma nova versão dos estudos genômicos destas espécies, com uma maior profundidade de sequenciamento e com o uso de tecnologias que permitem a geração de sequências longas que viabilizam a montagem de alta qualidade. Todas as montagens serão disponibilizadas em domínio público e deverão integrar o consórcio Bat1K.

Embora a pesquisa em espeleogenômica de cavernas tenha visto avanços significativos nas últimas décadas, tecnologias genômicas novas e emergentes apenas começaram a desvendar os mistérios mais profundos desse mundo obscuro (FRIEDRICH, 2013; PÉREZ-MORENO *et al.*, 2016). A adoção dessas tecnologias ômicas não só irá expandir consideravelmente a amplitude das questões científicas que podem ser abordadas, bem como a profundidade com que elas poderão ser repondidas. Fornecer conhecimento e ferramentas necessários para gerenciar e conservar esses habitats intrigantes e ameaçados de biodiversidade única é de suma importância para uma compreensão ampla da biologia da fauna cavernícola.

Tabela 1. Tamanho estimado do genoma de morcegos de acordo com informações disponíveis no site http://genomesize.com/

	Natalus macrourus	*Furipterus horrens*	*Lonchorhina aurita*
Tamanho esperado do genoma (1C)	2.25 Gb (*Natalus* sp.)	Desconhecido	2.5 Gb
Número diploide (2n)	Desconhecido	Desconhecido	32

Figura 2. Fotos dos espécimes de morcegos dos quais se obteve amostras de material biológico: **A)** *Lonchorhina aurita*; **B)** *Natalus macrourus;* **C)** *Furipterus horrens*. Fotos: (Acervo Vale).

DNA ambiental

DNA AMBIENTAL

A aplicação de abordagens baseadas em DNA ambiental (eDNA – *environmental* DNA ou metabarcoding) tem se tornado um elemento chave em estudos ecológicos (Figura 3). O eDNA é uma mistura complexa de fragmentos de DNA provenientes de organismos distintos, podendo conter tanto DNA intracelular quanto extracelular, ou seja, abrangendo células vivas e mortas presentes na amostra. O eDNA é todo o DNA extraído diretamente de qualquer amostra ambiental (solos, água, ar, fezes, raízes, folhas, pólen e tecidos celulares) sem necessidade do isolamento prévio de um organismo específico (THOMSEN; WILLERSLEV, 2015). Esta abordagem vem sendo amplamente utilizada por ecólogos, a fim de obter informações taxonômicas a partir de dados genéticos. Os métodos baseados em eDNA permitem detectar e, em alguns casos, quantificar a verdadeira ocorrência e diversidade de espécies-alvo (espécies raras, invasoras, crípticas e ameaçadas) e multialvos (comunidades) em uma ampla escala espacial e temporal (SIMMONS *et al.*, 2016; WANG *et al*., 2019). Outra vantagem em relação à amostragem do eDNA é a simplicidade, sensibilidade e fácil padronização, além de independer do estágio de vida da espécie a ser detectada. Este método também não é destrutivo e nem invasivo e não causa danos significativos aos componentes do ambiente amostrado (ANTOGNAZZA *et al.,* 2019).

Tecnologias baseadas em eDNA têm ganhado espaço nas áreas de monitoramento e conservação de espécies, permitindo responder questões biológicas complexas de forma rápida, eficiente e a um baixo custo a partir da infraestrutura necessária instalada (CAPORASO *et al.,* 2011; RUPPERT *et al.,* 2019). Métodos convencionais de identificação taxonômica são muitas vezes limitados pela falta de especialistas nos grupos taxonômicos em questão, além da dificuldade inerente para a identificação e classificação de organismos de tamanho reduzido, de espécies raras ou de espécimes deteriorados. Recentemente, a abordagem de eDNA tem provado seu enorme potencial em estudos de levantamento da biodiversidade por não se limitar à análise de um único espécime. Essa técnica permite a identificação simultânea de múltiplas espécies com base no sequenciamento de nova geração (NGS – *Next Generation Sequencing*) utilizando

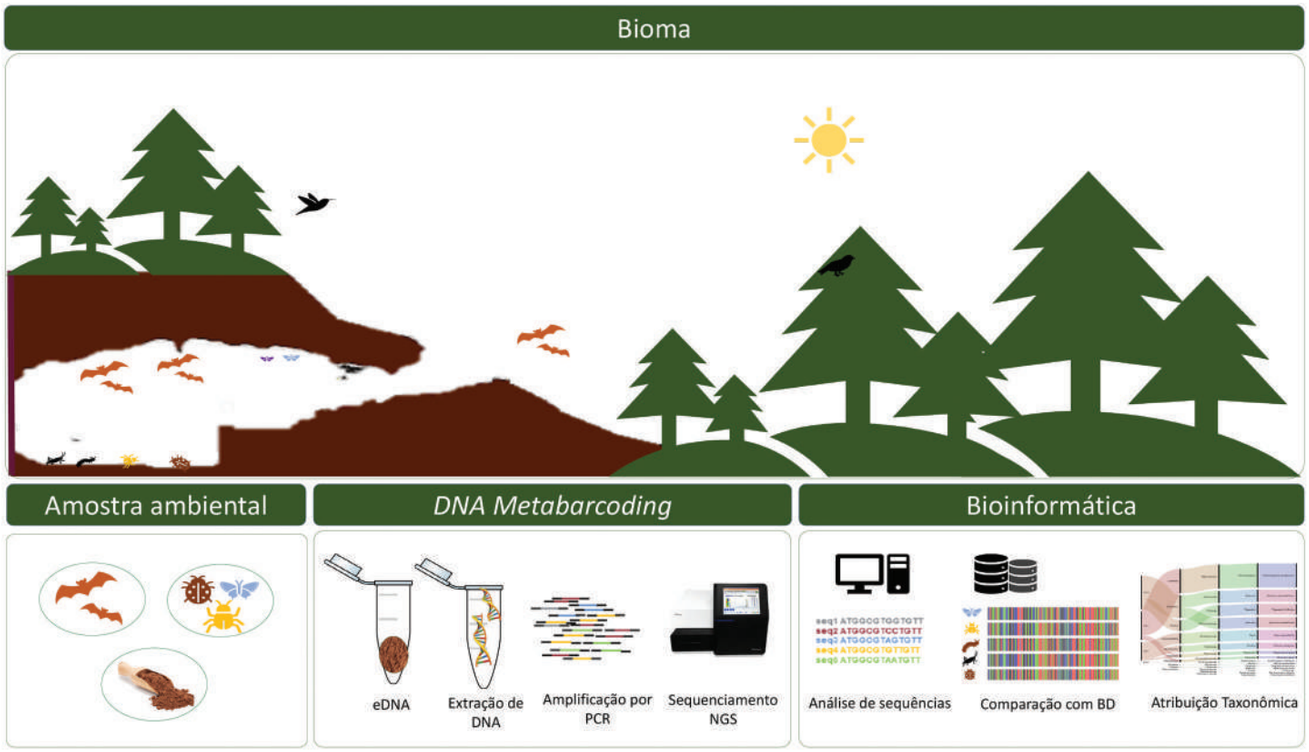


Figura 3. Abordagem de DNA metabarcoding, técnica que avalia a diversidade de espécies a partir do DNA extraído de amostras ambientais. O protocolo segue as seguintes etapas: i) Coleta de amostras do ambiente (solo, água, raízes, guano etc.); ii) Extração de DNA: geração de múltiplas sequências a partir da amplificação de marcadores moleculares; iii) Sequenciamento NGS e análise de bioinformática.

marcadores moleculares universais (HEBERT *et al.*, 2003; LYNGGAARD *et al.*, 2019).

Particularmente, a técnica de DNA metabarcoding tem sido utilizada na detecção de espécies invasoras, raras e crípticas, na reconstrução de comunidades vegetais e animais presentes no passado (EPP *et al.,* 2012; WANG *et al.,* 2019), na compreensão das relações tróficas por meio da avaliação de dietas (AGUIAR *et al.,* 2021; GALAN *et al.,* 2018) e nos estudos de levantamento da fauna (ANDERSEN *et al.,* 2012; COWART *et al.,* 2015) e flora (YOCCOZ *et al.,* 2012) em ecossistemas complexos.

O uso da abordagem para estudos em cavernas e de animais cavernícolas também já foi testado para a detecção de animais aquáticos incluindo invertebrados e peixes (BOYD *et al.*, 2020; DISTEFANO *et al*., 2020; GORIČKI *et al.*, 2017; NIEMILLER *et al.*, 2018; VÖRÖS *et al.*, 2017).

SUBSTRATO CAVERNÍCOLA E GUANO DE MORCEGOS COMO FONTE DE eDNA

O sucesso da aplicação da tecnologia de DNA metabarcoding está diretamente associado à disponibilidade de referências genéticas depositadas em bancos de dados públicos, uma vez que as sequências de DNA obtidas a partir das amostras ambientais, são comparadas com as sequências de referência previamente disponibilizadas nesses bancos (KING *et al.,* 2008). Porém, a diversidade de táxons pertencentes à fauna cavernícola em bancos de dados genéticos ainda é bastante escassa.

Com o intuito de aprofundar o conhecimento sobre a biodiversidade de cavernas associadas a formações ferruginosas do Brasil, o ITV vem implementando estudos de levantamento faunístico das cavernas localizadas na Serra dos Carajás (estado do Pará), por meio da geração de referências genéticas e aplicação de DNA metabarcoding para monitoramento da diversidade de espécies. Neste projeto, rastros de DNA são obtidos dos substratos (solo) coletados a fim de identificar os grupos de invertebrados que habitam as diferentes zonas de incidência de luminosidade de uma mesma caverna ou de cavidades distintas numa mesma área. A partir das amostras ambientais, o DNA é extraído e amplificado utilizando marcadores moleculares específicos para detecção de invertebrados. Dentre os marcadores universais disponíveis, o COX1 tem sido amplamente utilizado para abordagens de detecção indireta de invertebrados por eDNA (ELBRECHT *et al.,* 2019). Resultados preliminares mostraram que as cavernas ferruginosas de Carajás contêm uma ampla diversidade de invertebrados, sendo detectados principalmente DNA de membros das Ordens Acari, Araneae, Coleoptera, Collembola, Diptera e Hymenoptera. Em se tratando de espécies, apesar da disponibilidade das referências genéticas ser inconsistente devido à escassez de registros nos bancos de dados, a técnica permite identificar a diversidade dos componentes da fauna e comparar áreas ou ambientes por meio de índices de diversidade respondendo, portanto, as questões relacionadas à raridade e ao compartilhamento de táxons. Essas comparações são possíveis de serem calculadas utilizando índices estatísticos como Chao1 (índice de riqueza, que avalia o número total de espécies observadas na comunidade), Shanon (índice de heterogeneidade que avalia o grau de variação de indivíduos das espécies) e Simpson (índice de dominância, que reflete a probabilidade de dois indivíduos escolhidos ao acaso na comunidade pertencerem à mesma espécie) (MORRIS *et al.,* 2014). Por mais que, em muitos casos, não seja possível acessar os táxons a níveis mais específicos, como espécies e gêneros, esses parâmetros podem mostrar os níveis de similaridade (ou diferenciação) entre as comunidades dentro ou entre as cavernas avaliadas, assim como o grau de raridade de certos organismos. Estes parâmetros são importantes para estudos ecológicos e podem auxiliar nas decisões sobre a conservação dos ambientes e em programas de monitoramento.

Estudar os hábitos alimentares dos morcegos também é de extrema importância para a manutenção da fauna cavernícola. As fezes dos morcegos (guano) constituem uma fonte energética essencial para estes ecossistemas, uma vez que vários organismos dependem desse substrato para sobreviverem (FERREIRA, 2014; GNASPINI, 1992). O guano traz em sua composição restos alimentares não digeridos como, frutos, sementes e insetos, por exemplo, e serve tanto como fonte de alimento em cavernas (POMPANON *et al.,* 2012) como para a dispersão de sementes em ambientes epígeos. Além da manutenção da fauna cavernícola, conhecer a dieta dos morcegos é fundamental para entender a sua biologia e planejar estratégias de conservação (AIZPURUA *et al.,* 2018, GALAN *et al.,* 2018). A abordagem de DNA metabarcoding possibilita, por exemplo, estimar a diversidade de insetos e frutos ingeridos por morcegos através do DNA presente no guano de forma robusta e acurada, uma vez que a identificação morfológica tradicional é praticamente impossível para esses componentes dieta (AGUIAR *et al.*, 2021; BERRY *et al*., 2017; GALAN *et al*., 2018). Jordão (2019) aplicou a técnica de DNA metabarcoding para identificar e quantificar insetos presentes no guano de morcegos provenientes de cavernas na Caatinga, na Floresta Atlântica e na Amazônia. Este foi um trabalho pioneiro no Brasil, realizado em parceria entre o ITV e a Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), que permitiu a caracterização dos itens alimentares em distintos níveis taxonômicos (família, gênero e espécie). Neste trabalho, o DNA me-

tabarcoding possibilitou correlacionar presas e predadores em nível específico, mostrando que tal estratégia de investigação tem enorme potencial para contribuir com o monitoramento e o manejo das populações de morcegos. Além disso, Aguiar e colaboradores (2021), utilizando a técnica de DNA metabarcoding, avaliaram o DNA fecal de morcegos insetívoros para investigar sua dieta em ambientes urbanos do Distrito Federal. Foi constatado que as cinco espécies de morcegos insetívoros estudados consumiram um total de 83 morfoespécies de artrópodes e, dentre elas, a maioria foi caracterizada como pragas agrícolas. Assim, fica evidente a importância dos morcegos que habitam as proximidades de áreas urbanas e campos agrícolas, como valiosos controladores naturais de insetos nocivos às populações humanas.

Conclusões

É claro o impacto das tecnologias genéticas, em especial as abordagens genômicas, para os avanços em estudos da fauna cavernícola no Brasil e no mundo. A integração de informações morfológicas com dados moleculares aumenta radicalmente o grau de certeza na identificação de espécies, além de possibilitar diversos outros estudos ecológicos e funcionais. É necessário, porém, avançar na construção de referências genéticas para a biota cavernícola, uma vez que esta corresponde a um conjunto de organismos ainda muito pouco estudados. Portanto, a incorporação de novas tecnologias moleculares ao processo de descrição da biota contribuirá no entendimento não somente da diversidade de espécies, mas também em relação à sua distribuição, diferenciação genética e fluxo de genes entre populações.

Neste contexto, a transição dos estudos para a esfera digital é também de grande importância. Além da possibilidade de, com o tempo, ocorrer a degradação de espécimes em coleções científicas, o transporte e o empréstimo de espécimes é um processo lento e nem sempre possível. A disponibilidade de dados genéticos também viabiliza o estabelecimento de tecnologias para o estudo do DNA ambiental de maneira robusta. Esta abordagem pode contribuir de maneira significativa para que se faça rapidamente, pelo menos, a avaliação preliminar da biota cavernícola.

Assim, é importante que a comunidade científica que estuda a fauna cavernícola tenha acesso às tecnologias genômicas e as incorpore em seus estudos para que os avanços sobre a descrição da fauna e a viabilização de estratégias de conservação e manejo do ambiente ocorram com a maior velocidade e robustez científica possível.

Agradecimentos

Agradecemos à Vale pelo financiamento dos projetos de pesquisa.

Referências

AGUIAR, L. M. S.; BUENO-ROCHA, I. D.; OLIVEIRA, G.; PIRES, E. S.; VASCONCELOS, S.; NUNES, G. L.; FRIZZAS, M. R.; TOGNI, P. H. B. Going out for dinner: The consumption of agriculture pests by bats in urban areas. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 16, n. 10, p. e0258066, 2021.

AIZPURUA, O.; BUDINSKI, I.; GEORGIAKAKIS, P.; GOPALAKRISHNAN, S.; IBAÑEZ, C.; MATA, V.; REBELO, H.; RUSSO, D.; SZODORAY-PARÁDI, F.; ZHELYAZKOVA, V.; ZRNCIC, V.; GILBERT, M. T. P.; ALBERDI, A. Agriculture shapes the trophic niche of a bat preying on multiple pest arthropods across Europe: Evidence from DNA metabarcoding. **Molecular Ecology**, [*s.l.*], v. 27, p. 815-825, 2018.

ÁLVAREZ, I.; WENDEL, J. F. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 29, p. 417-434, 2003.

ANDERSEN, K.; BIRD, K. L.; RASMUSSEN, M.; HAILE, J.; BREUNING-MADSEN, H.; KJAER, K. H.; ORLANDO, L.; GILBERT, M. T. P.; WILLERSLEV, E. Meta-barcoding of 'dirt' DNA from soil reflects vertebrate biodiversity. **Molecular Ecology**, [*s.l.*], v. 21, n. 8, p. 1966-1979, 2012.

ANTOGNAZZA, C. M.; BRITTON, J. R.; POTTER, C.; FRANKLIN, E.; HARDOUIN, E. A.; ROBERTS, C. G.; APRAHAMIAN, M.; ANDREOU, D. Environmental DNA as a non-invasive sampling tool to detect the spawning distribution of European anadromous shads (*Alosa* spp.). **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, [*s.l.*], v. 29, p. 148-152, 2019.

BAPTESTE, E.; BRINKMANN, H.; LEE, J. A.; MOORE, D. V.; SENSEN, C. W.; GORDON, P.; DURUFLE, L.; GAASTERLAND, T.; LOPES, P.; MULLER, M.; PHILIPPE, H. The analysis of 100 genes supports the grouping of three highly divergent amoebae: Dictyostelium, Entamoeba, and Mastigamoeba. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [*s.l.*], v. 99, n. 3, p. 1414-1419, 2002.

BERRY, T. E.; OSTERRIEDER, S. K.; MURRAY, D. C; COGHLAN, M. L.;

RICHARDSON, A. J.; GREALY, A. K; STAT, M.; BEJDER, L.; BUNCE, M. DNA metabarcoding for diet analysis and biodiversity: a case study using the endangered Australian sea lion (*Neophoca cinerea*). **Ecology and Evolution**, [*s.l.*], v. 7, p. 5435-5453, 2017.

BONILLA-ROSSO, G.; PEIMBERT, M.; ALCARAZ, L. D.; HERNÁNDEZ, I.; EGUIARTE, L. E.; OLMEDO-ALVAREZ, G.; SOUZA, V. Comparative metagenomics of two microbial mats at Cuatro Ciénegas Basin II: community structure and composition in oligotrophic environments. **Astrobiology**, [*s.l.*], v. 12, p. 659-673, 2012.

BOORE, J. L. Animal mitochondrial genomes. **Nucleic Acids Research**, [*s.l.*], v. 27, p. 1767-1780, 1999.

BOYD, S. H.; NIEMILLER, K. D. K.; DOOLEY, K. E.; NIX, J.; NIEMILLER, M. L. Using environmental DNA methods to survey for rare groundwater fauna: Detection of an endangered endemic cave crayfish in northern Alabama. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 15, n. 12, p. e0242741, 2020.

CAPORASO, J. G.; LAUBER, C. L.; WALTERS, W. A.; BERG-LYONS, D.; LOZUPONE, C. A.; TURNBAUGH, P. J.; KNIGHT, R. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [*s.l.*], v. 108, p. 451-452, 2011.

CARDOSO, R. C.; FERREIRA, R. L.; SOUZA-SILVA, M. Priorities for cave fauna conservation in the Iuiú karst landscape, northeastern Brazil: a threatened spot of troglobitic species diversity. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 30, n. 5, 1433-1455, 2021.

CHRISTIN, P. A.; WEINREICH, D. M.; BESNARD, G. Causes and evolutionary significance of genetic convergence. **Trends in Genetics**, [*s.l.*], v. 26, p. 400-405, 2010.

COLEMAN, A. W.; VACQUIER, V. D. Exploring the phylogenetic utility of ITS sequences for animals: a test case for abalone (*Haliotis*). **Journal of Molecular Evolution**, [*s.l.*], v. 54, p. 246-257, 2002.

COWART, D. A.; PINHEIRO, M.; MOUCHEL, O.; MAGUER, M.; GRALL, J.; MINÉ, J; ARNAUD-HAOND, S. Metabarcoding is powerful yet still blind: a comparative analysis of morphological and molecular surveys of seagrass communities. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 10, p. e0117562, 2015.

CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The biology of caves and other subterranean habitats**. London: Oxford University Press, 2019. 301 p.

DAVIS, M. A.; DOUGLAS, M. R.; COLLYER, M. L.; DOUGLAS, M. E. Deconstructing a Species-Complex: Geometric Morphometric and Molecular Analyses Define Species in the Western Rattlesnake (*Crotalus viridis*). **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 11, n. 1, p. e0146166, 2016.

DE WIT, P.; PESPENI, M. H.; LADNER, J. T.; BARSHIS, D. J.; SENECA, F.; JARIS, H.; THERKILDSEN, N. O.; MORIKAWA, M.; PALUMBI, S. R. The simple fool's guide to population genomics via RNA-Seq: an introduction to high-throughput sequencing data analysis. **Molecular Ecology Resources**, [*s.l.*], v. 12, p. 1058-1067, 2012.

DIAS, M. C.; OLIVEIRA, R. R. M.; VASCONCELOS, S.; PIRES, E. S.; PROUS, X.; PIETROBON, T.; OLIVEIRA, G. Complete mitochondrial genome of a troglophile Cydnidae (Hemiptera). **Mitochondrial DNA Part B: Resources**, [*s.l.*], v. 4, p. 420-422, 2019.

DISTEFANO, R. J.; ASHLEY, D.; BREWER, S. K.; MOUSER, J. B.; NIEMILLER, M. Preliminary investigation of the critically imperiled Caney Mountain cave crayfish Orconectes stygocaneyi (Hobbs III, 2001) (Decapoda: Cambaridae) in Mis-souri, USA. **Freshwater Crayfish**, [*s.l.*], v. 25, p. 47-57, 2020.

EDMUNDS, S. C.; HUNTER, C. I.; SMITH, V.; STOEV, P.; PENEV, L. Biodiversity research in the "big data" era: GigaScience and Pensoft work together to publish the most data-rich species description. **GigaScience**, [*s.l.*], v. 2, n. 1, p. 14, 2013.

ELBRECHT, V.; BRAUKMANN, T. W. A.; IVANOVA, N. V.; PROSSER, S. W. J.; HAJIBABAEI, M.; WRIGHT, M.; ZAKHAROV, E. V.; HEBERT, P. D. N.; STEINKE, D. Validation of COI metabarcoding primers for terrestrial arthropods. **PeerJ**, [*s.l.*], v. 7, p. e7745, 2019.

EPP, L. S.; BOESSENKOOL, S.; BELLEMAIN, E. P.; HAILE, J.; ESPOSITO, A.; RIAZ, T.; ERSÉUS, C.; GUSAROV, V. I.; EDWARDS, M. E.; JOHNSEN, A.; STENØIEN, H. K.; HASSEL, K.; KAUSERUD, H.; YOCCOZ, N. G.; BRÅTHEN, K. A.; WILLERSLEV, E.; TABERLET, P.; COISSAC, E.; BROCHMANN, C. New environmental metabarcodes for analysing soil DNA: potential for studying past and present ecosystems. **Molecular Ecology**, [*s.l.*], v. 21, p. 1821-1833, 2012.

ERIVES, A. J. Phylogenetic analysis of the core histone doublet and DNA topo II genes of Marseilleviridae: evidence of proto-eukaryotic provenance. **Epigenetics & Chromatin**, [*s.l.*], v. 10, n. 55, 2017.

ESPOSITO, L. A.; BLOOM, T.; CAICEDO-QUIROGA, L.; ALICEA-SERRANO, A. M.; SÁNCHEZ-RUÍZ, J. A.; MAY-COLLADO, L. J.; BINFORD, G. J.: AGNARSSON, I. Islands within islands: diversification of tailless whip spiders (Amblypygi, *Phrynus*) in Caribbean caves. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 93, p. 107-117, 2015.

FELINER, G. N.; ROSSELLÓ, J. A. Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 44, p. 911-919, 2007.

FERREIRA, R. L. **A medida da complexidade ecológica e suas aplicações na conservação e manejo de ecossistemas subterrâneos**. 2014. 158 f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2014.

FRIEDRICH, M. Biological clocks and visual systems in cave-adapted animals at the dawn of speleogenomics. **Integrative and Comparative Biology**, [*s.l.*], v. 53, n. 1, p. 50-67, 2013.

GALAN, M.; PONS, J. B.; TOURNAYRE, O.; PIERRE, E.; LEUCHTMANN, M.; PONTIER, D.; CHARBONNEL, N. Metabarcoding for the parallel identification of several hundred predators and their prey: application to bat species diet analysis. **Molecular Ecology Resources**, [*s.l.*], v. 18, p. 474-489, 2018.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 746, p. 1-23, 2018.

GNASPINI, P. Bat guano ecosystems. A new classification and some considerations, with special references to Neotropical data. **Mémoires de Biospéologie**, [*s.l.*], v. 19, p. 135-138, 1992.

GORIČKI, Š.; STANKOVIC, D.; SNOJ, A.; KUNTNER, M.; JEFFERY, W. R.; TRONTELI, P.; PAVICEVIC, M.; NAPARUS-ALJANCIC, M.; ALJANCIC, G. Environmental DNA in subterranean biology: range extension and taxonomic implications for Proteus. **Sci. Rep.**, [*s.l.*], v. 7, n. 45054, 2017.

HEBERT, P. D.; RATNASINGHAM, S.; DE WAARD, J. R. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, [*s.l.*], v. 270, p. S96-S99, 2003.

HEBERT, P. D.; STOECKLE, M. Y.; ZEMLAK, T. S.; FRANCIS, C. M. Identification of Birds through DNA Barcodes. **PLOS Biol.**, [*s.l.*], v. 2, n. 10, p. e312, 2004.

HEEG, J. S.; WOLF, M. ITS2 and 18S rDNA sequence-structure phylogeny of *Chlorella* and allies (Chlorophyta, Trebouxiophyceae, Chlorellaceae). **Plant Gene**, [*s.l.*], v. 4, p. 20-28, 2015.

HOWARTH, F. G.; MOLDOVAN, O. T. The ecological classification of cave animals and their adaptations. *In*: MOLDOVAN, O. T.; KOVÁČ, L.; HALSE, S. (ed.). **Cave Ecology**. Cham: Springer, 2018. p. 41-67.

IRISARRI, I.; URIBE, J. E.; EERNISSE, D. J.; ZARDOYA, R. A mitogenomic phylogeny of chitons (Mollusca: Polyplacophora). **BMC Evolutionary Biology**, [*s.l.*], v. 20, n. 22, 2020.

JORDÃO, A. C. S. **Análise da dieta de morcegos insetívoros em ambientes cavernícolas através de metabarcoding de eDNA**. 2019. 76 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2019.

KING, R. A.; READ, D. S.; TRAUGOTT, M.; SYMONDSON, W. O. C. Molecular analysis of predation: a review of best practice for DNA-based approaches. **Molecular Ecology**, [*s.l.*], v. 17, p. 947-963, 2008.

KRESS, W. J.; ERICKSON, D. L. DNA barcodes: genes, genomics, and bioinformatics. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [*s.l.*], v. 105, n. 8, p. 2761-2762, 2008.

KUNZ, T. H.; BRAUN DE TORREZ, E.; BAUER, D.; LOBOVA, T.; FLEMING, T. H. Ecosystem services provided by bats. **Annals of the New York Academy of Sciences**, [*s.l.*], v. 1223, p. 1-38, 2011.

LANGILLE, B. L.; HYDE, J.; SAINT, K. M.; BRADFORD, T. M.; STRINGER, D. N.; TIERNEY, S. M.; HUMPHREYS, W. F.; AUSTIN, A. D.; COOPER, S. J. B. Evidence for speciation underground in diving beetles (Dytiscidae) from a subterranean archipelago. **Evolution**, [*s.l.*], v. 75, p. 166-175, 2021.

LATCH, E. K. Integrating genomics into conservation management. **Molecular Ecology Resources**, [*s.l.*], v. 20, n. 6, p. 1455-1457, 2020. DOI 10.1111/1755-0998.13188.

LEE, A. K.; KULCSAR, K. A.; ELLIOTT, O.; KHIABANIAN, H.; NAGLE, E. R.; JONES, M. E. B.; AMMAN, B. R.; SANCHEZ-LOCKHART, M.; TOWNER, J. S.; PALACIOS, G.; RABADAN, R. De novo transcriptome reconstruction and annotation of the Egyptian rousette bat. **BMC Genomics**, [*s.l.*], v. 16, n. 1033, 2015.

LEMEY, P.; SALEMI, M.; VANDAMME, A. M. **The phylogenetic handbook**. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. 723 p.

LEYS, R.; WATTS, C. H.; COOPER, S. J.; HUMPHREYS, W. F. Evolution of subterranean diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporini, Bidessini) in the arid zone of Australia. **International Journal of Organic Evolution**, [*s.l.*], v. 57, p. 2819-2834, 2003.

LI, W.; ZHANG, X. C.; ZHAO, J.; SHI, Y.; ZHU, X. P. Complete mitochondrial genome of *Cuora trifasciata* (Chinese three-striped box turtle), and a comparative analysis with other box turtles. **Gene**, [*s.l.*], v. 555, n. 2, p. 169-177, 2015.

LYNGGAARD, C.; NIELSEN, M.; SANTOS-BAY, L.; GASTAUER, M.; OLIVEIRA, G.; BOHMANN, K. Vertebrate diversity revealed by metabarcoding of bulk arthropod samples from tropical forests. **Environmental DNA**, [*s.l.*], v. 1, p. 329-341, 2019.

MAINE, J. J.; BOYLES, J. G. Bats initiate vital agroecological interactions in corn. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [*s.l.*], v. 112, p. 12438-12443, 2015.

MCCORMACK, J. E.; HIRD, S. M.; ZELLMER, A. J.; CARSTENS, B. C.; BRUMFIELD, R. T. Applications of next-generation sequencing to phylogeography and phylogenetics. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 66, p. 526-538, 2013.

MORENO-SANTILLÁN, D. D.; MACHAIN-WILLIAMS, C.; HERNÁN-

DEZ-MONTES, G.; ORTEGA, J. De novo transcriptome assembly and functional annotation in five species of bats. **Scientific Reports**, [*s.l.*], v. 9, n. 6222, 2019.

MORRIS, E. K.; CARUSO, T.; BUSCOT, F.; FISCHER, M.; HANCOCK, C.; MAIER, T. S.; MEINERS, T.; MÜLLER, C.; OBERMAIER, E.; PRATI, D.; SOCHER, S. A.; MÖST, M. H.; DONABAUER, M.; ARTHOFER, W.; SCHLICK-STEINER, B. C.; STEINER, F. M. Towards an evolutionary history of European-Alpine *Trechus* ground beetles: Species groups and wing reduction. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 149, n. 106822, 2020.

NEIBER, M. T.; HARTKE, T. R.; STEMME, T.; BERGMANN, A.; RUST, J.; ILIFFE, T. M.; KOENEMANN, S. Global biodiversity and phylogenetic evaluation of Remipedia (Crustacea). **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 6, p. e19627, 2011.

NIEMILLER, M. L.; PORTER, M. L.; KEANY, J.; GILBERT, H.; FONG, D. W.; CULVER, D. C.; HOBSON, C. S.; KENDALL, K. D.; DAVIS, M. A.; TAYLOR, S. J. Evaluation of eDNA for groundwater invertebrate detection and monitoring: a case study with endangered Stygobromus (Amphipoda: Crangonyctidae). **Conservation Genet Resour**, [*s.l.*], v. 10, p. 247-257, 2018.

NUNES, G. L.; OLIVEIRA, R. R. M.; PIRES, E. S.; PIETROBON, T.; PROUS, X.; OLIVEIRA, G.; VASCONCELOS, S. Complete mitochondrial genome of *Glomeridesmus spelaeus* (Diplopoda, Glomeridesmida), a troglobitic species from iron-ore caves in Eastern Amazon. **Mitochondrial DNA Part B: Resources**, [*s.l.*], v. 5, p. 3290-3291, 2020.

OLIVEIRA, R. R. M.; VASCONCELOS, S.; PIRES, E. S.; PIETROBON, T.; PROUS, X.; OLIVEIRA, G. Complete mitochondrial genomes of three troglophile cave spiders (*Mesabolivar*, Pholcidae). **Mitochondrial DNA Part B: Resources**, [*s.l.*], v. 4, p. 251-252, 2019.

PELLEGRINI, T. G.; SALES, L. P.; AGUIAR, P.; FERREIRA, R. L. Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 18, p. 17-38, 2016.

PÉREZ-MORENO, J. P.; ILIFFE, T. M.; BRACKEN-GRISSOM, H. D. Life in the Underworld: Anchialine cave biology in the era of speleogenomics. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 45, p. 149-170, 2016.

POMPANON, F.; DEAGLE, B. E.; SYMONDSON, W. O. C.; BROWN, D. S.; JARMAN, S. N.; TABERLET, P. Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. **Molecular Ecology**, [*s.l.*], v. 21, p. 1931-1950, 2012.

PROTAS, M. E.; TRONTELJ, P.; PATEL, N. H. Genetic basis of eye and pigment loss in the cave crustacean, *Asellus aquaticus*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [*s.l.*], v. 108, p. 5702-5707, 2011.

RATNASINGHAM, S.; HEBERT, P. D. N. A DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 8, p. e66213, 2013.

RENEKER, J.; LYONS, E.; CONANT, G. C.; PIRES, J. C.; FREELING, M.; SHYU, C. R.; KORKIN, D. Long identical multispecies elements in plant and animal genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [*s.l.*], v. 109, p. E1183-E1191, 2012.

RIEDEL, A.; SAGATA, K.; SUHARDJONO, Y. R.; TANZLER, R.; BALKE, M. Integrative taxonomy on the fast track: towards more sustainability in biodiversity research. **Front Zool.**, [*s.l.*], v. 10, n. 1, p. 15, 2013.

RUPPERT, K. M.; KLINE, R. J.; RAHMAN, M. S. Past, present, and future perspectives of environmental DNA (eDNA) metabarcoding: a systematic review in methods, monitoring, and applications of global eDNA. **Global Ecology and Conservation**, [*s.l.*], v. 17, p. e00547, 2019.

RUSSELLO, M.; AMATO, G.; DESALLE, R.; KNAPP, M. Conservation Genetics and Genomics. **Genes: Basel**, [*s.l.*], v. 11, n. 3, 2020.

SEGATTO, A. L. A. S.; GOETZE, M.; TURCHETTO, C. Marcadores moleculares baseados na análise de sequências: utilização em filogenia e filogeografia. *In*: TURCHETTO-ZOLET, A. C.; TURCHETTO, C.; ZANELLA, C. M.; PASSAIA, G. **Marcadores moleculares na era genômica: metodologias e aplicações**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2017. p. 77-93.

SHNEER, V. S. DNA barcoding is a new approach in comparative genomics of plants. **Genetika,** [*s.l.*], v. 45, n. 11, p. 1436-1448, 2009.

SIMMONS, M.; TUCKER, A.; CHADDERTON, W. L.; JERDE, C. L.; MAHON, A. R. Active and passive environmental DNA surveillance of aquatic invasive species. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, [*s.l.*], v. 73, p. 76-83, 2016.

SONNEMANN, I.; WÄSCHKE, N.; WUBET, T.; WURST, S.; RILLIG, M. C. Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. **Ecology and Evolution**, [*s.l.*], v. 4, n. 18, p. 3514-3524, 2014.

STOEV, P.; KOMERICKI, A.; AKKARI, N.; LIU, S.; ZHOU, X.; WEIGAND, A. M.; HOSTENS, J.; HUNTER, C. I.; EDMUNDS, S. C.; PORCO, D.; ZAPPAROLI, M.; GEORGIEV, T.; MIETCHEN, D.; ROBERTS, D.; FAULWETTER, S.; SMITH, V.; PENEV, L. *Eupolybothrus cavernicolus* Komericki & Stoev sp. n. (Chilopoda: Lithobiomorpha: Lithobiidae): the first eukaryotic species description combining transcriptomic, DNA barcoding and micro-CT imaging data. **Biodivers Data J.**, [*s.l.*], n. 1, p. e1013, 2013.

THOMSEN, P. F.; WILLERSLEV, E. Environmental DNA: an emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. **Biological Conservation**, [*s.l.*], v. 183, p. 4-18, 2015.

TOONEN, R. J.; PURITZ, J. B.; FORSMAN, Z. H.; WHITNEY, J. L.; FERNANDEZ-SILVA, I.; ANDREWS, K. R.; BIRD, C. E. EzRAD: a simplified method for genomic genotyping in non-model organisms. **PeerJ**, [*s.l.*], v. 1, p. e203, 2013.

VASCONCELOS, S.; BENTO, D.; LIMA, S.; FERREIRA, R.; DIAS, M.; OLIVEIRA, G. Cryptic diversity in the cave planthopper *Kinnapotiguara troglobia* (Hemiptera, Fulgoromorpha, Kinnaridae): evidence from DNA barcodes. *In*: INTERNATIONAL BARCODE OF LIFE CONFERENCE, 8, 2019, Trondheim, Ottawa. **Resumos** [...]. Trondheim, Ottawa: NRC Research Press, 2019. p. 444.

VEROVNIK, R.; SKET, B.; TRONTELJ, P. Phylogeography of subterranean and surface populations of water lice *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). **Molecular Ecology**, [*s.l.*], v. 13, p. 1519-1532, 2004.

VÖRÖS, J.; MÁRTON, O.; SCHMIDT, B. R.; GÁL, J. T.; JELIĆ, D. Surveying Europe's only cave-dwelling chordate species (*Proteus anguinus*) using environmental DNA. **PLOS One**, [*s.l.*], v. 6, p.e0170945, 2017.

WANG, P.; YAN, Z.; YANG, S.; WANG, S.; ZHENG, X.; FAN, J.; ZHANG, T. Environmental DNA: an emerging tool in ecological assessment. **Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology**, [*s.l.*], v. 103, p. 651-656, 2019.

WRIGHT, B. R.; FARQUHARSON, K. A.; MCLENNAN, E. A.; BELOV, K.; HOGG, C. J.; GRUEBER, C. E. A demonstration of conservation genomics for threatened species management. **Mol. Ecol. Resour.**, [*s.l.*], 2020. DOI 10.1111/1755-0998.13211.

YOCCOZ, N.; BRATHEN, K.; GIELLY, L.; HAILE, J.; EDWARDS, M.; GOSTAR, T.; POMPANON, F. DNA from soil mirrors plant taxonomic and growth form diversity. **Molecular Ecology**, [*s.l.*], v. 21, p. 3647-3655, 2012.

ZHANG, W.; CHEN, J.; YANG, Y.; TANG, Y.; SHANG, J.; SHEN, B. A practical comparison of de novo genome assembly software tools for next-generation sequencing technologies. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 6, p. e17915, 2011.

ZHANG, Y. M.; WILLIAMS, J. L.; LUCKY, A. Understanding UCEs: a comprehensive primer on using ultraconserved elements for arthropod phylogenomics. **Insect Systematics and Diversity**, [*s.l.*], v. 3, n. 5, 2019.

INVERTE

BRADOS

Callidosoma cassiculophylla
Lucas Mendes Rabelo

6

Acari

LEOPOLDO FERREIRA DE OLIVEIRA BERNARDI
Bolsista do Programa Nacional de Pós-Doutorado - PNPD/CAPES
Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras – UFLA

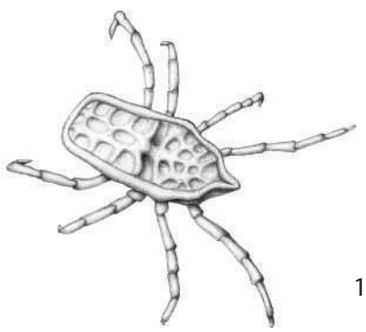
DANTE BATISTA RIBEIRO
Pós-graduação em Zoologia - Bolsista CAPES,
Programa de Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia,
Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG

BRENDA KAROLINA GOMES ALMEIDA
Pós-graduação em Zoologia - Bolsista FAPEMIG/VALE S.A.,
Programa de Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia,
Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG

SAMUEL CHAGAS BERNARDES
Pós-graduação em Zoologia, Museum für Naturkunde,
Leibniz-Institut für Evolutions und Biodiversitätsforschung, Berlim, Germany

SAMUEL GEREMIAS DOS SANTOS COSTA
Pós-graduação em Zoologia - Bolsista FAPEMIG
Programa de Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Zoologia,
Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG

ALMIR ROGÉRIO PEPATO
Professor associado do Departamento de Zoologia,
Curador da Coleção Acarológica – CCT/UFMG
Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG
Bolsita PQ-2 CNPq



Introdução geral

Os ácaros são pequenos aracnídeos que apresentaram um grande sucesso adaptativo e, no curso de sua evolução, desenvolveram especializações morfológicas e comportamentais que levaram a diferentes modos de vida, tornando estes organismos capazes de colonizar praticamente todos os ambientes conhecidos. São facilmente encontrados em locais muito comuns como solo de florestas, poeira em construções humanas, ninhos, plantas e em outros animais, além de habitats com condições abióticas extremas, como é o caso de fossas abissais (porções muito profundas no oceano), regiões permanentemente congeladas, desertos, topo de montanhas e cavernas. Neste grupo, podem ser encontradas espécies de vida livre – detritívoras, fitófagas, predadoras ou que se alimentam de microrganismos – e parasitas de vertebrados e invertebrados. Há espécies que são relevantes pragas agrícolas, vetores de doenças para humanos, animais e plantas ou predadores úteis ao controle biológico de pragas (KRANTZ, 2009; WALTER; PROCTOR, 2013).

Mesmo que todos esses organismos sejam chamados de ácaros, análises morfológicas mostram pouco suporte para a subclasse Acari como um grupo monofilético, ou seja, compartilhando um ancestral comum exclusivo (SHULTZ, 2007). Nestes trabalhos, os dois grandes grupos de ácaros, Acariformes e Parasitiformes, são posicionados diferentemente em diversas hipóteses, podendo ser mais proximamente relacionados a diversas ordens de aracnídeos. A maioria dos trabalhos que utilizam dados moleculares, por sua vez, concordam que Acariformes e Parasitiformes não compõem um grupo monofilético (ARRIBAS *et al.*, 2020; KLIMOV *et al.*, 2018; LOZANO-FERNANDEZ *et al.*, 2019; PEPATO *et al.*, 2010; PEPATO; KLIMOV, 2015).

Independentemente de suas afinidades, os dois grupos de ácaros divergiram muito precocemente na história geológica do planeta. Fósseis de Acariformes aparecem no Devoniano da Escócia (aproximadamente 410 milhões de anos) (HIRST, 1923). Já Parasitiformes aparecem apenas no Cretáceo, em fósseis contidos em âmbar coletado nos Estados Unidos e em Myammar (aproximadamente 100 milhões de anos) (DUNLOP *et al.,* 2020). No entanto, para o período já foram registradas três ordens distantemente relacionadas: os Opilioacarida, os Mesostigmata e os Ixodida (carrapatos) (DUNLOP; BERNARDI, 2014; OMID *et al.*, 2021; POINAR; BROWN, 2003). Os dados moleculares reportam uma longa história para os dois grandes grupos. Arribas e colaboradores (2020), por exemplo, dataram a divergência dos Acariformes há cerca de 455 milhões anos, entre o Ordoviciano e Cambriano; e a dos Parasitiformes, entre o Carbonífero e o Permiano, há cerca de 310 milhões de anos. Assim, o segundo grupo teria uma longa história de diversificação ainda não revelada pelo registro fóssil.

A principal novidade evolutiva (apomorfia) reputada aos ácaros é a subdivisão do corpo em uma porção especializada na tomada do alimento, o gnatossoma, formado pela quelícera, pelo epistômio e pelas coxas fundidas do palpo; e um idiossoma, contendo a maioria dos órgãos internos, olhos e pernas. A segmentação do corpo é vestigial nos grupos que divergiram cedo na história evolutiva e ausente naqueles mais derivados. Entretanto as descrições morfológicas dos ácaros incluem ainda outros termos para se referir às partes do corpo, nomenclaturas estas que não são unificadas e diferem, consideravelmente, entre os grandes grupos, gerando sérias dificuldades a quem começa a estudá-los.

Se a monofilia do grupo Acari é quase destituída de apoio de evidências moleculares e morfológicas, os grupos Acariformes e Parasitiformes, referidos por Lindiquist *et al.* (2009) como superordens, apresentam robusto suporte dos dados moleculares e uma longa lista de caracteres morfológicos distintivos para cada um deles (DUNLOP; ALBERTI, 2007). Ambos são grupos muito diversos e, nos últimos levantamentos exaustivos publicados, são reportadas 12.384 espécies de Parasitiformes e 42.233 espécies de Acariformes, totalizando 54.617 espécies de ácaros (BEAULIEU *et al.*, 2011; SCHATZ *et al.*, 2011; WALTER *et al.*, 2011). Entretanto a diversidade total estimada de Acari deve ser muito maior, podendo chegar a um número entre 500.000 e 1.000.000 de espécies (WALTER; PROCTOR, 2013; ZHANG, 2011). O número atual de espécies conhecidas é, com certeza, subestimado e, ainda que haja um grande esforço para resolver as lacunas taxonômicas e descrever a grande diversidade existente, o conhecimento que temos é desigual entre os países, ambientes e grupos amostrados (LI; ZHANG, 2016; LIU *et al.*, 2013).

Os Parasitiformes estão subdivididos em quatro ordens: Opilioacarida, Holothyrida, Ixodida (carrapatos) e Mesostigmata. O

último grupo inclui uma impressionante diversidade de ácaros de solo, parasitas associados a artrópodes e diversos vertebrados, além de outros hábitos, compreendendo atualmente mais de 110 famílias (BEAULIEU *et al.*, 2011; WALTER, 2013). Os Acariformes são mais diversos, divididos entre as ordens Trombidiformes e Sarcoptiformes, com mais de 150 e 110 famílias respectivamente (SCHATZ *et al.,* 2011; WALTER *et al.*, 2011; ZHANG *et al.*, 2011). Os Sarcoptiformes tradicionalmente incluem os táxons de Acariformes basais conhecidos como "Endeostigmata", o que, no entanto, não encontra suporte em análises moleculares (KLIMOV *et al.*, 2018; PEPATO; KLIMOV, 2015). Aqui, provisoriamente, mantemos a tradição de incluí-los entre os Sarcoptiformes.

Apesar de os ácaros serem muito diversos no mundo, com mais de 50.000 espécies descritas, o que representa quase metade de todas as espécies conhecidas de Arachnida, também correspondem a um dos agrupamentos de aracnídeos mais negligenciados, visto que o esforço em preencher as lacunas de conhecimento das espécies (chamado *Déficit Lineano,* ou seja, o déficit quanto à descrição de espécies e registro de suas ocorrências) ocorre de maneira muito desigual de acordo com a localidade e grupos taxonômicos estudados. Historicamente, por exemplo, há uma menor atenção às espécies de vida livre, enquanto aquelas de relevância médica, veterinária e agrícola têm sido estudadas mais intensamente (FLECHTMANN *et al.*, 2015; PALLINI *et al*., 2007).

Em ambientes cavernícolas os ácaros também são abundantes e frequentes nas mais diversas litologias, podendo ser encontrados associados a corpos d'água, solo, a depósitos de guano e de matéria orgânica, carcaças e aderidos diretamente ao corpo de diversos grupos de animais, tanto em vertebrados, como em invertebrados. A vasta diversidade de habitats ocupada pelos ácaros reflete-se nos hábitos e no comportamento das espécies observadas no meio hipógeo, sendo encontradas espécies consumidoras de microrganismos, decompositores, predadores de outros pequenos invertebrados ou parasitas de vertebrados e invertebrados (BERNARDI *et al.*, 2009; BRUCKNER, 1995; CORPUZ-RAROS; LIT, 2015; MAŚLAK; BARCZYK, 2011; PELLEGRINI; FERREIRA, 2013; SKUBAŁA *et al.*, 2013). Por essa imensa diversidade, qualquer inferência sobre o papel e a importância dos ácaros na ecologia das comunidades subterrâneas só é possível após a identificação dos indivíduos encontrados neste ambiente até, ao menos, a categoria de família.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Bernardi *et al.*, (2009) revisaram os ácaros obtidos em 131 cavernas de 15 estados brasileiros e a informação presente na literatura a respeito das ocorrências do grupo em cavernas do Brasil, tendo sido registrado um total de 49 famílias distintas de ácaros. A estes dados, somamos as publicações dos últimos 12 anos e as ocorrências presentes na coleção acarológica do Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG/AC e na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras do Centro de Estudo em Biologia Subterrânea da Universidade Federal de Lavras – ISLA/UFLA. Assim, reportamos neste capítulo um total de 126 famílias de ácaros para o ambiente cavernícola, com 77 novas ocorrências, associadas especialmente a geossistemas ferruginosos dos estados do Pará e Minas Gerais (Tabela 1 e Tabela 2). Este levantamento, certamente, não é exaustivo e está longe de ser uma representação acurada da biodiversidade subterrânea de ácaros para o Brasil, mas consiste no maior conjunto de dados já compilados para o país até o momento. Desta forma, a seguir faremos uma curta introdução a cada um dos grupos.

SUPERORDEM PARASITIFORMES

Os ácaros Parasitiformes apresentam cerca de 12 mil espécies descritas (BEAULIEU *et al.*, 2011). Podem ser separados dos Acariformes por possuírem estigmas (aberturas do sistema traqueal) no idiossoma (quatro pares dorsolaterais ou um par ventrolateral); pernas com coxas livres (não fundidas ao ventre do idiossoma) e, geralmente, móveis; tarsos com uma fissura peripodomérica (que contorna todo o tarso) associadas a órgãos sensoriais (lirifissuras) que dividem o tarso em uma porção basal e outra distal; na extremidade da porção dorsal do tarso do primeiro par anterior de pernas, apresentam um conjunto de setas adensadas, dentre elas solenídios, setas que ao microscópio aparecem como ocas, pois são preenchidas por citoplasma, e que têm função quimiorreceptora. As quatro ordens que com-

põem os Parasitiformes foram encontradas em amostras coletadas em cavernas brasileiras, ainda que a ordem Holothyrida esteja restrita à região Norte do país (Tabela 1).

Ordem Opilioacarida

É um grupo de ácaros pouco diversificado, com uma riqueza de espécies significativamente menor que outras ordens, como Mesostigmata e Ixodida. São organismos de vida livre, encontrados no solo e considerados onívoros, alimentando-se, especialmente, de restos de plantas e animais. São de tamanho relativamente grande, se comparados a outros ácaros, podendo atingir até 3mm. Trata-se de grupo cosmopolita com registro para 26 países, sendo conhecidas cerca de 50 espécies classificadas em 13 gêneros e uma única família (Opilioacaridae) (ARAÚJO *et al.*, 2020; BEAULIEU *et al.*, 2011; BERNARDI *et al.*, 2020; WALTER; HARVEY, 2009).

Os Opilioacarida apresentam cutícula coriácea, geralmente com manchas e listras roxo-azuladas e podem ser separados dos demais Parasitiformes por alguns caracteres exclusivos, como a presença de quatro pares de espiráculos dorsolaterais em adultos e tritoninfas; e presença de verrugas externas entre as coxas do segundo par de pernas e fêmeas com ovipositor eversível. Apresentam caracteres considerados como plesiomórficos ("primitivos"), como garras terminais nos palpos, presença de dois ou três ocelos, tritoesterno formado por sternapófises não fundidas e estruturas associadas ao gnatossoma (rutela), que auxiliam a ingestão de material sólido (KLOMPEN; VÁZQUEZ, 2015; VAN DER HAMMEN, 1976; WALTER; PROCTOR, 1998).

Os registros no Brasil incluem 4 gêneros (*Amazonacarus*, *Brasilacarus*, *Caribeacarus* e *Neocarus*) e 11 espécies descritas. Estes estão distribuídos em cavernas formadas em rochas carbonáticas, magmáticas, ferríferas e siliciclásticas nos estados de AL, BA, MG, PA, PE, PI, RJ, RN e SP (ARAÚJO *et al.*, 2018; BERNARDI *et al.*, 2013; BERNARDI; BORGES-FILHO, 2018; VÁZQUEZ; ARAÚJO; FERES, 2014, 2015).

Ordem Holothyrida

Esta ordem é composta por três famílias, com 27 espécies descritas em 13 gêneros (BEAULIEU *et al.*, 2011; LEHTINEN, 1991). Os Holothyrida são ácaros relativamente grandes (2-7 mm) e consumidores de carcaças (WALTER; PROCTOR, 1998). Apresentam coloração marrom e são fortemente esclerotizados, com um único escudo abaulado cobrindo todo o dorso, o que deu nome ao grupo (grego: *holo,* inteiro e *thyr*, escudo). Os peritremas (no caso dos Holothyrida e Mesostigmata, sulcos com microtubérculos associados aos estigmas, às aberturas do sistema respiratório traqueal) são largos e curtos, com os estigmas acima das pernas III podendo apresentar um par de estruturas dorsais chamadas de órgãos de Thons e um par de ocelos laterais. O Tritosterno (processo que se projeta sob o gnatossoma, considerado derivado do esterno do terceiro segmento do corpo, daí o nome) pode estar presente e flageliforme ou ausente. O hipostômio com cornículos, projeções geralmente pontudas associadas àquela estrutura (WALTER, 2009). Frequentemente, os Holothyrida são confundidos com Mesostigmata devido à semelhança entre os peritremas e o formato do corpo. Um caráter conspícuo que os separa é a presença de várias setas nas valvas anais dos Holothyrida, enquanto nos Mesostigmata estas placas são nuas ou apresentam duas setas no máximo.

A ocorrência de Holothyrida em cavernas brasileiras é bastante restrita, tendo sido registrada apenas uma espécie, *Diplothyrus schubarti* Lehtinen, 1999 (Holothyrida: Neothyridae), para cavernas ferruginosas localizadas na porção sudoeste do estado do Pará (BERNARDI *et al.*, 2011), além de indivíduos ainda não completamente identificados para a mesma região, e que estão depositados na coleção acarológica do CCT-UFMG.

Ordem Ixodida

Os carrapatos, nome popular utilizado para referir-se à ordem Ixodida, constituem um grupo com mais de 800 espécies descritas em todo o mundo (BEAULIEU *et al.*, 2011). Consiste em ácaros que em alguns dos estágios de vida são parasitas hematófagos de vertebrados. Espécies dessa ordem são cosmopolitas e encontradas, principalmente, em regiões tropicais e subtropicais. Por estarem frequentemente ligadas à transmissão de doenças como a febre maculosa e a doença de Lyme, entre outras, despertam grande interesse de grupos de pesquisa nas áreas da Parasitologia e Saúde Pública (BOWMAN; NUTTALL, 2008).

Uma característica distintiva desse grupo é a modificação do hipostômio em um órgão especializado capaz de perfurar os tecidos que formam a pele e prender-se ao hospedeiro com um número variável de fileiras de dentes voltados para trás em sua porção ventral. Além disso, parte das estruturas sensoriais do tarso I, característica de todos os Parasitiformes, encontra-se organizada nos Ixodida no órgão de Haller (BOWMAN; NUTTALL, 2008).

A ordem Ixodida contém três famílias, sendo duas – Ixodidae e Argasidae – presentes no território brasileiro, são encontradas tanto em ambientes epígeos como em cavernas. As duas famílias podem ser facilmente separadas pela posição do gnatossoma: anterior e facilmente visível dorsalmente nos Ixodidae; em posição anteroventral nos Argasidae, por isso escondidos pela parte anterior do idiossoma quando vistos

Tabela 1. Ocorrência de famílias de ácaros da Ordem Parasitiformes em estados brasileiros.

Ordem	Subordem	Família	Estado de ocorrência
Opilioacarida		Opilioacaridae	AL, BA, MG, PA, PE, PI, RJ, RN e SP
Holothyrida		Neothyridae	PA
Ixodida		Argasidae	AM, AL, BA, CE, ES, GO, MG, MT, MS, PA, PE, PI, PR, RN, RO, SE, SP, TO
		Ixodidae	AM, AL, BA, CE, ES, GO, MG, MT, MS, PA, PE, PI, PR, RN, RO, SE, SP, TO
Mesostigmata	Monogynaspida	Ameroseiidae	BA, MG, PA
		Ascidae	CE, BA, MG, PA, PR, RN e SP
		Blattisociidae	MG e PA
		Cillibidae	MG
		Dermanyssidae	MG e PA
		Diathrophallidae	MT
		Digamasellidae	MG
		Discourellidae	SP
		Dynichidae	MG
		Euthrachytidae	MG
		Eviphididae	MG, PA e SP
		Heterozerconidae	BA, MG, PA e RJ
		Ixodorhynchidae	BA, MG e SP
		Laelapidae	AL, BA, CE, ES, GO, MG, MT, MS, PA, PE, PR, RJ, RN, SE, SP e TO
		Macrochelidae	AL, BA, CE, ES, GO, MG, MT, PA, PE, PI, PR, RJ, RN, SE, SP e TO
		Macronyssidae	AL, BA, CE, ES, MG, MT, PA, PE, PI, RJ, RN, SE, SP e TO
		Melichaeridae	MG e PA
		Ologamasidae	GO, MG, SP e PA
		Oplitidae	MG e PA
		Otopheidomenidae	BA, MG, PA e RN
		Pachylaelapidae	MG
		Parasitidae	MG, PA, PR e SP
		Phytoseiidae	MG, PA, PR e SP
		Podocinidae	ES, CE, MG, RJ, PA e SP
		Polyaspidae	SP
		Rhodacaridae	BA, MG, SP e PA
		Spinturnicidae	CE, MG e PA

Ordem	Subordem	Família	Estado de ocorrência
Mesostigmata	Monogynaspida	Spelaeorhynchidae	MG e PA
		Thinozerconidae	PR
		Trachytidae	MG
		Trematuridae	MG e PA
		Trachyuropodidae	MG e PA
		Uroactinidae	MG
		Uropodidae	AM, BA, CE, MG, MT, PR, SP, TO e PA
		Veigaiidae	BA, ES, MG, PA e SP
	Sejina	Ichthyostomatogasteridae	MG e RN
		Reginacharlottiidae	MG, BA, PA, PE, PI e RN
		Sejidae	MG, PR, RN e SP
	Trigynaspida	Asternoseiidae	MG e PA
		Celaenopsidae	PR
		Davacaridae	MG
		Diplogyniidae	MG e PA
		Fedrizziidae	PR
		Neotenogyniidae	BA, MG, RJ e PA
		Pyrosejidae	MG
		Schizogyniidae	MG

desde o dorso. Além disso, a posição da abertura das traqueias é variável: nos estágios pós-larvais dos Ixodidae as placas estigmáticas são encontradas após a coxa IV e nos Argasidae, entre as coxas III e IV. Finalmente, a cutícula dos Ixodidae inclui um escudo podonotal (escudo dorsal na altura da inserção das pernas) nas fêmeas e ninfas, e um escudo holonotal (cobrindo o corpo todo) nos machos, estruturas ausentes nos Argasidae (daí o nome popular de carrapatos moles). A esclerotização da cutícula nos Ixodidae também pode incluir uma fileira de placas pequenas na margem posterior do corpo, os festões.

Algumas espécies de carrapatos do gênero *Antricola* (Argasidae) foram encontradas, até o momento, exclusivamente em cavernas, em populações que chegam a milhares de indivíduos, ocorrendo principalmente em cavernas quentes, conhecidas como "*hot ou bat caves*", mais frequentes nas porções Norte e Nordeste do Brasil (ESTRADA-PEÑA *et al.*, 2004; LABRUNA *et al.*, 2008). As larvas são parasitas exclusivas de morcegos, realizam apenas um grande repasse sanguíneo e passam todo o tempo associadas a seus hospedeiros. As formas pós larvais (ninfas e adultos) apresentam o aparelho bucal com estruturas atrofiadas não funcionais (hipostômio reduzido e sem dentes), com a morfologia incompatível com o hábito parasitário. Assim, acredita-se que os estágios pós larvais dos *Antricolas* possam se alimentar de guano, ou outros tipos de alimento que estejam associados ao substrato onde estes organismos são encontrados no ambiente cavernícola, o que representaria um comportamento único dentre os carrapatos (RIBEIRO *et al.*, 2012).

A distribuição geográfica de espécies da ordem Ixodida em cavernas brasileiras abrange quase todo território nacional. Frequentemente, são encontradas novas ocorrências e são descritas novas espécies obtidas no ambiente hipógeo (*e.g.* DANTAS-TORRES *et al.*, 2009, 2012; HENRIQUE-SIMÕES *et al.*, 2012; NAVA *et al.*, 2010). Atualmente, as ocorrências de Argasidae e Ixodidae subterrâneos abrangem todos os estados brasileiros, exceto o Acre, Roraima, Maranhão e Paraíba, provavelmente pela falta de coletas ou da publicação das ocorrências.

Ordem Mesostigmata

Mesostigmata é a mais diversa ordem dentre os Parasitiformes, contendo cerca de 90% das espécies descritas deste grupo (BEAULIEU *et al.*, 2011). A maioria das espécies são predadores de vida livre, embora existam espécies parasitas, detritívoras, saprófagas, micófagas e fitófagas (LINDQUIST *et al.*, 2009; WALTER; PROCTOR, 2013).

A ordem Mesostigmata pode ser separada dos demais Parasitiformes pela presença do estigma (abertura do sistema traqueal) entre as pernas II e III, tritosterno geralmente presente e com uma base distinta e única, valvas anais com um ou nenhum par de setas. Como mencionamos, pessoas que tentam pela primeira vez identificar ácaros confundem alguns Mesostigmata mais esclerotizados com Holothyrida, sendo que podem facilmente ser separados pelo número de setas nas placas anais.

Os Mesostigmata incluem algumas das famílias mais comuns de ácaros predadores associados a cavernas, sendo encontrados andando livremente no solo ou em meio à matéria orgânica. Dentre estes, são especialmente abundantes os das famílias Macrochelidae (gênero *Macrocheles*), Laelapidae (gêneros *Stratiolaelaps*, *Gaeolaelaps*, *Cosmolaelaps* e *Androlaelaps*), Podocinidae (gênero *Podocinum*) e Ascidae (*Asca*). Outras famílias como os Uropodidae, não são tão frequentes, mas em algumas cavernas onde é encontrado guano fresco de morcegos, podem atingir populações de milhares de indivíduos (PELLEGRINI; FERREIRA, 2013).

Entre os parasitas destacam-se, as famílias Macronyssidae, Spinturnicidae e Spelaeorhynchidae que, por serem associados a vertebrados, especialmente morcegos, podem ser habitantes abundantes e diversos em cavernas. Dentre os macronissídeos, algumas espécies de grande tamanho corporal associam-se aos hospedeiros em parte do seu ciclo de vida (RADOVSKY, 1967; RADOVSKY, 2010), podendo também ser encontradas andando no solo e em paredes de cavernas (abrigo), onde são facilmente coletadas. As famílias Spinturnicidae e Spelaeorhynchidae são obrigatoriamente associadas a morcegos. Assim, em geral, é necessário coletar seus hospedeiros para que estes sejam encontradas (RUDNICK, 1960; CONFALONIERI, 1976).

SUPERORDEM ACARIFORMES

Uma característica que marca as fronteiras entre os Parasitiformes e os Acariformes é a presença de uma substância particular nas setas, a Actinopilina, que confere a elas birrefringência, isto é, diferentes índices de refração de acordo com a direção da incidência de luz, característica ausente nos Parasitiformes (DUNLOP; ALBERTI, 2007).

Muitas outras características, além da presença da Actinopilina, também permitem diferenciar os Acariformes dos Parasitiformes, apesar de muitas espécies não apresentarem todas elas simultaneamente: os estigmas, quando presentes, são anteriores à coxa II; as larvas possuem um órgão osmorregulatório, o órgão epimeral ou de Claparède, que é sucedido nas ninfas e adultos por estruturas pareadas na área genital – os acetábulos genitais – que cumprem a mesma função nesses estágios e que são múltiplos nas formas de água doce e, às vezes, espalhados pelo ventre; coxas fundidas ao ventre; o palpo não possui apotele, isto é, sem um pré-tarso ou um segmento distal ao tarso e que porta garras, como vimos nos Parasitiformes.

Nesse clado são encontradas famílias muito abundantes e comuns em cavernas. Por ser constituído de muitas espécies detritívoras e que se alimentam de microrganismos, são amplamente encontrados em matéria orgânica em decomposição e, algumas vezes, com populações de milhares de organismos especialmente associadas ao guano. As famílias Acaridae e outras da coorte Oribatida são bastante comuns nestas situações (PELLEGRINI; FERREIRA, 2013). Dentre os Trombidiformes, temos espécies predadoras que são encontradas no piso de cavernas. Neste grupo, temos também espécies parasitas e a Coorte Parasitengona, cujos adultos e ninfas são comuns no solo de cavernas e cujas larvas são parasitas de artrópodes e vertebrados cavernícolas. Devido ao tamanho e às cores vermelha, amarela ou branca, podem ser facilmente coletadas por observadores sem o uso de lentes de aumento.

Ordem Trombidiformes

A ordem Trombidiformes é a maior e a mais diversa dentro de Acari com mais de 25.800 espécies descritas. Os Trombidiformes são compostos pelas subordens Sphaerolichida e Prostigmata, sendo que a primeira compreende apenas duas famílias, e a outra contém um total de 146 famílias (ZHANG *et al.*, 2011).

Os Trombidiformes diferem dos ácaros Sarcoptiformes e Endeostigmata por não apresentarem uma rutela (estruturas associadas à ingestão de material sólido) e pela redução do número de setas do opistossoma (porção do idiossoma posterior às pernas). Nos Trombidiformes temos dois (ou raramente três) pares de setas na primeira fileira dessa região do corpo. Esta condição pode ser obscurecida pela multiplicação de setas do idiossoma ou hipertriquia, como é o caso dos adultos e ninfas de Parasitengona ou pela perda da maioria das setas, como na família Halacaridae.

Características frequentes em Trombidiformes são quelíceras não queladas, isso é, em que há a redução do digito fixo, perdendo assim o formato de pinça. Neste caso, podem apresentar formas de foice, estilete, gancho, etc. Também é frequente a presença de palpos com o tarso opondo-se a um espinho da tíbia, de forma a produzir uma estrutura similar a uma quela, conhecida no jargão acarológico como "complexo unha-dedão".

Uma parcela importante da diversidade dos ácaros Trombidiformes está associada às plantas, sendo que a ocorrência de

Tabela 2. Ocorrência de famílias de ácaros da Ordem Acariformes em estados brasileiros.

Ordem	Subordem	Família	Estado de ocorrência
Sarcoptiformes	Endeostigmata	Alycidae	MG
		Grandjeanicidae	MG
	Oribatida	Acaridae	AL, BA, CE, MG, PR, SP e PA
		Aphelacaridae	MG
		Camisiidae	MG
		Cepheidae	PR e SP
		Ceratokalummidae	MG
		Chetochelacaridae	MG e PA
		Damaeidae	MG
		Epilohmanniidae	MG e PR
		Eremaeidae	PA
		Galunmidae	CE, MG, PR, SP e PA
		Glycyphagidae	BA, MG, PR e SP
		Haplochtoniidae	BA
		Haplomegistidae	AM
		Haplozetidae	PR e MG
		Hermaniidae	PR
		Heterochthoniidae	MG
		Histiostomadae	BA, CE, ES, GO, MG, PA, MG, PR, RN, SE, SP e TO
		Liacaridae	MG
		Lohmanniidae	PA
		Microzetidae	MG
		Mochlozetidae	MG
		Mycobatidae	MG
		Nanhermannidae	MG
		Oribatulidae	PR e SP
		Oppiidae	PR, SP e MG
		Parakalummidae	MG
		Pheroliodidae	MG
		Phitiracaridae	PR e MG
		Pyroglyphidae	PR
		Rosensteiniidae	CE e MG
		Sarcoptidae	MG
		Scheloribatidae	MG
		Sphaerochthoniidae	MG
		Stelechobatidae	MG
		Trhypochthoniidae	MG e PA

Ordem	Subordem	Família	Estado de ocorrência
		Adamystidae	MG
		Anystidae	AL, BA, ES, MG, PE e PA
		Bdellidae	BA, ES, MG, SP, PR e PA
		Caeculidae	MG
		Calyptostomatidae	MG
		Camerobiidae	MG
		Cheyletidae	BA, MG, PA e PR
		Chyzeriidae	MG
		Cunaxidae	BA, ES, GO, MG, PI, RJ e PA
		Ereynetidae	MG e SP
		Erythraeidae	BA, ES, MG, RJ, SP e PA
		Erythracaridae	BA, ES, GO, MG, MS, MT, CE, RJ, RN, PA, PE, SE, SP
		Eupodidae	MG e PA
		Eutrombidiidae	MG e PA
		Halacaridae	RN
		Hydrodromidae	MG
		Iolinidae	MG
		Johnstonianidae	MG e PA
		Labidostomatidae	BA, CE, ES, MG, PA
Trombidiformes	Prostigmata	Leeuwenhoekiidae	MG e PA
		Limnesiidae	MG
		Microtrombididae	MG
		Neothrombiidae	MG e SP
		Neotrombidiidae	MG
		Penthalodidae	MG e PA
		Podothrombiidae	MG
		Rhagidiidae	BA, ES, GO, MG, PA, SP, RJ
		Scutacaridae	MG, PA
		Smaridiidae	MG, PR, PA e SP
		Stigmaeidae	MG
		Tarsonemidae	MG e PA
		Tenerifiidae	BA, GO, MG, MS, MT e TO
		Tenuipalpidae	MG
		Tetranychidae	MG e PA
		Trombellidae	MG
		Trombiculidae	BA, CE, ES, MG, MT, PR, RJ, SP e PA
		Trombidiidae	BA, CE, ES, GO, MG, RJ, SP e PA
		Tydeidae	MG, PI, PA e PR
	Sphaerolichida	Sphaerolichidae	MG e PA

famílias como Tenuipalpidae e Tetranychidae no interior de cavernas, como assinalado na Tabela 1, é considerada acidental ou associada a zonas de entrada das cavidades naturais subterrâneas. A ocorrência de ácaros de água doce, como os Halacaridae ou de Hydrachnidia, é interessante, pois mostra a ocupação de nichos de água doce subterrâneos. Pequenos predadores das famílias Bdellidae, Cunaxidae, Erythracaridae e Rhagidiidae são especialmente abundantes nestes ambientes. Além deles, as famílias que pertencem ao grupo dos Parasitengona, tais como Erythraeidae, Smarididae Leeuwenhoekiidae e Trombiculidae também são facilmente encontradas no meio hipógeo. Como mencionado anteriormente, estes ácaros apresentam um ciclo de vida que inclui uma larva parasita de vertebrados (como os morcegos) e artrópodes (como os grilos cavernícolas e opiliões), ninfas e adultos predadores de vida livre. As formas de vida livre são predadoras relativamente grandes, frequentes em solos de

Tabela 3. Espécies descritas a partir de exemplares coletados em cavernas em estados brasileiros.

Ordem	Família	Gênero / Espécie
Opilioacarida	Opilioacaridae	*Caribeacarus brasiliensis* Bernardi, Silva, Zacarias, Klompen & Ferreira, 2013
		Neocarus caipora Bernardi, Klompen & Ferreira, 2014
		Neocarus coronatus Araújo & Feres, 2018
		Neocarus jonasi Araújo & Duarte, 2021
		Neocarus potiguar Bernardi, Zacarias & Ferreira, 2012
		Neocarus proteus Bernardi, Klompen, Zacarias & Ferreira, 2013
		Neocarus simmonsi Bernardi, Zampaulo & Oliveira, 2020
		Neocarus spelaion Bernardi & Borges-Filho, 2018
Mesostigmata	Ameroseiidae	*Ameroseius mineiro* Narita, Bernardi & Moraes, 2013
	Macronyssidae	*Chiasmanyssus cavernicola* Gomes-Almeida & Pepato, 2021
	Reginacharlottiidae	*Reginacharlottia brasiliensis* Walter, 2013
	Trachytidae	*Uroseius subterraneus* Conceição & Pepato, 2021
Ixodida	Argasidae	*Antricola guglielmonei* Estrada-Peña, Barros-Battesti & Venzal, 2004
		Antricola delacruzi Estrada-Peña, Barros-Battesti & Venzal, 2004
		Antricola inexpectata Estrada-Peña, Barros-Battesti & Venzal, 2004
		Nothoaspis amazoniensis Nava, Venzal & Labruna, 2010
		Ornithodoros cavernicola Dantas-Torres, Venzal & Labruna, 2012
		Ornithodoros rondonienses Labruna, Tessini, Camargo, Brandão, Ribeiro & Estrada-Peña, 2008
	Ixodidae	*Ixodes paranaenses* Barros-Battesti, Arzua, Pichorim & Keirans, 2003
Trombidiformes	Bdellidae	*Cyta troglodyta* Hernandes, 2011
	Erythraeidae	*Callidosoma cassiculophylla* Bernardi, Wohltmani, Lorenzon & Ferreira, 2017
		Lasioerythraeus jessicae Costa, Klompen, Bernardi, Gonçalves, Ribeiro & Pepato, 2019
		Leptus (*Leptus*) *flechtmanni* Bassini-Silva, Jacinavicius & Barros-Battesti, 2020
		Leptus sidorchukae Costa, Klompen, Bernardi, Gonçalves, Ribeiro & Pepato, 2019
	Microtrombidiidae	*Eutrombidium carajas* Noei & Sundic, 2020
	Neotrombidiidae	*Birjandtrombella minae* Noei, Sundic & Bernardi, 2022
		Birjandtrombella pataxo Noei, Sundic & Bernardi, 2022
	Teneriffiidae	*Neoteneriffiola xerophila* Bernardi, Pellegrini & Ferreira, 2012

cavernas e em outros ambientes subterrâneos.

Ordem Sarcoptiformes

Os Sarcoptiformes, diferente dos Trombidiformes, são capazes de alimentar-se de material sólido, incluindo espécies consumidoras de detritos, o que os tornam potencialmente relevantes nas cadeias tróficas do solo. A ordem é dividida em duas subordens: Endeostigmata e Oribatida. A primeira, no entanto, não deve ser um grupo que compartilhe um ancestral comum exclusivo com o segundo. Os estudos filogenéticos sobre as relações dos Endeostigmatas ainda são escassos, mas em trabalhos recentes suas espécies aparecem divididas entre linhagens externas aos Sarcoptiformes e Trombidiformes, e linhagens na base dos Sarcoptiformes (KLIMOV *et al.*, 2018; PEPATO; KLIMOV, 2015). Já os Oribatidas são considerados monofiléticos e incluem o grupo dos Astigmata, ácaros com grande diversidade de hábitos, como parasitas (*e.g.* associados a morcegos), presentes em depósitos de matéria orgânica (*e.g.* folhiços, guano e carcaças) e até mesmo foréticos (associados a invertebrados e vertebrados) (OCONNOR, 1994, 2009).

Principais troglomorfismos

Moseley (2009) considera as cavernas ecótonos, ou seja, áreas de transição entre o subsolo – incluindo aí o sistema de pequenas cavidades, fissuras e diaclases na matriz rochosa onde as cavernas se inserem – e a superfície. Nas cavernas, ocorre a mudança gradual de fatores bióticos e abióticos entre a superfície e o subsolo, o que permite a ocorrência de espécies advindas destes dois ambientes. Portanto, nas cavernas, podemos encontrar espécies epígeas (habitantes da superfície), endogeicas (habitantes do solo profundo, horizonte mineral), edáficas (habitantes do solo), além daquelas que são restritas ao ambiente subterrâneo: troglóbias (DUCARME *et al.*, 2004).

De forma geral, há três abordagens que podemos empregar para categorizar as espécies de ácaros encontrados nos ambientes subterrâneos e tentar classificar quais estão efetivamente restritas a eles.

LEVANTAMENTOS DETALHADOS

A primeira delas deve considerar a realização de levantamentos detalhados da diversidade encontrada em ambientes subterrâneos e comparar com o ambiente epígeo, atentando-se para as diferenças na composição das comunidades. Estabelecer a natureza da associação entre os ácaros e as cavernas demanda a descrição detalhada da diversidade da serrapilheira, solo e subsolo que circundam as cavernas (SKUBAŁA *et al.*, 2013). Infelizmente, no entanto, é escasso o conhecimento sobre a fauna presente em cavernas no Brasil. O conhecimento a respeito da fauna de ácaros epígeos, edáficos e endogéicos é também muito incipiente, o que dificulta ou inviabiliza a classificação dos ácaros quanto à sua associação ao ambiente hipógeo. Em países do velho mundo, onde a Biologia Subterrânea é uma ciência com um longo histórico, alguns estudos tentaram elucidar melhor a dependência e as interações estabelecidas entres os ácaros e o ambiente cavernícola. Entre estes estudos, vale mencionar o trabalho de Ducarme e colaboradores (2004), que compara relações ecológicas da fauna de duas cavernas e do horizonte mineral do solo de três sítios florestais na Bélgica. Pela comparação, torna-se evidente que a proporção de predadores, ácaros foréticos e oribatídeos primitivos era maior nas cavernas avaliadas. Da mesma forma, linhagens basais de Oribatídeos e Mesostigmata, também predadores, estão entre os ácaros mais comuns em cavernas brasileiras (Tabelas 1 e 2). No entanto, não possuímos estudos dessa natureza em nosso país, sendo uma abordagem importante para a classificação ecológica e evolutiva das espécies que aqui encontramos. Somente com a caracterização de quais espécies estão presentes em cada um dos compartimentos que compõe os ecossistemas do solo até o ambiente hipógeo mais profundo é que seremos capazes de prover informações suficientes para que seja possível a correta caracterização e categorização dos ácaros que os colonizam e que, possivelmente, estão restritos a cada um desses habitats.

FILOGENIA

Uma segunda abordagem para a classificação dos ácaros quanto à sua condição ecológica e evolutiva é a utilização de conhecimento prévio, tanto da filogenia quanto da anatomia do grupo, para tentar identificar mudanças morfológicas nas espécies encontradas no ambiente cavernícola que representem adaptações específicas que permitam a colonização e o estabelecimento de populações no ambiente subterrâneo. Para isso, é importante que se faça a comparação de espécies proximamente relacionadas e que estão presentes no ambiente epígeo, com o intuito de se identificar a ocorrência de troglomorfismos. No entanto, a principal dificuldade no uso de troglomorfismos como ferramenta para identificação de espécies troglóbias é diferenciá-los de espécies edáficas que também possuem estas características (*e.g.* despigmentação e redução de olhos). A semelhança ambiental entre o meio cavernícola e as porções mais profundas dos solos ou da serrapilheira são muitas, tanto que várias linhagens de ácaros colonizaram as cavernas vindas dire-

tamente dos ambientes endogeicos ou edáficos (DUCARME *et al.*, 2004). Ambos são ambientes escuros e úmidos. No entanto, cavernas representam espaços mais amplos (vazios) e, em geral, com maior estabilidade climática, enquanto no solo os espaços estão restritos aos interstícios e a amplitude térmica e a variação da umidade tendem a ser mais elevadas (DUCARME *et al*., 2004; ZACHARDA, 1978, 1982, 1994; ZACHARDA *et al.*, 2011). De qualquer forma, deve-se ter em mente que características consideradas troglomorfismos para vários grupos de vertebrados e invertebrados (como a perda de olhos e a falta de pigmentação) já estão presentes nos ancestrais de várias linhagens de ácaros de solo e de serrapilheira antes destes ocuparem o ambiente cavernícola. Desta forma, os troglomorfismos devem ser avaliados no contexto filogenético do grupo: em uma família de ácaros epígeos onde todos os espécimes sejam pigmentados e possuam olhos (*e.g.* Bdellidae, Trombiculidae, Opilioacarida), a perda de olhos e falta de pigmentação podem ser de fato possíveis troglomorfismos. Até o momento, os troglomorfismos demostrados de maneira mais robusta nos ácaros estão relacionados ao tamanho (corpos e especialmente apêndices mais longos), o que parece vantajoso nos espaços mais amplos das cavernas se comparado aos interstícios do solo, além de modificações no tamanho dos órgãos sensoriais (aumento em comprimento). Modificações consideradas como troglomorfismos efetivos já foram observadas em membros das famílias Rhodacaridae, Parasitidae, Veigaiidae, Eupodidae, Tydeoidea, Brachychthoniidae, Opilioacaridae e, especialmente, em Rhagidiidae (DUCARME *et al.*, 2004; ZACHARDA, 1978, 1982, 1994; ZACHARDA *et al.*, 2011). Prováveis troglomorfismos relacionados aos órgãos sensoriais podem ser encontrados em algumas espécies de Rhagidiidae restritas a cavernas, como é o caso da espécie belga *Poecilophysis spelaea* (Wankel, 1861). Comparada com as espécies superficiais *Hammenia macrostella* Zacharda, 1980 e *Shibaia longisensilla* (Shiba, 1969), *P. spelaea* apresenta o órgão ragidial (solenídios, isto é, setas quimiorreceptoras que ao invés de eretas são, nesse caso, horizontais e inseridas em sulcos superficiais) oblíquo e tricobótrias (setas mecanorreceptoras especializadas em detectar vibrações) filiformes e longas, enquanto nas espécies superficiais o órgão ragidial é paralelo e as tricobótrias clavadas. Além disso, foi observado que os Rhagidiidae troglomórficos possuem quelíceras significativamente maiores e mais alongadas quando comparadas com espécies que habitam o solo (DUCARME *et al.*, 2004; ZACHARDA, 1978, 1982, 1994; ZACHARDA *et al.*, 2011).

FERRAMENTAS MOLECULARES

Finalmente, podemos utilizar ferramentas moleculares para testar se os padrões observados em ácaros cavernícolas correspondem aos modelos de espécies conhecidamente troglóbias (seleção de caracteres relacionados ao ambiente, deriva genética, oportunidades de dispersão, etc.) e, assim, inferir qual a possibilidade de restrição da espécie estudada em relação ao ambiente cavernícola. Em algumas situações, espécies troglóbias desenvolveram uma forte dependência de condições específicas encontradas no interior das cavernas, o que restringe o deslocamento de indivíduos e pode funcionar como barreiras reprodutivas entre populações (*e.g.* RIESCH *et al.,* 2011). Dessa forma, espécies verdadeiramente cavernícolas (troglóbias) podem apresentar uma distribuição restrita a uma determinada região cárstica, a um maciço rochoso contínuo ou a um único sistema de cavernas (SBORDONI *et al.*, 2012). Portanto, cavernas funcionam como ilhas, ou seja, regiões de habitat adequado para as espécies cavernícolas isoladas umas das outras por amplas áreas de habitat inóspito (superfície) (MAMMOLA, 2019).

De forma geral, dois processos principais estão envolvidos no surgimento de espécies de ácaros cavernícolas. O primeiro é a fragmentação de habitat, em que múltiplas populações são isoladas em cavernas distintas e podem evoluir separadamente. A outra é o efeito fundador: novas cavernas são colonizadas pela chegada estocástica de imigrantes que podem gerar novas populações (ex.: ácaros foréticos ou parasitas viajando sobre seus hospedeiros) que, posteriormente, podem vir a ser isoladas e evoluírem separadamente. Ambos os casos levam ao isolamento total ou parcial das populações, o que gera alta estruturação genética (isolamento). Através da filogeografia e genética de populações, é possível medir o fluxo gênico entre populações de diferentes cavernas, e entre cavernas e o meio epígeo. Desta forma, é possível avaliar a estruturação genética existente entre as populações e, assim, inferir sobre seu isolamento e especiação em uma caverna ou a um sistema (SBORDONI *et al.*, 2012). Claro que esta é uma simplificação de modelos encontrados na natureza. Em situações de uma área cárstica contínua, as cavernas podem estar conectadas por micro e mesocavidades, permitindo uma constante comunicação entre populações e dificultando o isolamento entre cavernas. É importante salientar que as espécies e os sistemas subterrâneos são singulares e é necessário tratar cada situação com uma visão multidisciplinar. Ainda assim, em muitos casos, com o uso das ferramentas moleculares é possível estudar de forma aprofundada cada situação, detectar o grau de isolamento das populações e entender melhor a origem e a diversidade das espécies cavernícolas (MAMMOLA, 2019).

No entanto, estudos que se propõem a testar a condição

de endemismo de espécies subterrâneas (troglóbias) por meio da análise de sua estruturação genética não são comuns, ainda que o uso de métodos moleculares tenha elucidado problemas antigos e complexos em relação à biota cavernícola, tais como a origem biogeográfica das espécies (*e.g.* VON RINTELEN *et al.*, 2012; JURADO-RIVERA *et al.*, 2017), avaliação da estruturação genética (*e.g.* CACCONE; SBORDON, 2001; MELEG *et al.*, 2015) ou mesmo avaliação dos processos de especiação que levaram à formação de uma população cavernícola (*e.g.* CACCONE; SBORDON, 2001; MELEG *et al.*, 2015; RIESCH *et al.*, 2011).

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

O estudo taxonômico de ácaros cavernícolas ainda é incipiente no Brasil, com poucos grupos de pesquisa dedicados exclusivamente a publicar trabalhos nesta área. Até alguns anos atrás, a maior parte dos relatos de ácaros em cavernas do país era feita em listas de espécies geradas para trabalhos voltados a estudos de comunidades ou questões ecológicas. Usualmente, esses trabalhos reportam morfótipos identificados até a categoria de família e não são passíveis de validação, pois em geral não apresentam informações sobre o destino (coleções) do material analisado, não sendo reportado em que coleção biológica os exemplares foram depositados.

Mesmo com este conhecimento precário gerado até o momento, os trabalhos que revisaram as ocorrências de ácaros em cavernas brasileiras apontam uma grande diversidade (BERNARDI *et al.*, 2009; PINTO-DA-ROCHA, 1995). No entanto, faltam coletas direcionadas, onde sejam utilizados métodos adequados, além da participação de taxonomistas capazes de identificar e descrever novas espécies. Apesar de todos os desafios, recentemente alguns grupos de pesquisa vêm se consolidando no estudo específico de ácaros cavernícolas, passando a gerar resultados que vêm aperfeiçoando o conhecimento sobre aspectos biológicos, sobre a relação deste grupo de animais com o ambiente hipógeo, além de trabalhos taxonômicos com descrições de novas espécies. Estas iniciativas têm feito crescer não só o número de registros de espécies, mas o conhecimento geral sobre a acarofauna cavernícola (*e.g.* ARAÚJO *et al.*, 2018; BERNARDI *et al.*, 2012; BERNARDI *et al.*, 2013a, b; BERNARDI *et al.*, 2014; DANTAS-TORRES *et al.*, 2012; ESTRADA-PEÑA *et al.*, 2004; HERNANDES *et al.*, 2011; NARITA *et al.*, 2013; NOEI; ŠUNDIĆ, 2020). Nas Tabelas 1 e 2 sumarizamos as ocorrências de famílias reportadas na literatura e aquelas depositadas nas coleções taxonômicas mencionadas acima e nas Figuras 1 e 2 apresentamos alguns táxons encontrados em cavernas.

Para algumas ordens, como Opilioacarida (grupo pouco diversificado) e para os Ixodida (grupo que é bem estudado por possuir importância médica), existem pesquisadores ativos que têm publicado constantemente estudos de biologia e descrições de espécies (*e.g.* ARAÚJO *et al.*, 2018; BERNARDI *et al.*, 2013a, b; BERNARDI *et al.*, 2014; DANTAS-TORRES *et al.*, 2012; ESTRADA-PEÑA *et al.,* 2004). Além destas duas ordens, são poucas as famílias que já foram objetos de estudos mais detalhados que resultaram em descrições de espécies. Atualmente, são conhecidas apenas 28 espécies de ácaros descritas de material coletado em cavernas (*e.g.* BERNARDI *et al.*, 2017; BERNARDI *et al.*, 2012; HERNANDES *et al.,* 2011; NARITA *et al.,* 2013; NOEI; ŠUNDIĆ, 2020), sendo apenas uma com características que indicam restrição ao ambiente subterrâneo (troglomorfismos), *Leptus sidorchukae* Costa, Klompen, Bernardi, Gonçalves, Ribeiro, Pepato 2019, podendo ser a única espécie troglóbia descrita até o momento (COSTA *et al.*, 2019) (Tabela 3 e Figura 3).

Chave de identificação

Uma chave de identificação de ácaros cavernícolas do Brasil até a categoria de Coorte é apresentada como um material suplementar a este capítulo e está hospedada no endereço eletrônico https://acarologia.wordpress.com/chaves-de-identificacao-dos-acaros-coletados-em-cavernas-do-brasil/. O propósito desta chave é que possa ser utilizada por pesquisadores não especializados em ácaros cavernícolas, portanto, apresenta uma grande quantidade de figuras necessárias para o reconhecimento das estruturas utilizadas no passo a passo da identificação. A opção pela apresentação em formato *on-line* possibilita que o material seja atualizado e aperfeiçoado constantemente, facilitando a utilização pelos interessados. No site ainda é possível ter acesso a um vídeo de treinamento sobre os principais grandes grupos de ácaros e outras informações que podem auxiliar um pesquisador iniciante ou um estudante curioso a começar seus estudos sobre acarologia.

Como a lista de ácaros que foram observados no ambiente subterrâneo e é apresentada neste capítulo é baseada em um incipiente esforço amostral, a elaboração de uma chave taxonômica que incluísse as famílias já registradas até o momento para as cavernas brasileiras apresentaria sérias limitações e poderia induzir ao erro os pesquisadores não familiarizados com a taxonomia dos ácaros. Desta forma, é preferível que o investigador interessado nos ácaros cavernícolas busque também trabalhos mais abrangentes.

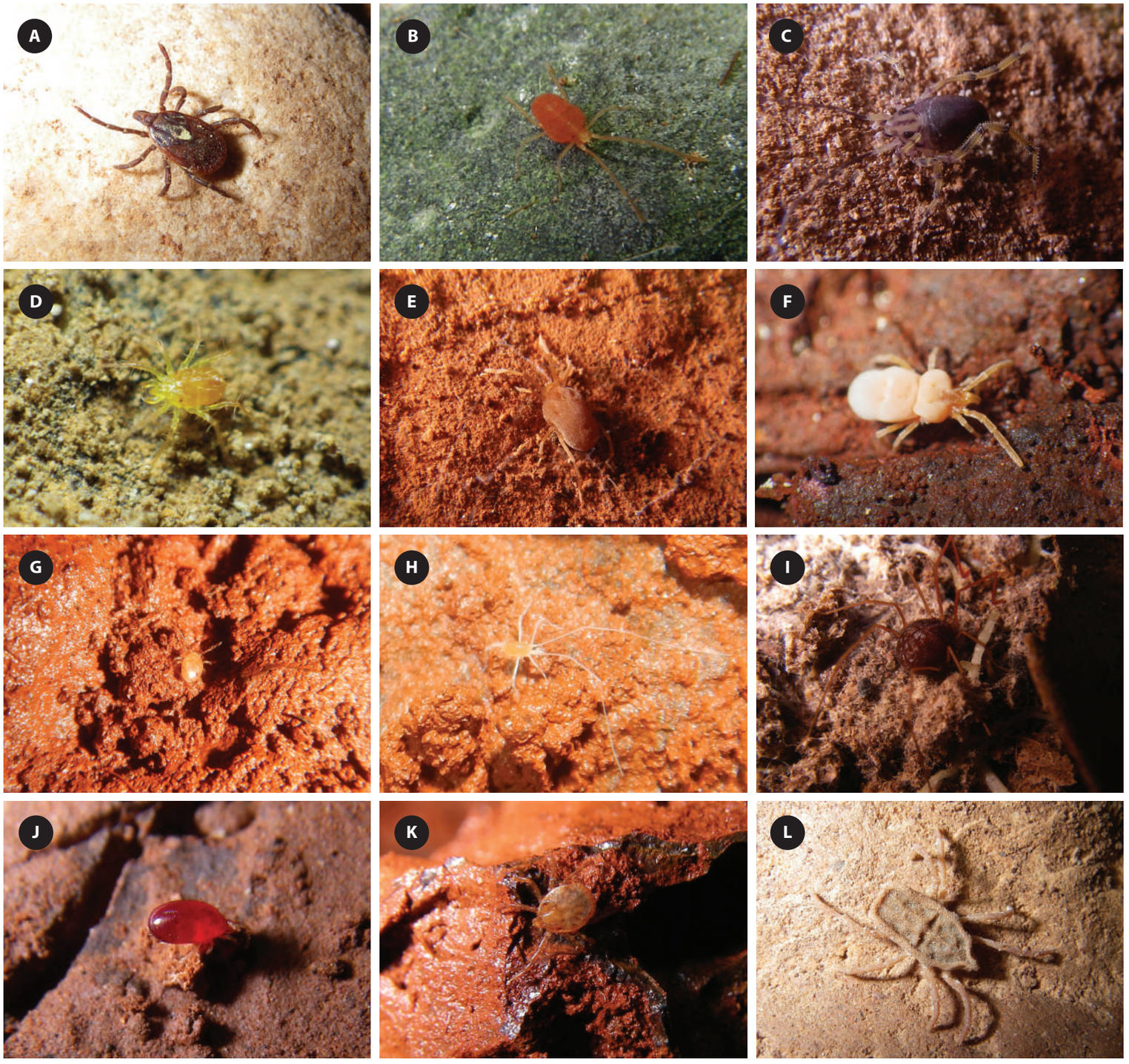


Figura 1. Espécimes de ácaros encontrados em cavernas brasileiras. **A)** *Amblyomma* sp. (Ixodida: Ixodidae); **B)** Smarididae (Trombidiformes); **C)** *Neocarus* sp. (Opilioacarida: Opilioacaridae); **D)** *Neoteneriffiola xerophila* (Trombidiformes: Teneriffiidae); **E)** *Callidosoma cassiculophylla* (Erythraeidae: Trombidiformes); **F)** Trombiculoidea (Trombidiformes); **G)** Mesostigmata (Parasitiformes); **H)** *Linopodes* sp. (Eupodidae: Trombidiformes); **I)** Erythraeidae (Trombidiformes); **J)** Macronyssidae (Mesostigmata); **K)** *Amblyomma* sp. (Ixodida: Ixodidae); **L)** *Ornithodoros* sp. (Argasidae: Ixodida). Fotos: A-H (Robson de A. Zampaulo), I-J (Matheus H. Simões), K-L (Lucas M. Rabelo).

Figura 2. Exemplos de espécimes de ácaros encontrados associados a outros invertebrados em cavernas brasileiras. **A-B)** *Eutrombidium carajás* Noei & Sundic 2020 (Trombidiformes: Eutrombidiidae) associado a grilo do gênero *Phalangopsis* sp. (Orthoptera: Phalangopsidae); **C)** Ácaros associados a *Heterophrynus longicornis* (Butler, 1873) (Amblypygi: Phrynidae); **D)** Detalhes dos ácaros associados a *H. longicornis*. Ácaros maiores e localizados na parte central do prossoma: *Reginacharlottia* sp. (Mesostigmata: Reginacharlottiidae). Ácaros menores situados na borda do prossoma e na chelicera: Chetochelacaridae (Sarcoptiformes). Fotos (Robson de A. Zampaulo).

Principais métodos de coleta e conservação

COLETA

Uma deficiência dos estudos realizados no Brasil é o emprego limitado de métodos de coleta, o que enviesa a amostragem de ácaros em cavernas no país (observação pessoal), já que muitos limitam-se à busca ativa sem o auxílio de lentes de aumento (vista desarmada), ou o uso de armadilhas específicas. Estudos detalhados aplicaram inúmeros métodos de amostragem (*e.g.* SKUBALA *et al.*, 2013) e a compartimentação das amostras em função das diferentes zonações do ambiente cavernícolas (*e.g.* PROUS *et al.*, 2015). Ainda deve-se manter em vista que as cavernas colocam obstáculos adicionais à aplicação das técnicas habitualmente utilizadas na superfície, pois podem ser de difícil acesso, requerem cuidados extras para minimizar o impacto sobre suas comunidades, e impõem dificuldades aos pesquisadores, tais como obstáculos, abismos, passagens perigosas além da óbvia ausência de luz.

Para os ácaros de vida livre ou que podem facilmente ser observados nos principais substratos cavernícolas (pisos, paredes, espeleotemas, guano, matéria orgânica, etc.) a busca ativa dos espécimes, vista desarmada com a captura por meio do uso de pinças e pincéis, compõe um método simples e eficiente (PELLEGRINI; FERREIRA, 2012; SIMÕES *et al.*, 2014; WYNNE *et al.*, 2019;

ZEPON; BICHUETTE, 2017). Obviamente, a amostra resultante é drasticamente enviesada a ácaros maiores tais como Ixodidae, Argasidae, Opilioacaridae, Macrochelidae, alguns Parasitengona e Oribatida. Desta forma, a amostragem de ácaros que apresentam um tamanho corpóreo diminuto e que vivem nos interstícios do substrato depende da experiência e acuidade visual do coletor.

Neste caso, para a amostragem eficiente dos ácaros, é imprescindível que se faça o uso de extratores e armadilhas. Armadilhas de queda, sem ou com iscas (por exemplo, carcaças, queijo, frutas em decomposição ou fezes de equinos e bovinos), são uteis para coletar ácaros que se movem ativamente por superfícies. Ácaros de solo podem ser retirados por flotação seguida pelo fracionamento com hidrocarbonetos (como querosene comercial), o que, na experiência dos autores, rende amostras diversificadas de ácaros muito pequenos e inclui estágios imóveis, impossíveis de coletar com os demais métodos (KETHLEY, 1991). Ácaros aquáticos podem ser retirados ainda por flotação no caso de sedimentos soltos. Neste caso, o sedimento é colocado em um balde com água e vigorosamente agitado e, posteriormente, filtrado em peneiras granulométricas finas (poro de malha de 50 ou 100 µm), sendo que os ácaros suspensos na água ficam retidos na malha da peneira. Caso seja encontrado algum substrato submerso, ele pode ser lavado com um forte jato de água diretamente sobre uma peneira granulométrica fina. Para a obtenção de ácaros hiporréicos, a água percolante dos espeleotemas ou depositada sobre o piso das cavernas, pode ser bombeado para as peneiras. De maneira geral, os ácaros não nadam na coluna d'água (*e.g.* Halacaridae, Oribatida) ou o fazem bem pouco, ficando preferencialmente ao redor de substratos imersos (*e.g.* Hydrachnidia), como troncos e folhiços. Redes de Surber também podem ser úteis para remoção de ácaros aquáticos associados a substratos.

No laboratório, métodos ativos de extração dos ácaros de diferentes substratos (solo, guano, serrapilheira, ninhos, entre outros) envolvem estímulos com luz, calor e dessecação para que os ácaros se desloquem e caiam em um recipiente que pode ou não conter um fluído preservante como o álcool. Dentre os extratores, o mais utilizado é o funil de Berlese-Tulgreen, que depende do uso de energia elétrica, pois consiste em uma lâmpada que fornece a luz e o calor que estimulam os ácaros a se deslocarem na direção oposta até caírem no reservatório (pote com substância preservante). Uma alternativa a este método de extração é o aparato de Winkler, em que os ácaros se deslocam pelo extrator na medida em que a amostra reduz a sua umidade naturalmente (MCSORLEY; WALTER, 1991; WALTER; KRANTZ, 2009). Finalmente, alguns ectoparasitas abandonam seus hospedeiros (Macronyssidae e Argasidae) e outros associam-se ao hospedeiro apenas durante parte do ciclo de vida (Parasitengona). Portanto, podem ser encontrados andando livremente e, assim, obtidos com os métodos acima mencionados. Porém, a diversidade de ácaros ectoparasitas só será corretamente estimada com a captura e vistoria de seus hospedeiros. Assim, vale-se do uso de diferentes técnicas para a captura de morcegos, roedores, lagartos, anuros, artrópodes ou outros invertebrados (*e.g.* KUNZ; KURTA, 1988; REIS *et al.*, 2021; ALMEIDA *et al.*, 1998). Desta forma, é necessário o conhecimento da biologia dos grupos a serem estudados, demandando tempo e esforço em campo e no laboratório para processamento das amostras de hospedeiros e de seus parasitas (e.g FOWLER; COHEN, 1983; WHITAKER *et al.*,1988).

TÉCNICAS DE CONSERVAÇÃO E ESTUDO

Para a definição do método de conservação é preciso ter em mente quais estudos serão realizados. Se os ácaros são destinados à taxonomia, prefere-se a conservação em álcool a 80-70% ou o uso de fixadores específicos como o fluído de Koenike, que tem a vantagem de manter as cores dos ácaros Hydrachnidia (WALTER; KRANTZ, 2009b). Caso os espécimes sejam destinados a estudos de biologia molecular, o material deve ser fixado diretamente em álcool etílico com concentrações acima de 95%, mantidos sob refrigeração (quanto mais frio, melhor, sendo as temperaturas ideais as que vão de -20°C a -80°C) e abrigado da luz.

Para a extração do DNA, podem ser utilizados kits de extração sensíveis o bastante para a diminuta quantidade de tecido de um ácaro. Entre os diversos kits disponíveis no mercado temos o QIAamp® *DNA Micro Kit* (Qiagen), indicado para ácaros com idiossoma com até 1500 µm, enquanto o kit Wizard® *Genomic DNA Purification Kit* (Promega) é recomendado para ácaros maiores. O DNA pode ser extraído seguindo o protocolo do fabricante com a vantagem de que o exoesqueleto do ácaro pode ser recuperado para estudo morfológico posterior, após a digestão com proteínase K.

Exemplares a serem utilizados para trabalhos taxonômicos ou o material testemunho obtido após a extração do DNA podem ser montados em meio de Hoyers ou de gelatina glicerinada (WALTER; KRANTZ, 2009b) e o DNA pode ser armazenado a -80°C por longos períodos. Uma das vantagens da extração prévia de DNA é o clareamento dos espécimes através da digestão dos tecidos, permitindo a observação de mais detalhes na microscopia de luz. Os exemplares que não passaram pela extração de DNA precisam ser clarificados, o que pode ser feito, a depender do grupo, em ácido láctico, fluído

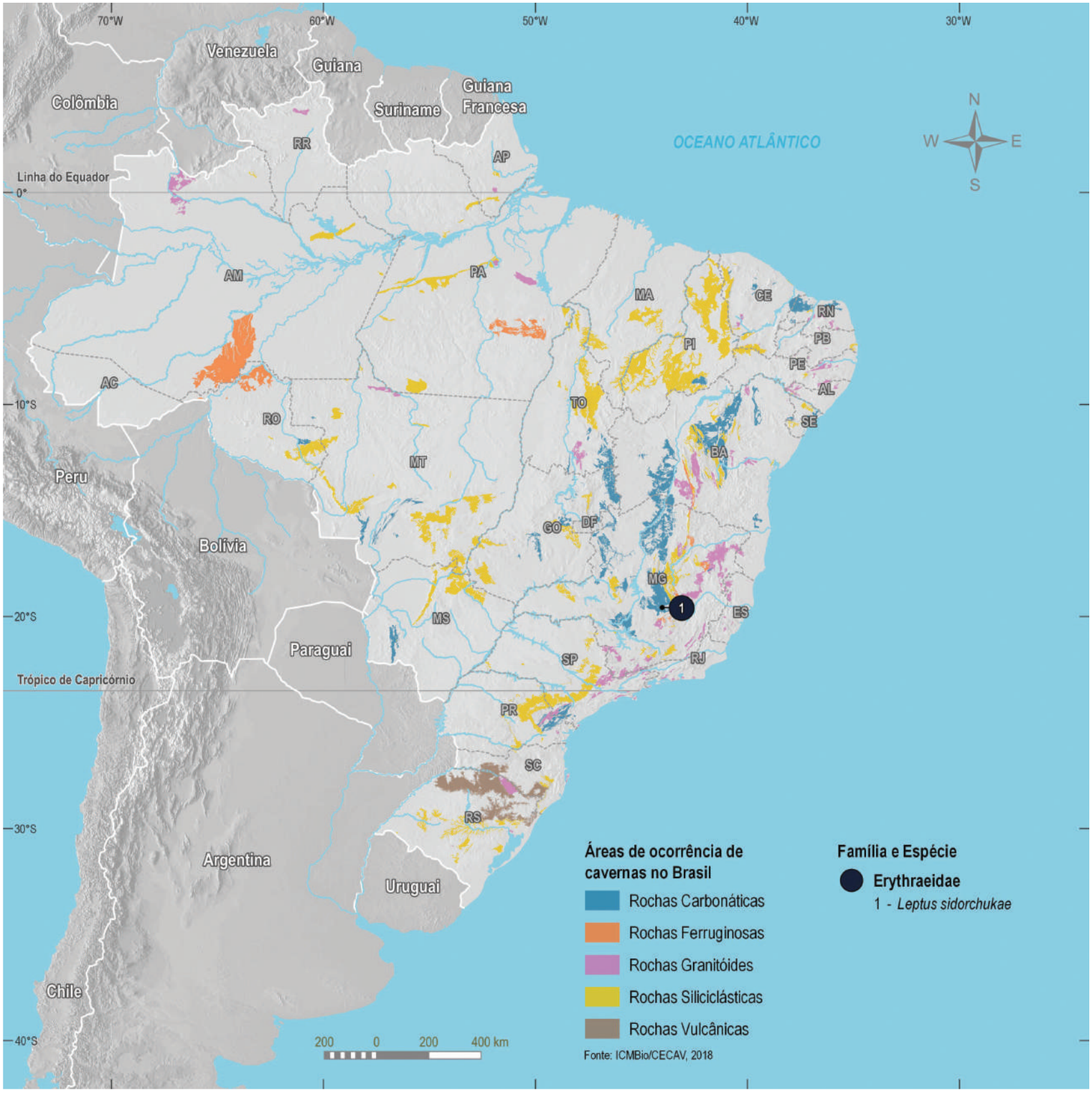


Figura 3. Mapa com a localidade-tipo das espécies de ácaros troglóbios descritos para o Brasil.

de Nesbitt ou hidróxido de potássio. É necessário, no entanto, consultar a literatura de cada grupo, pois as indicações quanto aos reagentes, concentrações e tempo para o clareamento variam de acordo com o grupo de ácaros.

A forma mais comum para o estudo morfológico dos ácaros é através da montagem dos exemplares e a observação com o uso de microscopia ótica. Para isso, os ácaros coletados são primeiramente clarificados com o uso de substâncias como ácido lático e Nesbitt e, posteriormente, são montadas lâminas. Utiliza-se lamínulas e uma solução específica, denominada meio de Hoyer. Posteriormente são colocados em estufa a 45-50ºC para secagem durante um período que pode variar de 5 a 15 dias. As observações dessa montagem podem ser feitas no microscópio ótico comum, mas o uso de equipamentos que tenham mecanismos de contraste de fase ou com contraste de interferência diferencial podem ser imprescindíveis para a visualização de pequenas estruturas e de suas formas mais delicadas (NEUHAUS *et al.*, 2017; WALTER; KRANTZ, 2009). Outras formas de estudo também podem ser bastante úteis, como a observação dos exemplares utilizando-se microscopia eletrônica (WERING *et al.*, 2000). São diversos os modos de preparação e formas de observar com detalhe a morfologia dos ácaros. Por isso, buscar o método que seja mais adequado e que cumpra os propósitos do trabalho deve ser sempre um dos objetivos do estudioso da área.

Principais coleções do Brasil

Atualmente os ácaros coletados em cavernas brasileiras são depositados em diversas instituições de pesquisa. Dentre as coleções de maior relevância, destacam-se aquelas que apresentam o maior número de espécimes depositados e possuem curadoria, e grupos de pesquisa dedicados à biologia de ambientes subterrâneos ou que tem grupos de pesquisa que se dedicam à acarologia.

ISLA – Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras, Centro de Estudos em Biologia Subterrânea – CEBS, Universidade Federal de Lavras – UFLA, Lavras, Minas Gerais, Brasil.

LES – Laboratório de Estudos Subterrâneos, Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), São Carlos, São Paulo, Brasil.

MZUSP – Museu de Zoologia da USP – Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, Brasil.

Nestas três coleções concentram-se grande número de ácaros provenientes de coletas realizadas em cavernas de todo o Brasil e de algumas regiões do mundo. Este material é originário de projetos de consultoria ambiental e pesquisas científicas. Apesar da sua relevância, até o momento, não existem acarologistas permanentes que façam a curadoria dos espécimes depositados nestes locais.

Coleção Nacional de Carrapatos "Danilo Gonçalves Saraiva" – Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia (FMVZ), Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Coleção Acarológica – Instituto Butantan, São Paulo, Brasil.

Coleção de Acarologia – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, São Paulo, Brasil.

Coleção de Acarologia do CCT-UFMG – UFMG_AC – Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo Horizonte, Minas Gerias, Brasil.

Estas coleções acarológicas têm grande relevância nacional e internacional, por apresentarem muitas espécies tipos (indivíduo ou conjunto de exemplares utilizados pelos taxonomistas durante a descrição/designação de uma espécie nova para a ciência) de ácaros depositados, contando com curadoria de acarologistas e grupos de pesquisa ativos. Entretanto, não são especializadas somente em ácaros cavernícolas, podendo ser encontrados materiais de diferentes tipos de ecossistemas.

Agradecimentos

Agradecemos a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais – FAPEMIG e a VALE S.A. pelo financiamento do projeto "Chaves de Identificação e Taxonomia Integrativa: Dados Morfológicos, Moleculares e Ecológicos como Ferramentas de Identificação, Descrição de Espécies de Ácaros Cavernícolas e Classificação Quanto à sua Restrição ao Ambiente Cavernícola" processo RDP-00107-18. O Prof. Almir Pepato é bolsista PQ-2 do CNPq (processo 309979/2021-8).

Referências

ALMEIDA, L. M.; RIBEIRO-COSTA, C. S.; MARINONI, L. **Manual de coleta, conservação, montagem e identificação de insetos**. Ribeirão Preto: Holos Editora, 1998. p. 78.

ARAÚJO, M. S.; BICHUETTE, M. E.; BAUCHAN, G. R.; OCHOA, R.; FERES, R. J. F. A new species of cave dwelling *Neocarus* (Acari: Opilioacaridae) from Bahia state, Brazil, with remarks on taxonomic characters. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4402, n. 2, p. 303-322, 2018.

ARAÚJO, M. S.; DI PALMA, A.; FERES, R. J. F. Catalog of the Opilioacarida (Acari: Parasitiformes). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4895, n. 3, p. 332-356, 16 dez. 2020.

ARRIBAS, P.; ANDÚJAR, C.; MORAZA, L. M.; LINARD, B.; EMERSON, B. C.; VOGLER, A. P. Mitochondrial metagenomics reveals the ancient origin and phylodiversity of soil mites and provides a phylogeny of the Acari. **Molecular Biology and Evolution**, [*s.l.*], v. 37, n. 3, p. 683-694, 2020.

BEAULIEU, F.; DOWLING, A. P. G.; KLOMPEN, H.; MORAES, G. J.; WALTER, D. E. Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. *In:* ZHANG, Z.-Q. (ed.). **Zootaxa: animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**, [*s.l.*], v. 3148, p. 123-128, 2011. Edição especial.

BERNARDI, L. F. O.; ZAZACARIAS, M. S.; SILVA, M. S; FERRERA, R. L. Ácaros cavernícolas do Brasil: uma observação preliminar sobre a ocorrência e distribuição das famílias. **Mundos Subterráneos**, [*s.l.*], v. 20, p. 5-13, 2009.

BERNARDI, L. F. O. *et al*. Phylogenetic and biogeographic analysis of the genus *Caribeacarus* (Acari: Opilioacarida), with description of a new South American species. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 27, p. 294-306, 2013a.

BERNARDI, L. F. O. *et al*. A new species of *Neocarus* Chamberlin & Mulaik, 1942 (Opilioacarida, Opilioacaridae) from Brazil, with remarks on its postlarval development. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 358, p. 69-89, 2013b.

BERNARDI, L. F. O. *et al*. A novel symbiotic relationship between mites and recluse spiders (Sicariidae: *Loxosceles*), with a description of a new *Callidosoma* species (Trombidiformes: Erythraeidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4338, n. 3, p. 459, 26 out. 2017.

BERNARDI, L. F. O.; AZARA, L. N.; FERREIRA, R. L. Description of the female of *Diplothyrus schubarti* Lehtinen, 1999 (Holothyrida: Neothyridae) and new species occurrences in Brazil. **Acarologia**, [*s.l.*], v. 51, n. 3, p. 311-319, 23 set. 2011.

BERNARDI, L. F. O.; BORGES-FILHO, E. L. *Neocarus spelaion* sp. n. (Parasitiformes, Opilioacaridae), a new species of cave dwelling Neocarus from Minas Gerais state, Brazil. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 27, p. 1-16, 2018.

BERNARDI, L. F. O.; KLOMPEN, H.; FERREIRA, R. L. *Neocarus caipora*, a new species (Parasitiformes: Opilioacarida: Opilioacaridae) from brazilian Amazon caves. **Acarologia**, [*s.l.*], v. 54, n. 1, p. 47-56, 2014.

BERNARDI, L. F. O.; PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. New species of *Neoteneriffiola* (Acari: Trombidiformes: Teneriffiidae) from Brazilian caves: geographical distribution and ecological traits. **International Journal of Acarology**, [*s.l.*], v. 38, n. 5, p. 37-41, 2012.

BERNARDI, L. F. O.; ZAMPAULO, R. A.; OLIVEIRA, M. P. A. A new species of *Neocarus* (Opilioacaridae) from a Brazilian ferruginous geosystem and notes on natural history. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 36, p. 11-33, 2020.

BOWMAN, A. S.; NUTTALL, P. A. **Ticks: biology, disease and control**. Cambridge: Cambridge University Press, 2008.

BRUCKNER, A. Cave-dwelling oribatid mites (Acarina, Cryptostigmata) from East Austria. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich**, [*s.l.*], v. 132, p. 81-107, 1995.

CACCONE, A.; SBORDON, V. Molecular biogeography of cave life: A study using mitochondrial DNA from bathysciine beetles. **Evolution**, v. 55, n. 1, p. 122-130, 2001.

CORPUZ-RAROS, L. A.; LIT, I. L. List of mites (Acari) inhabiting Philippine caves and cave-dwelling vertebrates. **Museum Publication of Natural History**, [*s.l.*], v. 4, p. 26-50, 2015.

COSTA, S. G. S. *et al*. Multi-instar descriptions of cave dwelling Erythraeidae (Trombidiformes: Parasitengona) employing an integrative approach. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4717, n. 1, p. 137-184, 2019.

DANTAS-TORRES, F. *et al*. New records of *Ixodes paranaensis* (Acari: Ixodidae) from Minas Gerais, southeastern Brazil. **Systematic & Applied Acarology**, [*s.l.*], v. 14, n. 3, p. 213-215, 2009.

DANTAS-TORRES, F. *et al*. Description of a new species of bat-associated argasid tick (Acari: Argasidae) from Brazil. **Journal of Parasitology**, [*s.l.*], v. 98, n. 1, p. 36-45, 2012.

DUCARME, X. *et al*. Survey of mites in caves and deep soil and evolution of mites in these habitats. **Canadian Journal of Zoology**, [*s.l.*], v. 82, n. 6, p. 841-850, 2004.

DUNLOP, J. A.; ALBERTI, G. The affinities of mites and ticks: a review. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, [*s.l.*], v. 46, n. 1, p. 1-18, 4 set. 2007.

DUNLOP, J. A.; BERNARDI, L. F. O. An opilioacarid mite in Cretaceous Burmese amber. **Naturwissenschaften**, [*s.l.*], v. 101, n. 9, p. 759–763, 2014.

DUNLOP, J. A.; PENNEY, D.; JEKEL, D. **A summary list of fossil spiders and their relatives**. 5th ed. Bern: Natural History Museum Bern, 2020.

ESTRADA-PEÑA, A. *et al*. Three new species of *Antricola* (Acari: Argasidae) from Brazil, with a key to know species in the genus. **Journal of Parasitology**, [*s.l.*], v. 90, n. 3, p. 490-498, 2004.

FLECHTMANN, C. H. W.; MORAES, G. J.; BARROS-BATTESTI, D. M. Histórico da acarologia no Brasil. *In*: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE ACAROLOGIA, 1, 2015, Viçosa. **Anais** [...]. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2015. Disponível em: http://link.springer.com/10.1007/978-1-4419-9504-9.

GOMES-ALMEIDA, B. K.; PEPATO, A. R. A new genus and new species of macronyssid mite (Mesostigmata: Gamasina: Macronyssidae) from Brazilian caves including molecular data and key for genera occurring in Brazil. **Acarologia**, [*s.l.*], v. 61, n. 3, p. 501-526, 2021.

HENRIQUE-SIMÕES, M. *et al*. New records of rare *Ornithodoros* (Acari: Argasidae) species in caves of the Brazilian Amazon. **Persian Journal of Acarology**, [*s.l.*], v. 1, n. 2, p. 127-135, 2012.

HERNANDES, F. A.; BERNARDI, L. F. O.; FERREIRA, R. L. Snout mites from caves in Brazil, with description of a new species (Acari: Trombidiformes: Bdellidae). **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 45, n. 13-14, p. 799-812, 2011.

KETHLEY, J. A procedure for extraction of microarthropods from bulk soil samples with emphasis on inactive stages. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, [*s.l.*], v. 34, n. 1–4, p. 193–200, 1991.

KLIMOV, P. B. *et al*. Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 119, p. 105-117, 2018.

KLOMPEN, H.; VÁZQUEZ, M. M.; BERNARDI, L. F. O. Post-embryonic development in the mite suborder Opilioacarida, with notes on segmental homology in Parasitiformes (Arachnida). **Experimental & Applied Acarology**, [*s.l.*], v. 67, n. 2, p. 183-207, 2015.

KRANTZ, G. W. Habits and Habitat. *In*: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 64.

LABRUNA, M. B.; TERASSINI, F. A.; CAMARGO, L. M. A.; BRANDÃO, P. E.; RIBEIRO, A. F.; ESTRADA-PEÑA, A. New reports of *Antricola guglielmonei* and *Antricola delacruzi* in Brazil, and a description of a new argasid species (Acari). **The Journal of Parasitology**, [*s.l.*], v. 94, n. 4, p. 788–792, 2008.

LEHTINEN, P. T. Phylogeny and zoogeography of the Holothyrida. *In*: DUSBÁBEK, F.; BUKVA, V. (ed.). **Modern Acarology**. Prague: The Hague, 1991. v. 2, p. 101-113.

LI, G.-Y.; ZHANG, Z. Hotspots of mite new species discovery: Trombidiformes (2013-2015). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4208, n. 2, p. 101-126, 2016.

LINDQUIST, E. E.; KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. Order Mesostigmata. *In:* KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 124-132.

LIU, D. *et al*. Hotspots of new species discovery: new mite species described during 2007 to 2012. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3663, n. 1, p. 1, 2013.

LOZANO-FERNANDEZ, J. *et al*. Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida. **Nature Communications**, [*s.l.*], v. 10, n. 1, p. 1-8, 2019.

MAMMOLA, S. Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. **Ecography**, [*s.l.*], v. 42, n. 7, p. 1331-1351, 2019.

MAŚLAK, M.; BARCZYK, G. Oribatid mites (Acari, Oribatida) in selected caves of the Kraków-Wieluń Upland (southern Poland). **Biological Letters**, [*s.l.*], v. 48, n. 1, p. 107-116, 2011.

MCSORLEY, R.; WALTER, D. E. Comparison of soil extraction methods for nematodes and microarthropods. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, [*s.l.*], v. 34, n. 1-4, p. 201-207, 1991.

MELEG, I. N. *et al*. Contrasting copepod community dynamics related to sampling strategies in the unsaturated zone of a karst aquifer. **Aquatic Ecology**, [*s.l.*], v. 49, n. 4, p. 549-560, 2015.

MOSELEY, M. Are all caves ecotones? **Cave and Karst Science**, [*s.l.*], v. 36, n. 2, p. 53-58, 2009.

NARITA, J. P. Z. *et al*. A new species of *Ameroseius* Berlese from Brazil, redescriptions of *Ameroseius plumosus* (Oudemans) and *Ameroseius plumigera* (Oudemans) (Acari: Mesostigmata: Ameroseiidae) based on the examination of type material. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 47, n. 35-36, p. 2311-2326, 2013.

NAVA, S. *et al*. Description of a new argasid tick (Acari: Ixodida) from bat caves in brazilian Amazon. **Journal of Parasitology**, [*s.l.*], v. 96, n. 6, p. 1089-1101, 2010.

NEUHAUS, B.; SCHIMID, T.; RIEDEL, J. Collection management and study of microscope slides: Storage, profiling, deterioration, restoration procedures, and general recommendations. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4322, n. 1, p. 1, 19 set. 2017.

NOEI, J.; ŠUNDIĆ, M. A new species of *Eutrombidium* (Acari: Prostigmata) from Brazil ectoparasitic on Grylloidea, with a key to world larval species. **Systematic and Applied Acarology**, [*s.l.*], v. 25, n. 4, p. 668-679, 2020.

OCONNOR, B. M. Life-history modifications in astigmatid mites. *In*: HOUCK, M. A. (ed.). **Mites: Ecological and Evolutionary Analysis of Life**. [*S.l.*]: Springer Science+Business Media Dordrecht, 1994. p. 136-159.

OCONNOR, B. M. Cohort Astigmatina. *In*: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 565-657.

OMID, J.; VORONTSOV, D. D.; WALTER, D. E. Oldest determined record of a mesostigmatic mite (Acari: Mesostigmata: Sejidae) in Cretaceous Burmese amber. **Acarologia**, [*s.l.*], v. 61, n. 3, p.

641-649, 2021.

PALLINI, A. *et al*. Demandas e perspectivas para a acarologia no Brasil. **Neotropical Biology and Conservation**, [*s.l.*], v. 2, n. 3, p. 169-175, 2007.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Management in a neotropical show cave: planning for invertebrates conservation. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 41, n. 2, p. 359-366, 2012.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Structure and interactions in a cave guano-soil continuum community. **European Journal of Soil Biology**, [*s.l.*], v. 57, p. 19-26, 2013.

PEPATO, A. R.; KLIMOV, P. B. Origin and higher-level diversification of acariform mites - evidence from nuclear ribosomal genes, extensive taxon sampling, and secondary structure alignment. **BMC Evolutionary Biology**, [*s.l.*], v. 15, p. 178-198, 2015.

PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 39, n. 6, p. 61-172, 1995.

POINAR, G.; BROWN, A. E. A new genus of hard ticks in Cretaceous Burmese amber (Acari: Ixodida: Ixodidae). **Systematic Parasitology**, [*s.l.]*, v. 54, p. 199–205, mar. 2003.

PROUS, X.; FERREIRA, R. L.; JACOBI, C. M. The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 44, n. 2, p. 177-189, 2015.

RADOVSKY, F. J. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. **The Southwestern Naturalis**t, [*s.l.*], v. 13, n. 3, 1968.

RADOVSKY, F. J. **Revision of the genera of the parasitic mite family Macronyssidae (Mesostigmata: Dermanyssoidea) of the world**. West Bloomfield: Indira Publishing House, 2010.

REIS, A. S. *et al*. Variation of dipteran ectoparasites (Streblidae) on *Anoura geoffroyi* Gray, 1838 (Phyllostomidae) in two caves in southeastern Brazil. **Parasitology Research**, [*s.l.*], v. 121, p. 255-265, 2021.

RIBEIRO, J. M. C.; LABRUNA, M. B.; MANS, B. J.; MARUYAMA, S. R.; FRANCISCHETTI, I. M. B.; BARIZON, G. C.; SANTOS, I. K. F. M. The sialotranscriptome of *Antricola delacruzi* female ticks is compatible with non-hematophagous behavior and an alternative source of food. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 42, n. 5, p. 332–342, 2012.

RIESCH, R.; PLATH, M.; SCHLUPP, I. Speciation in caves: experimental evidence that permanent darkness promotes reproductive isolation. **Biology Letters**, [*s.l.*], v. 7, n. 6, p. 909-912, 2011.

RUDNICK A. A revision of the mites of the family Spinturnicidae. **University of California Publications Entomology**, [*s.l.*], v. 17, n. 2, p. 157-283, 1960.

SBORDONI, V.; ALLEGRUCCI, G.; CESARONI, D. Population structure. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T. (ed.). **Encyclopedia of Caves**. Chennai: Academic Press, 2012. p. 608-618.

SCHATZ, H. *et al*. Suborder Oribatida van der Hammen, 1968. *In*: ZHANG, Z.-Q. (ed.). **Zootaxa: animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**, [*s.l.*], v. 3148, p. 141-148, 2011. Edição especial.

SHARMA, P. P. *et al*. Phylogenomic interrogation of arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. **Molecular Biology and Evolution**, [*s.l.*], v. 31, n. 11, p. 2963-2984, 2014.

SHULTZ, J. W. A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 150, p. 221-265, 2007.

SIMÕES, M. H.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Cave invertebrates in northwestern Minas Gerais state, Brazil: Endemism, threats and conservation priorities. **Acta Carsologica**, [*s.l.*], v. 43, n. 1, p. 159-174, 2014.

SKUBAŁA, P. *et al*. How many mite species dwell in subterranean habitats? A survey of Acari in Belgium. **Zoologischer Anzeiger**, [*s.l.*], v. 252, n. 3, p. 307-318, 2013.

VAN DER HAMMEN, L. **Glossaire de la terminologie acarologique (Glossary of acarological terminology): Opilioacarida**. Leiden: The Hague, 1976. v. 2.

VÁZQUEZ, M. M.; ARAÚJO, M. S.; FERES, R. J. F. A new genus and two new species of Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) from Amazonia, Brazil with a key to world genera. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3814, n. 2, p. 151–176, 2014.

VÁZQUEZ, M. M.; ARAÚJO, M. S.; FERES, R. J. F. *Brasilacarus cocaris* (Acari: Opilioacaridae), a new genus and species from Amazonia, Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3915, n. 3, p. 375–389, 2015.

VÁZQUEZ, M. M.; KLOMPEN, H. The family Opilioacaridae (Parasitiformes: Opilioacarida) in Mexico, description of two new species and notes on biology and geographical distribution. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3957, n. May, p. 535–552, 2015.

VON RINTELEN, K.; PAGE, T. J.; CAI, Y.; ROE, K.; STELBRINK, B.; KUHAJDA, B. R.; ILIFFE, T. M.; HUGHES, J.; VON RINTELEN, T. Drawn to the dark side: A molecular phylogeny of freshwater shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea: Atyidae) reveals frequent cave invasions and challenges current taxonomic hypotheses. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 63, n. 1, p. 82–96, 2012.

WALTER, D. E. Holothyrida (Holothyrina, Tetrastigmata). *In*: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **Manual of Acarology**. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 107-110.

WALTER, D. E. A new genus and family of sejine mites (Acari,

Parasitiformes, Mesostigmata, Sejoidea) based on new species from Lord Howe Island and Brazil, and a redescription of *Sejus americanus* (Banks, 1902). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3691, n. 3, p. 301-323, 2013.

WALTER, D. E.; BOLTON, S. J.; ZHANG, Z.-Q. Suborder Endeostigmata Reuter, 1909. *In*: ZHANG, Z.-Q. (ed.). **Zootaxa: animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**, [*s.l.*], v. 3148, p. 139-140, 2011. Edição especial.

WALTER, D. E.; HARVEY, M. S. Order Opilioacarida. *In*: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 104-106.

WALTER, D. E.; KRANTZ, G. W. Collection, rearing, and preparing specimens. *In*: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (ed.). **Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Texas Tech University Press, 2009. p. 83-96.

WALTER, D. E.; PROCTOR, H. C. Feeding behaviour and phylogeny: observations on early derivative Acari. **Experimental & Applied Acarology**, [*s.l.*], v. 22, p. 39-50, 1998.

WALTER, D. E.; KRANTZ, G. W. Collecting, rearing and preparing specimens. In: KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. (eds.). **A Manual of Acarology**. 3rd ed. Lubbock, Texas: Tech University Press, 2009. p. 83–95.

WALTER, D. E.; PROCTOR, H. C. **Mites:** Ecology, Evolution & Behaviour. 2nd ed. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013.

WERING, W. P. *et al*. Use of low-temperature field emission scanning electron microscopy to examine mites. **Scanning**, [*s.l.*], v. 22, p. 145-155, 2000.

WYNNE, J. J. *et al*. Fifty years of cave arthropod sampling: techniques and best practices. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 48, n. 1, p. 33-48, 2019.

ZACHARDA, M. Soil mites of the family Rhagidiidae (Actinedida: Eupodoidea). Morphology, systematics, ecology. **Acta Universitatis Carolinae - Biologica**, [*s.l.*], p. 489-785, 1978.

ZACHARDA, M. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes. 13. A new subgenus and two new species of Rhagidiidae (Acari: Eupodoidea). **Pacific Insects**, [*s.l.*], v. 24, n. 3-4, p. 275-280, 1982.

ZACHARDA, M. A new troglobitic rhagidiid mite, *Traegaardhia vicenzaensis* n. sp. from Northern Italy. **Berichte des Naturwissenschaftlich – Medizinischen Vereins in Innsbruck**, [*s.l.*], p. 93-98, 1984.

ZACHARDA, M.; ISAIA, M.; PIVA, E. New troglobitic species of the genus *Troglocheles* (Acari: Prostigmata: Rhagidiidae) from caves in northern Italy and Austria, with a key to adult species of the genus. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 45, n. 11-12, p. 641-666, 7 mar. 2011.

ZEPON, T.; BICHUETTE, M. E. Influence of substrate on the richness and composition of neotropical cave fauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [*s.l.*], v. 89, n. 3, p. 1615-1628, 2017.

ZHANG, Z.-Q. *et al*. Order Trombidiformes Reuter, 1909. *In*: ZHANG, Z.-Q. (ed.). **Zootaxa: animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**, [*s.l.*], v. 3148, p. 129-138, 2011. Edição especial.

Robson de Almeida Zampaulo

Robson de Almeida Zampaulo

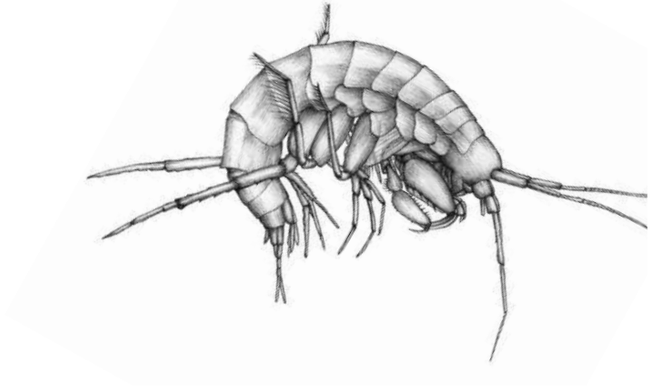
Rodrigo Lopes Ferreira

Spelaeogammarus sp.
Rodrigo Lopes Ferreira

7

Amphipoda

RAFAELA BASTOS-PEREIRA
GIOVANNA MONTICELLI CARDOSO
RODRIGO LOPES FERREIRA
Centro de Estudo em Biologia Subterrânea - CEBS
Universidade Federal de Lavras - UFLA



Introdução geral

Estima-se que existam cerca de 10.000 espécies de anfípodes descritas em todo o mundo (LOWRY; MYERS, 2017). Para o Brasil, o catálogo mais recente registra 303 espécies distribuídas em 142 gêneros e 56 famílias (SEREJO; SIQUEIRA, 2018). Em relação às espécies de água doce, atualmente são conhecidas pelo menos 156 espécies para toda a região Neotropical (LOWRY; MYERS, 2013; VÄINÖLÄ *et al*., 2008), das quais 35 ocorrem no Brasil (BASTOS-PEREIRA; DE OLIVEIRA; FERREIRA, 2018; SEREJO; SIQUEIRA, 2018).

Os anfípodes são definidos pela ausência de carapaça e pelo corpo comprimido lateralmente, de modo que os sete segmentos torácicos (pereonitos) são visíveis. Os olhos, quando presentes, são sésseis. O tórax (pereon) é formado por sete segmentos e sete pernas (pereópodos) unirremes (algumas com brânquias). O abdômen (pleon) possui seis segmentos, cujos apêndices são birremes, sendo que o 4º ao 6º (urópodos) possuem um ou dois artículos. Por fim apresentam o télson como o último segmento do corpo (BARNARD; KARAMAN, 1991) (Figura 1).

Embora a ordem Amphipoda seja predominantemente marinha, também são conhecidas espécies para ambientes de água doce ou terrestres (SEREJO; SIQUEIRA, 2018). Estes crustáceos habitam os mais variados ambientes dulcícolas, como córregos, lagoas, áreas alagadas, tanto nos compartimentos epígeos quanto nos hipógeos da paisagem (BASTOS-PEREIRA; BUENO, 2012; CARDOSO *et al*., 2014; GONZÁLEZ; WATLING, 2003; RODRIGUES; BUENO; FERREIRA, 2012, 2014). Assim como diversos outros grupos taxonômicos, os anfípodes podem apresentar adaptações morfológicas em resposta às condições peculiares dos ambientes subterrâneos, como a ausência de luz, por exemplo, resultando nos chamados troglomorfismos.

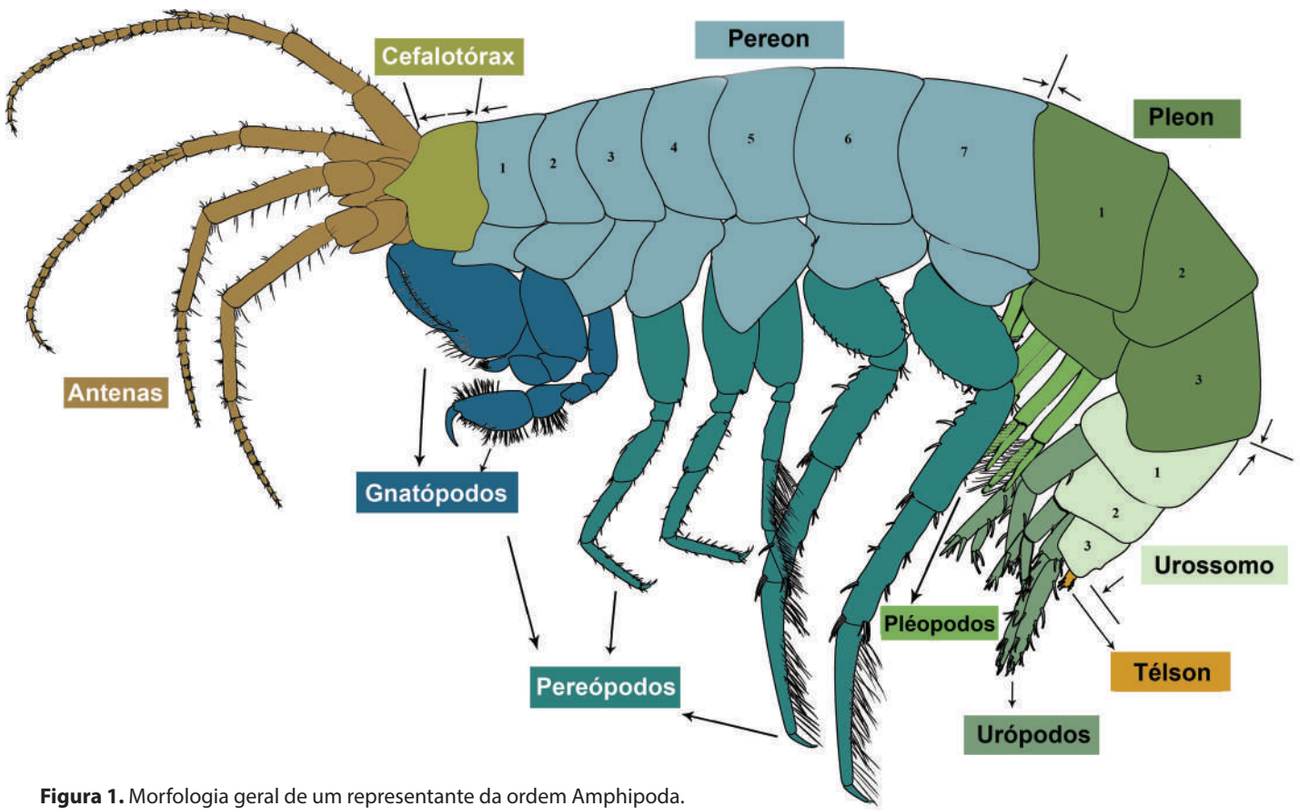


Figura 1. Morfologia geral de um representante da ordem Amphipoda.

Principais troglomorfismos

Embora existam troglomorfismos genéricos, isto é, aqueles amplamente disseminados em grupos taxonômicos distintos, a identificação acurada destas modificações morfológicas, decorrentes do isolamento em habitats subterrâneos, pode ser bastante desafiadora para determinados táxons. Dentre estes troglomorfismos genéricos, há tanto caracteres regressivos (como a tendência à redução da pigmentação tegumentar, das estruturas oculares e das asas, no caso de insetos), quanto construtivos (como alongamento de apêndices locomotores e sensoriais) (CHRISTIANSEN, 2012; FRIEDRICH, 2019).

Durante décadas assumiu-se que o grau de troglomorfismo estava associado ao tempo de isolamento em habitats subterrâneos, sendo que organismos mais troglomórficos seriam aqueles pertencentes a linhagens isoladas há mais tempo, ao contrário dos menos troglomórficos, *a priori*, isolados há menos tempo. Uma alternativa a essa hipótese surgiu em um estudo utilizando anfípodes como modelos (TRONTELJ; BLEJEC; FIŠER, 2012). A partir da análise de 30 espécies de anfípodes subterrâneos do gênero *Niphargus* Schiödte, 1849 (Niphargidae) utilizando morfometria multivariada e reconstrução filogenética, os autores agruparam as espécies em quatro classes ecomorfológicas associadas a microhabitats específicos nas cavernas. Além disso, estas espécies apresentaram múltiplas origens filogenéticas independentes (TRONTELJ; BLEJEC; FIŠER, 2012). Algumas características morfológicas consideradas como especializações genéricas ao modo de vida subterrâneo (como o comprimento das antenas) mostraram-se relacionadas a parâmetros dos microhabitats aos quais as espécies se associavam, como a velocidade de fluxo de água. Os autores concluíram que pode haver uma convergência ecomorfológica de estruturas a partir de pressões de ambientes subterrâneos distintos, de forma que a diversidade morfológica não é resultante necessariamente do tempo de isolamento, podendo decorrer da partição de nichos em meso e microescala (TRONTELJ; BLEJEC; FIŠER, 2012). Algumas espécies brasileiras de *Hyalella* S. I. Smith, 1874, por exemplo, ilustram o padrão observado por estes autores em que espécies de maior tamanho corporal são encontradas em micro-habitats com maior disponibilidade de espaço, como lagos ou lençóis freáticos. Já as espécies de menor porte são observadas associadas ao epicarste (Figura 2). Em outras palavras, organismos pouco troglomórficos podem ter se isolado até mesmo há mais tempo que outros mais troglomórficos, sendo sua morfologia decorrente predominantemente das pressões do habitat subterrâneo em que vivem. De extrema importância sob o aspecto evolutivo, os resultados deste trabalho mudaram a forma como os troglomorfismos eram compreendidos. Assim, ao interpretar características troglomórficas, diversos parâmetros precisam ser considerados, dentre eles, o tempo de isolamento, o micro-habitat preferencial da espécie e, principalmente, a morfologia típica observada em parentes de superfície, sendo essa a referência morfológica para estabelecer a comparação entre os níveis de troglomorfismos observados.

Os anfípodes troglomórficos brasileiros exibem níveis bastante variáveis de troglomorfismos. Como mencionado anteriormente, no Brasil são conhecidas espécies troglomórficas de anfípodes para cinco famílias, entre as quais somente uma (Artesiidae) contém exclusivamente espécies subterrâneas. As demais possuem representantes tanto em habitats subterrâneos quanto em superfície.

A família Artesiidae possui somente dois gêneros: *Artesia* Holsinger, 1980 e *Spelaeogammarus* da Silva Brum, 1975, sendo este último encontrado somente no Brasil. Como todas as espécies da família são troglóbias, é complexo indicar o que seriam troglomorfismos específicos, dada a inexistência de táxons filogeneticamente próximos em habitats epígeos (pertencentes à mesma família). Desta forma, as comparações aqui indicadas foram realizadas somente entre os níveis distintos de troglomorfismos observados entre as espécies desta família. Algumas espécies de *Spelaeogammarus* possuem morfologia bastante similar (em termos de proporções) às espécies do gênero *Artesia*. Por exemplo, a espécie *Artesia subterranea* Holsinger, 1980, que ocorre no Texas (Estados Unidos), apresenta proporções gerais entre corpo e apêndices similares à espécie *S. bahiensis* da Silva Brum, 1975, o que demonstra certa homogeneidade de troglomorfismos entre as espécies pertencentes a esta família. Por outro lado, a espécie *S. titan* Senna, Andrade, Castelo-Branco & Ferreira, 2014 destaca-se dentro da família pelo maior alongamento dos apêndices, bem como pelo maior tamanho corporal, características frequentemente associadas ao modo de vida estritamente subterrâneo. Assim, esta espé-

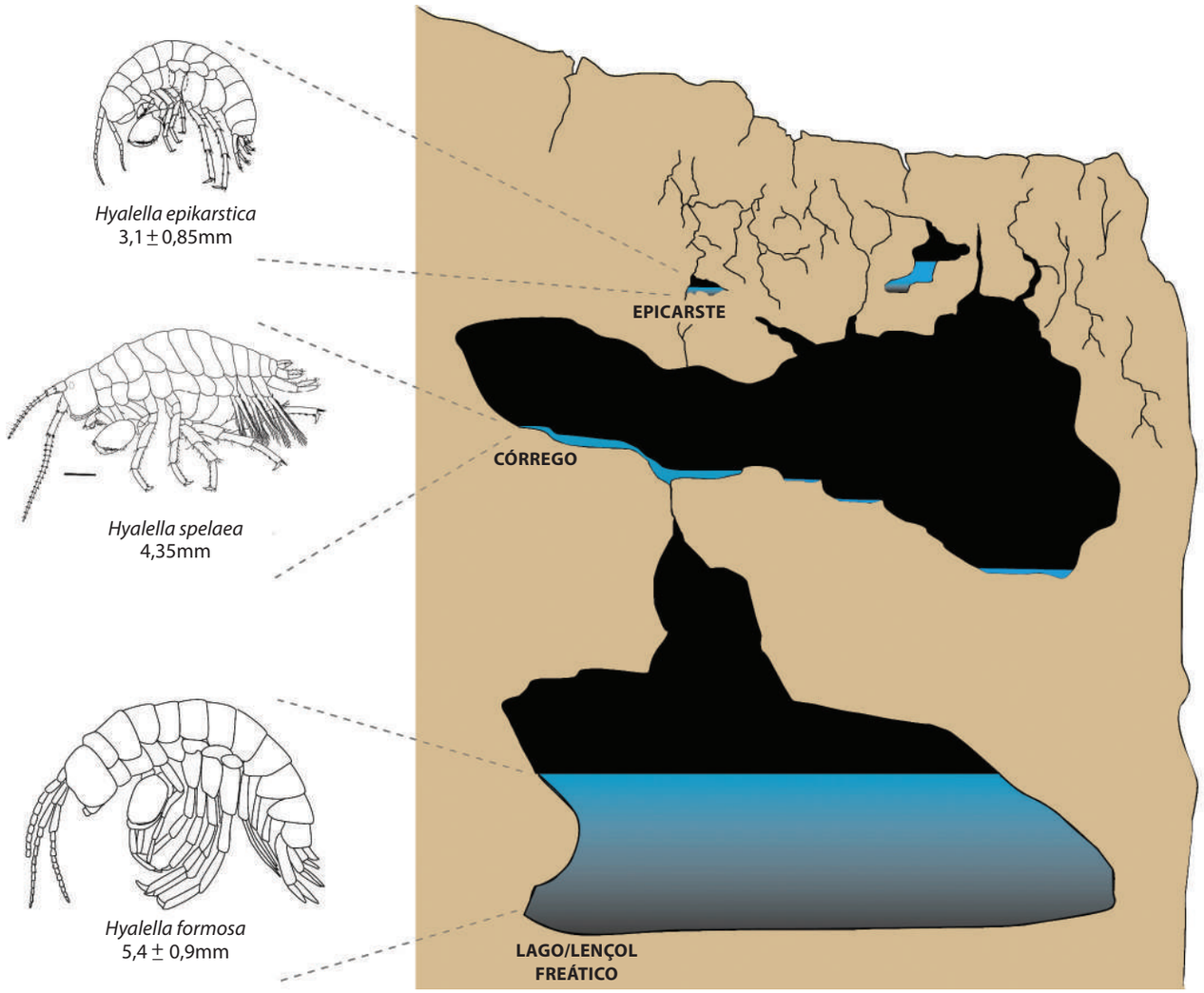


Figura 2. Relação do tamanho corporal de anfípodes subterrâneos brasileiros e tipo de micro-habitats em que vivem. Adaptado de Trontelj *et al.*, (2012).

cie pode ser considerada a mais troglomórfica da família. No entanto, a origem destas diferenciações permanece sendo uma incógnita, já que todas as espécies, pelo menos as pertencentes ao gênero *Spelaeogammarus*, estão associadas a níveis freáticos, que, frequentemente, configuram-se no interior das cavernas, como lagos de grandes proporções. Assim, especificidades por micro-habitats distintos parecem não ser determinantes para as espécies deste gênero. No entanto, cabe destacar que somente estudos filogenéticos e filogeográficos podem elucidar esta questão.

A espécie *Megagidiella azul* Koenemann & Holsinger, 1999 (Bogidiellidae), por sua vez, possui pronunciados troglomorfismos. Diversos gêneros desta família são encontrados em habitats de superfície, o que permite comparações morfológicas mais assertivas (VÄINÖLLA *et al.,* 2008). *Megagidiella azul* apresenta, além de apêndices consideravelmente alongados, um tamanho corporal acentuado, o que deu origem ao seu nome. Seu tamanho corporal está provavelmente relacionado às dimensões de habitat disponíveis, já que a espécie ocorre em um enorme lago subterrâneo (KOENEMANN; HOLSINGER, 1999). Esta espécie apresenta várias características troglomórficas que podem ser comparadas com o artesiídeo *S. titan*, pois são considerados animais altamente troglomórficos.

Já a espécie *Potiberaba porakuara* Fišer, Zagmajster & Ferreira, 2013 é o único representante da família Mesogammaridae na América do Sul (FIŠER, ZAGMAJSTER; FERREIRA, 2013).

Esta família possui uma distribuição bastante disjunta, com espécies ocorrendo na Índia Oriental, Coréia do Sul, Japão, Alasca e Brasil. Dos seis gêneros presentes nesta família, três apresentam olhos (desenvolvidos ou vestigiais), o que permite comparações. *Potiberaba porakuara* apresenta diversas semelhanças com a espécie *Octopupilla felix* Tomikawa, 2007 encontrada no Japão (TOMIKAWA *et al.*, 2007), como a fissura total no télson (embora de morfologia distinta) e própodo menos desenvolvido nos gnatópodos 2 do que no 1. No entanto, embora *O. felix* ainda possua olhos vestigiais, suas antenas são proporcionalmente mais longas do que as de *P. porakuara*. Já a espécie *Eoniphargus kojimai* (Uéno, 1955), também encontrada no Japão, possui morfologia e proporções mais comparáveis a *P. porakuara*. É interessante notar que, enquanto a espécie brasileira é cavernícola (habitando preferencialmente lagos subterrâneos), as outras duas supracitadas (encontradas no Japão) habitam bancos de sedimentos em rios (espécies hiporreicas). Assim, nota-se que, para esta família, características troglomórficas podem ser bastante variáveis, com níveis de regressão (no caso de olhos) ou ampliação (no caso de apêndices) que aparentemente não mostram uma relação direta com o tipo de habitat subterrâneo preferencialmente utilizado.

A espécie *Seborgia potiguar* Fišer, Zagmajster & Ferreira,

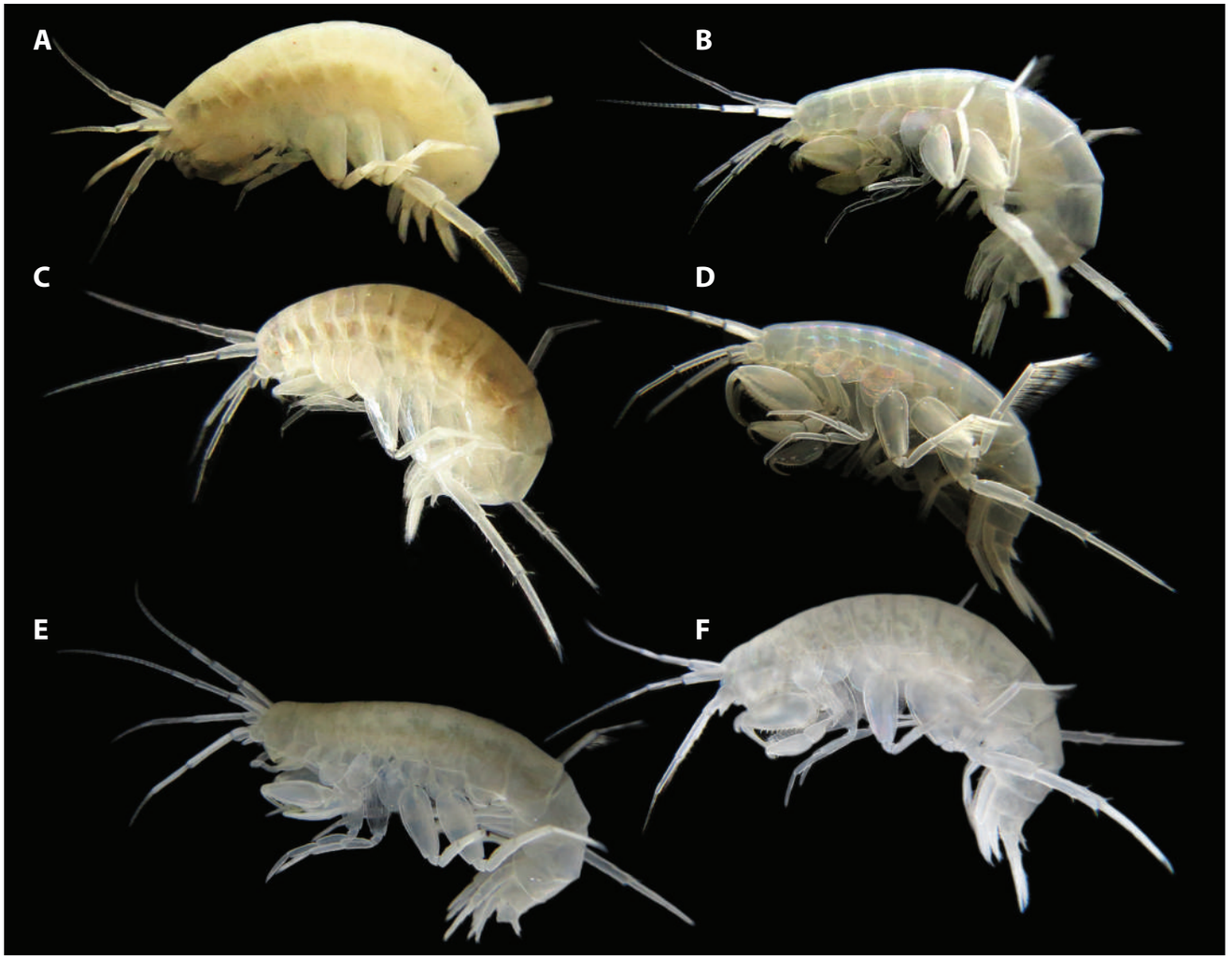


Figura 3. Espécimes de Artesiidae fotografados vivos. **A)** *Spelaeogammarus bahiensis*; **B)** *S. santanensis*; **C)** *S. spinilacertus*; **D)** *S. titan*; **E)** *S. sanctus*; **F)** *S. uai*. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

2013 também é a única representante descrita da família Seborgiidae para a América do Sul (FIŠER, ZAGMAJSTER; FERREIRA, 2013). Como Mesogammaridae, esta família também apresenta distribuição disjunta, com espécies ocorrendo nos EUA (Texas), nas Ilhas Rennell, nas Ilhas Lealdade, em Vanuatu, no Vietnã e no Brasil. Entre as oito espécies descritas para *Seborgia*, três apresentam olhos, o que permite comparações com as espécies cavernícolas. De forma geral, o principal troglomorfismo observado para *S. potiguar* é a anoftalmia. O tamanho corporal é extremamente reduzido (cerca de 1,5mm), bem como as proporções dos apêndices, comparáveis às observadas em espécies não cavernícolas. No entanto, há pelo menos duas novas espécies para o gênero conhecidas para o estado do Rio Grande do Norte que aguardam descrição formal. Tais espécies apresentam troglomorfismos bastante acentuados, como o tamanho do corpo consideravelmente aumentado (uma das espécies mede cerca de 5mm, sendo, portanto, considerada "gigante" para a família), bem como o alongamento pronunciado dos apêndices.

Por fim, a última família com espécies troglomórficas no Brasil é Hyalellidae. Esta é a segunda família com o maior número de representantes troglóbios no país (seis espécies, com Artesiidae contendo sete), além de duas espécies troglomórficas com ocorrência em ambiente epígeo. Tal fato pode ser explicado pela sua grande diversidade em habitats epígeos na América do Sul como um todo. No entanto, as espécies troglóbias desta família podem ser consideradas, em geral, as menos troglomórficas dentre os anfípodes subterrâneos brasileiros. Algumas apresentam microftalmia (*H. spelaea* Bueno & Cardoso, 2011 e *H. veredae* Cardoso & Bueno, 2014), enquanto as demais são anoftálmicas. Contudo, outros troglomorfismos, como o aumento do tamanho corporal ou o alongamento de apêndices, são bem pouco pronunciados, mesmo quando presentes. De forma geral, as espécies troglóbias de *Hyalella* diferem das epígeas basicamente pela redução ou ausência dos olhos, independentemente de ocorrerem em lagos subterrâneos (*H. formosa* Cardoso & Bueno, 2014), riachos subterrâneos (*H. spelaea*), ambientes epicársticos (*H. epikarstica Rodrigues,* Bueno & Ferreira 2014) e mesmo hipotelminorréicos (*H. imbya* Rodrigues & Bueno, 2012). Desta forma, como mencionado para espécies do gênero *Spelaeogammarus*, especificidades por micro-habitats distintos parecem não definir níveis distintos de troglomorfismos para as espécies deste gênero, embora estudos filogenéticos e filogeográficos sejam imprescindíveis para responder a esta questão.

Rodrigues, Bueno e Ferreira (2014) indicam que as espécies troglóbias de *Hyalella*, em geral, apresentam redução do tamanho corporal; redução ou ausência de olhos; redução do tamanho e número de brânquias; alongamento da antena 1 e aumento do comprimento dos estetascos; modificações no maxilípodo, como aumento no tamanho; e número de setas e pronunciada redução do carpo do gnatópodo 2. Identificou-se, ainda, diminuição na quantidade ou ausência de setas serradas no lóbulo carpal; pronunciado alongamento do própodo; e palma com inclinação oblíqua. Também encontra-se um encaixe mais profundo para o dáctilo; ausência de *comb-scales* em ambos gnatópodos; alongamento dos pereópodos 6 e 7; redução do tamanho do urópodo 3 e diminuição do número e abundância de setas no télson. Entretanto, algumas destas características não apresentam diferenças tão notáveis entre espécies troglóbias e epígeas. *Hyalella imbya* e *H. epikarstica*, por exemplo, apresentam tantas setas no maxilípodo quanto *H. castroi* González, Bond-Buckup & Araujo, 2006. Com relação ao gnatópodo 2 dos machos, *H. troglofugia* Bastos-Pereira, Oliveira & Ferreira, 2018 tem o carpo pequeno, enquanto *H. spelaea* tem esta estrutura bastante alongada. Por outro lado, diferentemente do que é observado entre espécies epígeas, o alongamento do primeiro par de antenas é uma característica recorrente entre as espécies estritamente subterrâneas de *Hyalella*, assim como um maior número de estetascos nos artículos do flagelo deste apêndice e a redução do terceiro par de urópodos. Dessa forma, para o gênero *Hyalella* pode-se considerar como os principais troglomorfismos: a ausência ou a redução dos olhos (apesar de existirem espécies epígeas anoftálmicas – e.g. *H. troglofugia*), o alongamento da antena 1, o aumento do número de estetascos e a redução do urópodo 3.

Embora grande parte das espécies de anfípodes troglóbios encontrada no Brasil seja microftálmica ou anoftálmica, há também espécies com indivíduos anoftálmicos que habitam ambientes de superfície, como *H. montana* Rodrigues, Senna, Quadra & Bueno, 2017 e *H. troglofugia* pertencentes à Hyalellidae, e *Bogidiella neotropica* Ruffo, 1952 se *Marigidiella brasiliensis* (Siewing, 1953) pertencentes à Bogidiellidae. Assim, a existência de espécies desprovidas de olhos em ambientes epígeos pode levantar questões importantes sobre os efetivos troglomorfismos observados nestes organismos:

Como uma determinada espécie anoftálmica poderia manter populações viáveis em superfície? A princípio isto parece um contrassenso, considerando a importância dos olhos e da visão em habitats epígeos. No caso de *H. troglofugia*, a sua ocorrência em ambientes epígeos pode ser explicada

pelos micro-habitats utilizados por esta espécie (raízes de macrófitas ou trechos com fluxo de água mais intenso), que provavelmente favorecem sua proteção contra predadores (BASTOS-PEREIRA; DE OLIVEIRA; FERREIRA, 2018). Além disso, segundo os autores, algumas características consideradas troglomorfismos não necessariamente limitam a dispersão das espécies subterrâneas aos ambientes externos adjacentes. Outro exemplo que merece menção é o da espécie *Bogidiella neotropica* (Ruffo, 1952), coletada na Amazônia, bem próximo a uma nascente. Um único exemplar foi encontrado, exibindo óbvios caracteres troglomórficos. No entanto, posteriormente, espécimes atribuídos a esta espécie foram registrados na Venezuela, em poços artesianos (PLATVOET, 1983) e, mais recentemente, em uma caverna ferrífera da região de Carajás (Serra do Tarzan), estado do Pará, Norte do Brasil. Excluindo-se o holótipo, todos os demais registros da espécie ocorreram em habitats subterrâneos, em localidades extremamente distantes da localidade tipo. Neste caso, é importante considerar a hipótese de que existam espécies crípticas (que são aquelas que, embora distintas geneticamente, são indistinguíveis morfologicamente). Tais espécies podem apresentar morfologia extremamente similar em função de convergência, já que mesmo o holótipo pode ter como principal habitat drenagens subterrâneas dado o local e condição na qual foi coletado (RUFFO, 1952).

Por fim, outra questão emblemática é se o estilo de vida subterrâneo é reversível. Na tentativa de responder a esta questão, Copilaş-Ciocianu *et al.* (2018) realizaram um estudo tendo como foco duas espécies de *Niphargus* que ocorrem em águas superficiais e possuem ampla distribuição no centro e leste da Europa: *N. hrabei* Karaman, 1932 e *N. valachicus* Dobreanu & Manolache, 1933. Tais autores tinham como objetivo verificar se a ampla distribuição destas espécies resultava de uma colonização secundária dos ambientes epígeos (relativamente bem conectados) e se essa mudança ecológica teria promovido a dispersão em larga escala dessas espécies. Seus resultados indicaram episódios independentes de dispersão dessas espécies no Pleistoceno e uma diferenciação genética relativamente baixa, porém significativa, entre as populações. Além disso, sugerem que a mudança ecológica para ambientes de superfície havia sido facilitada pela capacidade destas espécies em tolerar ambientes hipóxicos (com baixa oxigenação), onde competidores reofílicos da família Gammaridae não podiam sobreviver. Em conclusão, os resultados do estudo indicaram que a adaptação às águas subterrâneas não é um caminho evolutivo "sem volta" e que espécies troglomórficas podem ocasionalmente recolonizar e se dispersarem amplamente por águas superficiais (Copilaş-Ciocianu *et al.,* 2018). Este pode ser eventualmente o caso de espécies troglomórficas encontradas em superfície, como *Hyalella troglofugia*.

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

O primeiro registro de um anfípode subterrâneo para o Brasil data de 1975, quando Da Silva Brum descreveu a primeira espécie do gênero *Spelaeogammarus* (*S. bahiensis*, que é troglóbia – estritamente encontrada no ambiente subterrâneo) para uma caverna em Curaçá, no norte da Bahia. No final da década de 1980 foi descrita a primeira espécie anoftálmica de *Hyalella* para o Brasil, *H. caeca* (PEREIRA, 1989). Já em 1999 foi reportada a presença de *Megagidiella azul,* outra espécie troglóbia, por Koenemann e Holsinger em cavidades da região de Bonito no Mato Grosso do Sul. Entretanto, foi dos anos 2000 em diante que a diversidade conhecida de anfípodes do Brasil cresceu significativamente.

Atualmente, são conhecidos para o Brasil anfípodes troglomórficos pertencentes a cinco famílias: Artesiidae, Bogidiellidae, Hyalellidae, Mesogammaridae e Seborgidae. Entre estas, apenas Bogidiellidae é representada por três gêneros, sendo as demais famílias representadas por apenas um. Considerando as espécies com ocorrência em cavernas, Hyalellidae e Artesiidae são as famílias mais representativas. A família Artesiidae contém apenas espécies subterrâneas (7). Já Hyalellidae é uma família monotípica para a qual também são conhecidas espécies epígeas. *Hyalella* apresenta seis espécies troglóbias, além de duas espécies troglomórficas com ocorrência em habitat epígeo (*H. montana* e *H. troglofugia*). Por sua vez, Bogidiellidae é representada pelos gêneros *Marigidiella, Megagidiella* e *Bogidiella*, todos com ocorrência de apenas uma espécie para o Brasil. Por fim, Mesogammaridae e Seborgidae são representadas por apenas um gênero e uma espécie cada. A seguir consta a lista de espécies de anfípodes troglomórficos conhecidas para o Brasil seguida da bibliografia contendo menções a cada uma delas, bem como sua atual distribuição conhecida (Tabela 1).

Dessa forma, atualmente são conhecidas 20 espécies de anfípodes troglomórficos para o Brasil, sendo 17 delas com registros para cavernas. Na tabela 2 é apresentada uma síntese da diversidade destes anfípodes de acordo com família, gênero, espécie e tipo de habitat. A distribuição das espécies é apresentada na Figura 10.

Tabela 1 - Lista das espécies troglóbias descritas e seus registros atualizados.

Família **Artesiidae** Holsinger, 1980

Gênero ***Spelaeogammarus*** Da Silva Brum, 1975

1. ***Spelaeogammarus bahiensis*** Da Silva Brum, 1975 (Figura 3A)
   Spelaeogammarus bahiensis (DA SILVA BRUM, 1975, p. 125), figs 1–17; (GNASPINI; TRAJANO, 1994, p. 554; HOLSINGER, 1981, p. 38; KOENEMANN; HOLSINGER, 2000, p. 118; PINTO-DA-ROCHA, 1995, p. 95; TRAJANO; SANCHÉZ, 1994, p. 535; WAKABARA; SEREJO, 1998, p. 564), figs 6d, h; 7f, g; (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.,* 2020, p. 857; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 58) (chave de identificação).
   Distribuição: Loca d'água de Patamuté (Distrito de Patamuté, Curaçá/BA).
   Obs.: Na descrição original, o nome do distrito onde se localiza a caverna foi redigido de forma incorreta (Matamuté). O correto é Distrito de Patamuté.

2. ***Spelaeogamarus santanensis*** Koenemann & Holsinger, 2000 (Figura 3B)
   Spelaeogammarus santanensis (KOENEMANN; HOLSINGER, 2000, p. 113), figs 6a, e–g; 7a, b; 8c–e. (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.,* 2020, p. 858; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 59) (chave de identificação).
   Distribuição: Gruta do Padre (Santana/BA).

3. ***Spelaeogammarus spinilacertus*** Koenemann & Holsinger, 2000 (Figura 3C)
   Spelaeogammarus spinilacertus (KOENEMANN; HOLSINGER, 2000, p. 106), figs 1–5, 6c; (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; TRAJANO *et al.*, 2016, p. 1815), fig. 1c; (ROGERS *et al.,* 2020, p. 858; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 59) (chave de identificação).
   Distribuição: Caverna Baixa do Salitre (localidade-tipo), Caverna do Jaburu, Gruta da Torrinha e Lapa Doce II (Figura 7A) (Iraquara/BA).

4. ***Spelaeogammarus trajanoae*** Koenemann & Holsinger, 2000
   Spelaeogammarus trajanoae (KOENEMANN; HOLSINGER, 2000, p. 112), figs 6b, i; 7c, d; 8a, b; (ARAÚJO; PEIXOTO, 2014, p 28), fig. 4c; (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 858; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 59; TRAJANO *et al.*, 2016, p. 1814) (chave de identificação).
   Distribuição: Toca do Pitu (localidade-tipo), Toca do Convento, Toca do Carlito, Toca da Tiquara (Campo Formoso/BA), Toca da Jurema (Várzea Nova/BA) (Figura 7B) e Toca do Gonçalo (Umburanas/BA).

5. ***Spelaeogammarus titan*** Senna, Andrade, Castelo-Branco & Ferreira, 2014 (Figura 3D).
   Spelaeogammarus titan (SENNA *et al.*, 2014, p. 56), figs 2–7; (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 858; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 59) (chave de identificação).
   Distribuição: Caverna PEA–445 (Santa Maria da Vitória/BA) (Figura 7C).

6. ***Spelaeogammarus sanctus*** Bastos-Pereira & Ferreira, 2015 (Figura 3D).
   Spelaeogammarus sanctus (BASTOS-PEREIRA; FERREIRA, 2015, p. 422), figs 4–8 (chave de identificação); (BASTOS-PEREIRA; FERREIRA, 2017, p. 46; GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 858; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 58) (chave de identificação).
   Distribuição: Gruta dos Milagres (Bom Jesus da Lapa/BA).

7. ***Spelaeogammarus uai*** Bastos-Pereira & Ferreira, 2017 (Figura 3D)
   Spelaeogammarus uai (BASTOS-PEREIRA; FERREIRA, 2017, p. 39), figs 2–5; (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; MONTE; BICHUETTE, 2020, p. 5; ROGERS *et al.*, 2020, p. 858; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 59) (chave de identificação).
   Distribuição: Lapa D'Água do Zezé (Itacarambi/MG) (Figura 7D).

Família **Hyalellidae** Bulyčeva, 1957

Gênero ***Hyalella*** Smith, 1874

1. ***Hyalella caeca*** Pereira, 1989 (Figura 4A)
   Hyalella caeca (PEREIRA, 1989, p. 49), figs 1–21; (GNASPINI; TRAJANO, 1994, p. 581; GONZÁLEZ *et al.*, 2006, p. 365; PINTO-DA-ROCHA, 1995, p. 96; TRAJANO; SANCHEZ, 1994, p. 535; WAKABARA; SEREJO, 1998, p. 569) (chave de identificação); (BASTOS-PEREIRA; BUENO, 2012, p. 59) (chave de identificação); (DE LOS RÍOS-ESCALANTE *et al.*, 2012, p. 155), mapa; (MARRÓN-BECERRA *et al.*, 2014, p. 266; RODRIGUES *et al.*, 2012, p. 77) (chave de identificação); (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 852; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 105; TRAJANO *et al.*, 2016, p. 1817) (chave de identificação).
   Distribuição: Gruta Tobias debaixo (Iporanga/SP).

2. ***Hyalella spelaea*** Bueno & Cardoso, 2011
   Hyalella spelaea (CARDOSO *et al.*, 2011, p. 18), figs 1–28; (BASTOS-PEREIRA; BUENO, 2012, p. 59) (chave de identificação); (DE LOS RÍOS-ESCALANTE *et al.*, 2012, p. 155; RODRIGUES *et al.*, 2012, p. 77), mapa; (MARRÓN-BECERRA *et al.*, 2014, p. 266; RODRIGUES *et al.*, 2012, p. 77) (chave de identificação); (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 853; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 109) (chave de identificação).
   Distribuição: Gruta da Toca (Itirapina/SP).

3. ***Hyalella imbya*** Rodrigues & Bueno, 2012
   Hyalella imbya (RODRIGUES *et al.*, 2012, p. 67), figs 1–6; (DE LOS RÍOS-ESCALANTE *et al.*, 2012, p. 155), mapa; (MARRÓN-BECERRA *et al.*, 2014, p. 266; RODRIGUES *et al.*, 2012, p. 77) (chave de identificação); (SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 107), fig. 4e; (ROGERS *et al.*, 2020, p. 853) (chave de identificação).
   Distribuição: áreas alagadas no município de Roque Gonzales/RS.
   Obs. Espécie hipotelminorréica. Os autores indicam que esta espécie pode ter sido extinta em decorrência de alterações da paisagem por atividades antrópicas.

4. ***Hyalella epikarstica*** Rodrigues, Bueno & Ferreira 2014
   Hyalella epikarstica (RODRIGUES *et al.*, 2014, p. 201), figs 1–27 (chave de identificação). (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 853; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 106; TRAJANO *et al.*, 2016, p. 1817) (chave de identificação).
   Distribuição: Gruta Areias de Cima (Iporanga/SP) (Figura 5A).
   Obs. Espécie epicárstica que também é encontrada em micro habitats no interior da caverna.

5. ***Hyalella formosa*** Cardoso & Bueno, 2014 (Figura 4B)
   Hyalella formosa (CARDOSO *et al.*, 2014, p. 362), figs 7–10 (chave de identificação); (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 853; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 106) (chave de identificação).
   Distribuição: Caverna das Andorinhas (Ponta Grossa/PR).

6. ***Hyalella veredae*** Cardoso & Bueno, 2014 (Figura 4C)
   Hyalella veredae (CARDOSO *et al.*, 2014, p. 354), figs 3–6 (chave de identificação); (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 853; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 109) (chave de identificação).
   Distribuição: Caverna Vereda da Palha (Presidente Olegário/MG) (Figura 5B).

7. ***Hyalella montana*** Rodrigues, Senna, Quadra & Bueno, 2017
   Hyalella montana (RODRIGUES *et al.*, 2017, p. 149), figs 2–6; (ROGERS *et al.*, 2020, p. 855) (chave de identificação).
   Distribuição: Parque Nacional de Itatiaia (Itamonte/MG).

8. ***Hyalella troglofugia*** Bastos-Pereira, Oliveira & Ferreira, 2018 (Figura 4D)
Hyalella troglofugia (BASTOS-PEREIRA *et al.*, 2018, p. 256), figs 2–6; (ROGERS *et al.*, 2020, p. 853) (chave de identificação).
Distribuição: Nova Lima/MG. Córrego da Fazenda, afluente do Rio das Velha.

Família **Bogidiellidae** Hertzog, 1936

Gênero ***Megagidiella*** Koenemann & Holsinger, 1999

1. ***Megagidiella azul*** Koenemann & Holsinger, 1999 (Figura 8A)
Megagidiella azul (KOENEMANN; HOLSINGER, 1999, p. 573), figs 1–4; (CORDEIRO *et al.*, 2014, p. 5) (mapa); (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 845; SEREJO; SIQUEIRA, 2018 (indicação da espécie como pertencente a Artesiidae), p. 60; TRAJANO *et al.*, 2016, p. 1817) (chave de identificação)
Distribuição: Gruta do Lago Azul (localidade-tipo) e Gruta do Mimoso (Bonito/MS); Abismo do Poço e Buraco da Abelha (Jardim/MS); Caverna do Clarão e Buraco do Bicho (Bodoquena/MS).

Gênero ***Bogidiella*** Hertzog, 1933

1. ***Bogidiella neotropica*** Ruffo, 1952 (Figura 8B)
Bogidiella neotropica (RUFFO, 1952, p. 129), figs 1, 2; (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; HOLSINGER, 1981, p. 38; ROGERS *et al.*, 2020, p. 846; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 60; WAKABARA; SEREJO, 1998, p. 564) (chave de identificação).
Distribuição: 15 Km da foz do Rio Cupari no Rio Tapajós (Santarém/PA); Cavidade ST_0041 (Serra de Tarzan, Canaã dos Carajás/PA).

Gênero ***Marigidiella*** Stock, 1981

1. ***Marigidiella brasiliensis*** (Siewing, 1953)
Bogidiella brasiliensis (SIEWING, 1953, p. 243), figs 24–26; (HOLSINGER, 1981, p. 38; WAKABARA; SEREJO, 1998, p. 563).
Marigidiella brasiliensis (KOENEMANN; HOLSINGER, 1999, p. 579; STOCK, 1981, p. 355) (mapa).
Distribuição: Salvador/BA e Ilhabela/SP.

Obs.: espécie marinha encontrada em águas costeiras subterrâneas.

Família **Mesogammaridae** Bousfield, 1977

Gênero ***Potiberaba*** Fišer, Zagmajster & Ferreira, 2013

1. ***Potiberaba porakuara*** Fišer, Zagmajster & Ferreira, 2013 (Figura 6A e 8C)
Potiberaba porakuara (FIŠER *et al.*, 2013, p. 13), figs 2, 11–19; (GALLÃO; BICHUETTE, 2018, p. 6; ROGERS *et al.*, 2020, p. 838; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 95; TRAJANO *et al.*, 2016, p. 1817) (chave de identificação).
Distribuição: Caverna Três Lagos (Felipe Guerra/RN) (Figura 6B). Populações desta espécie já foram encontradas em pelo menos outras cinco cavidades nas quais o lençol freático pode ser acessado, as quais serão tratadas em trabalhos futuros.

Família **Seborgiidae** Holsinger, 1980

Gênero ***Seborgia*** (Fišer *et al.*, 2013).

1. ***Seborgia potiguar*** (Fišer *et al.*, 2013).
Seborgia potiguar (FIŠER *et al.*, 2013, p. 7), figs 3, 5–10; (ROGERS *et al.*, 2020, p. 838; SEREJO; SIQUEIRA, 2018, p. 23) (chave de identificação).
Distribuição: Caverna da Água (Governador Dix-Sept Rosado/RN).

Procedimentos e métodos de coleta e conservação

COLETA

Até o momento, os anfípodes troglomórficos encontrados em cavernas brasileiras são todos aquáticos, sendo encontrados em córregos, poças de água, represas de travertinos ou no nível freático (Figuras 5, 6 e 7). Tais organismos podem estar associados a raízes submersas, tal como ocorre com as espécies epígeas. Quando presentes em locais acessíveis para coleta manual, os anfípodes podem ser coletados com auxílio de redes e manuseados com pincéis. Em locais de difícil acesso ou para aumentar a chances de captura, armadilhas com iscas atrativas podem ser utilizadas. Nelas, os organismos entram para se alimentar e acabam aprisionados. Este tem sido o caso adotado para coleta de espécies de Mesogammaridae e Seborgidae em algumas cavernas de difícil acesso. As armadilhas podem ser confeccionadas com cano de PVC (covos), cujas extremidades devem estar envolvidas com tela de cerca de 2mm de abertura entre nós (Figura 9), além de utilizar uma isca, como fígado ou carne bovina. Em coletas realizadas no Rio Grande do Norte uma das iscas mais eficientes para as coletas foi sangue de bode talhado. Os covos devem ser mantidos por 24 horas submersos na água no local de interesse, sendo recolhidos posteriormente (HUGHES; AHYONG, 2016).

PRESERVAÇÃO DO MATERIAL COLETADO

Os espécimes coletados geralmente são preservados em etanol 70%, mas recomenda-se que, para análises moleculares, sejam mantidos em etanol 100% e imediatamente resfriados em

Table 2. Species of troglomorphic amphipods recorded for Brazil. (Ep): epigeal, (Hp): hypogea, (Cv): with caves records, (Hypo): hypotelminorrheic.

Family	Genus	Species
Artesiidae	*Spelaeogammarus*	*Spelaeogammarus bahiensis* (Hp/Cv)
		Spelaeogammarus santanensis (Hp/Cv)
		Spelaeogammarus spinilacertus (Hp/Cv)
		Spelaeogammarus trajanoae (Hp/Cv)
		Spelaeogammarus titan (Hp/Cv)
		Spelaeogammarus sanctus (Hp/Cv)
		Spelaeogammarus uai (Hp/Cv)
Hyalellidae	*Hyalella*	*Hyalella caeca* (Hp/Cv)
		Hyalella spelaea (Hp/Cv)
		Hyalella imbya (Hp/Hipo)
		Hyalella epikarstica (Hp/Cv)
		Hyalella veredae (Hp/Cv)
		Hyalella formosa (Hp/Cv)
		Hyalella troglofugia (E)
		Hyalella montana (E)
Bogidiellidae	*Megagidiella*	*Megagidiella azul* (Hp/Cv)
	Bogidiella	*Bogidiella neotropica* (E/Hp/Cv)
		Marigidiella brasiliensis (E)
Mesogammaridae	*Potiberaba*	*Potiberaba porakuara* (Hp/Cv)
Seborgidae	*Seborgia*	*Seborgia potiguar* (Hp/Cv)

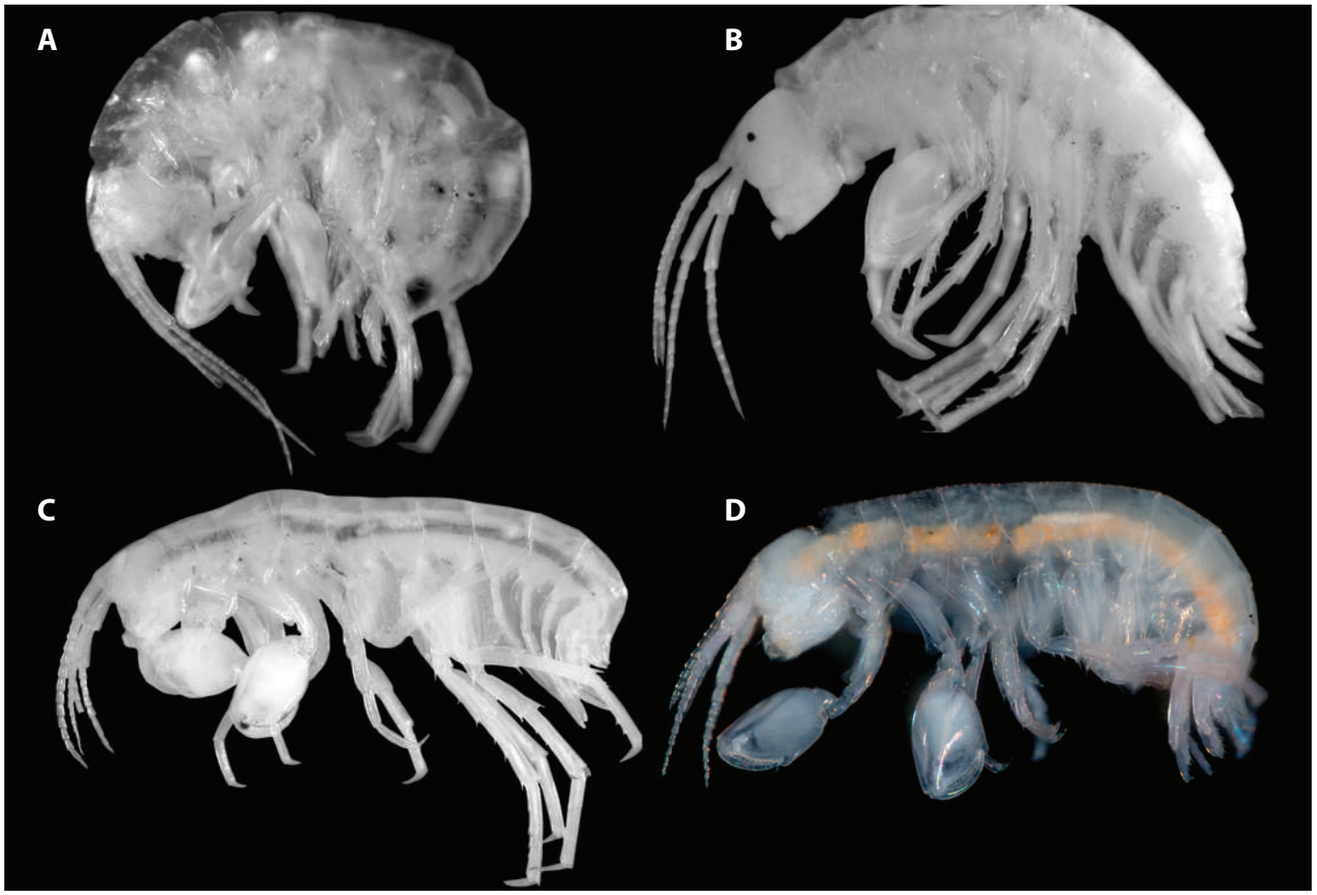


Figura 4. Espécimes de Hyalellidae fotografados sob lupa**. A)** *Hyalella caeca*; **B)** *H. formosa*; **C)** *H. veredae* e **D)** *H. troglofugia*. Escala: 0,5 mm. Fotos: A-C (Giovanna M. Cardoso); D (Rafaela Bastos-Pereira).

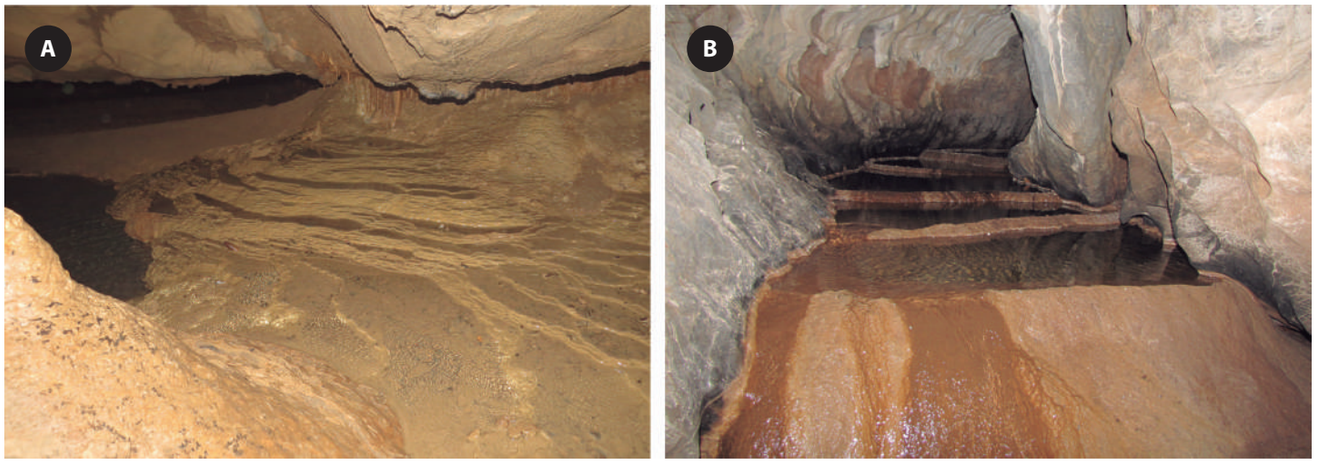


Figura 5. A) Caverna Areias de Cima (Iporanga/SP), local de coleta de *Hyalella epikarstica*; **B)** Represas de travertino na caverna Vereda da Palha (Presidente Olegário/MG) onde espécimes de *H. veredae* foram coletados. Fotos: (Rodrigo L. Ferreira).

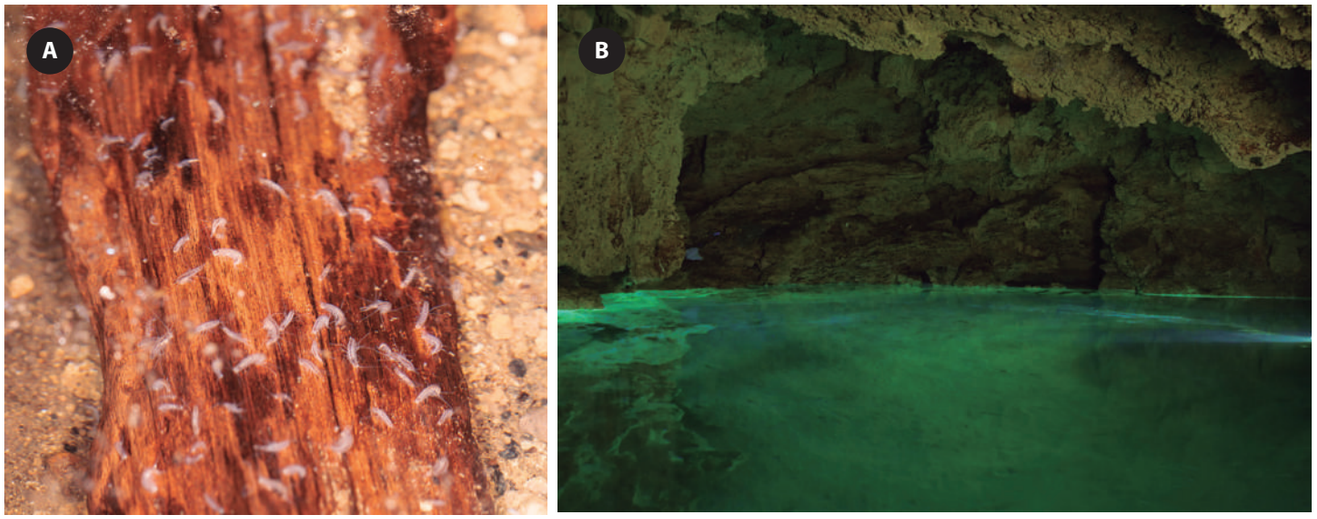


Figura 6. A) Exemplares vivos de *Potiberaba porakuara*; **B)** Caverna Três Lagos, localidade-tipo de *P. porakuara*. Fotos: A (Diego de M. Bento); B (Rodrigo L. Ferreira).

Figura 7. A) Lapa Doce II, um dos locais de coleta de *Spelaeogammarus spinilacertus* (Iraquara/BA); **B)** Toca da Jurema (Várzea Nova/BA) onde foram coletados os exemplares de *S. trajanoae*; **C)** Lago na cavidade PEA-445 onde espécimes de *S. titan* foram encontrados (Santa Maria da Vitória/BA); **D)** Lago em que *S. uai* ocorre na cavidade Lapa D'Água do Zezé (Itacarambi/MG). Fotos: A (Marconi Souza-Silva); B-D (Rodrigo L. Ferreira).

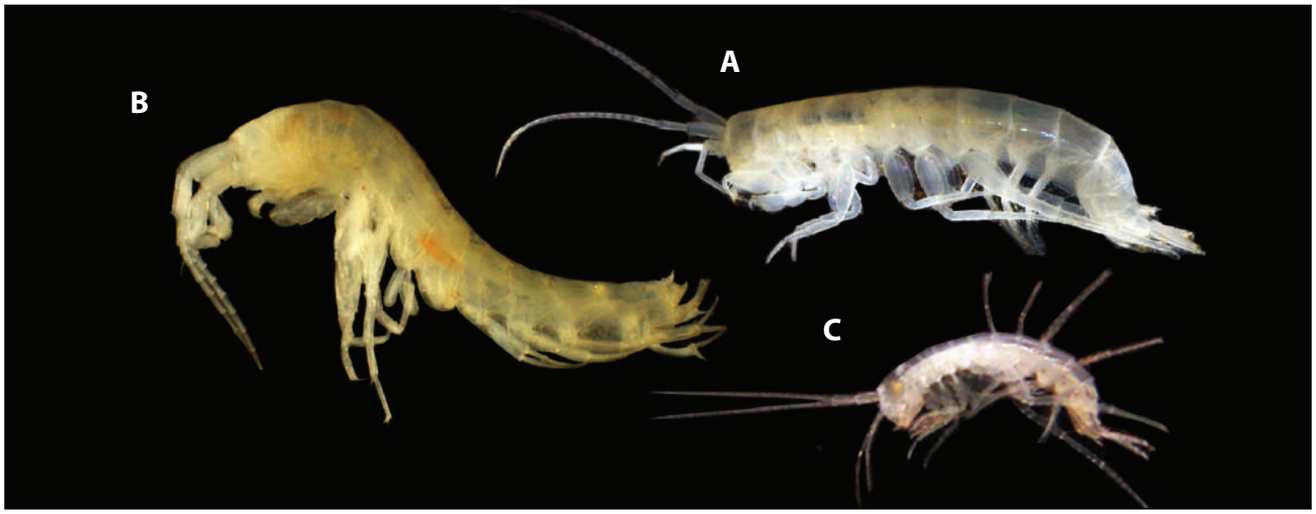


Figura 8. A) *Megagidiella azul* (Bogidiellidae); **B**) *Bogidiella neotropica* (Bogidiellidae), **C***) Potiberaba porakuara* (Mesogammaridae) Fotos: A (Lívia Cordeiro e Paulo de Souza); B (BioEspeleo Consultoria Ambiental); C (Rodrigo L. Ferreira).

caixa térmica contendo gelo até que possam ser devidamente dispostos em freezer. Embora a manutenção dos espécimes em etanol 100% seja ideal para a preservação do material genético, da qual depende o sucesso das análises moleculares, nesta concentração o etanol deixa o material biológico mais rígido, o que pode dificultar o manuseio dos espécimes no momento de dissecção para análises morfológicas.

Figura 9. Armadilha confeccionada com tubo de PVC, tela e elástico utilizada para coleta de Amphipoda em ambientes aquáticos de difícil acesso. Foto: (Diego de M. Bento).

Quando mantido em etanol 70%, é desejável que o material permaneça em local onde não haja grandes oscilações térmicas, nem seja exposto ao sol. O nível de álcool contido nos recipientes deve ser monitorado periodicamente a fim de evitar o ressecamento do material, o que inviabiliza futuras análises morfológicas deste.

MONTAGEM E PREPARO DE LÂMINAS

Para a identificação das espécies de Amphipoda, recomenda-se a análise de características morfológicas diagnósticas geralmente associadas aos apêndices, como os gnatópodos (mais desenvolvidos nos machos), o palpo da mandíbula e o formato do télson. Para essa análise, os espécimes podem ser observados em estereomicroscópio e dissecados. Os espécimes podem ser manuseados com pinças ou pincéis e dissecados diretamente na lâmina sob o meio (glicerina, gelatina glicerinada, bálsamo, Hoyer) (HOLANDA *et al.*, 2019; HUGHES; AHYONG, 2016). Após ter posicionado o espécime inteiro na lâmina, o comprimento corporal deve ser medido (extremidade anterior da cabeça, próximo à inserção do primeiro par de antenas, até a extremidade posterior do télson). Recomenda-se que cada porção do corpo seja dissecada e preservada separadamente em lamínulas distintas (cabeça, pereon e pleon). Deve-se evitar a formação de bolhas de ar, tendo o cuidado na manipulação do meio e da acomodação cautelosa da lamínula para que não haja extravasamento e deslocamento dos apêndices. Após o posicionamento das lamínulas, as lâminas necessitam ser colocadas em estufa a 50 °C para secar (dependendo do meio utilizado, como Hoyer e bálsamo por exemplo), e posteriormente vedadas com verniz. Após a secagem e vedação, as lâminas devem ser mantidas em local livre de umidade e exposição solar, sendo desejável ambientes com temperatura controlada.

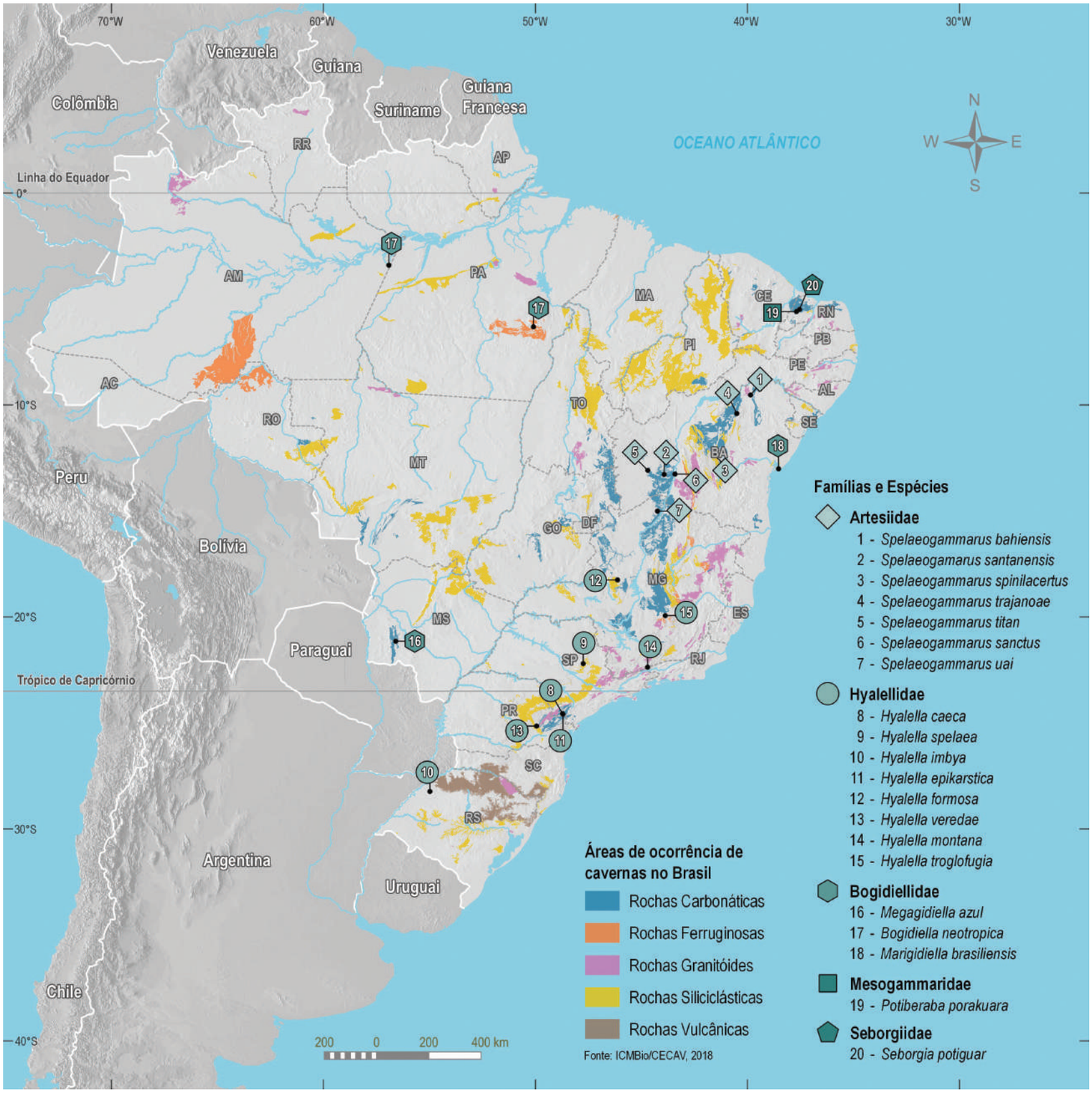


Figura 10. Mapa com a localidade-tipo das espécies de anfípodes troglóbios descritos para o Brasil.

Chave de identificação

Na figura 11 são apresentadas as principais estruturas de importância taxonômica para identificação de anfípodes. Abaixo, é apresentada uma chave para identificação das famílias de Amphipoda neotropicais, a qual foi adaptada de Rogers *et al.* (2020). É importante salientar que a chave contém todas as famílias conhecidas até o momento para a região Neotropical. O objetivo desta chave apresentada neste livro é subsidiar estudos em que anfípodes encontrados no meio subterrâneo possam ser identificados quanto aos grupos taxonômicos a que pertencem, mesmo que ainda não tenham sido registrados para ecossistemas subterrâneos no Brasil até o presente. Para as famílias que apresentam registro de uma única espécie para a região neotropical, o nome da espécie é apresentado na chave, logo após a família.

Atualmente são conhecidas cinco famílias (dentre as mencionadas na chave) com ocorrência em ambientes subterrâneos brasileiros. Para Mesogammaridae e Seborgidae, como é conhecida apenas uma espécie de cada para cavernas do Brasil, recomenda-se que para a identificação destas o trabalho de Fišer, Zagmajster e Ferreira (2013) seja consultado.

AMPHIPODA NEOTROPICAIS (adaptada de Rogers *et al.*, 2020)

1. Primeira antena sem flagelo acessório **2**

1′. Primeira antena com um flagelo acessório bem desenvolvido ou minúsculo. **6**

2(1).Gnatópodo 2 sem dimorfismo sexual **3**

2′. Gnatópodo 2 com dimorfismo sexual **4**

3(2). Coxa do pereópodo 4 sem lobo postero-ventral ..... **Hadziidae**

3′. Coxa do pereópodo 4 com um lobo postero-ventral pequeno ou bem desenvolvido..... **Bogidiellidae** (chave abaixo)

4(2). Comprimento da antena 1 maior que o pedúnculo da antena 2 ..... **5**

4′. Comprimento da antena 1 menor que o pedúnculo da antena 2..... **Talitridae**

5(4). Urópodo 3 unirreme; mandíbula sem palpo; palpo maxilípodo, comprimento do artículo dois subigual ao artículo um **Hyalellidae: *Hyalella* (chave abaixo)**

5′. Urópodo 3 unirreme ou birreme; mandíbula com palpo; palpo maxilípodo, comprimento do artículo dois > que o artículo um..... **Corophiidae**

6(1). Comprimento do flagelo acessório < que os três artículos proximais do flagelo principal..... **7**

6′. Comprimento do flagelo acessório > que os três artículos proximais do flagelo principal..... **14**

7(6). Urópodo 3 unirreme..... **8**

7′. Urópodo 3 birreme **10**

8(7). Brânquias coxais nos segmentos 2–6 ou 3–7..... **9**

8′. Brânquias coxais nos segmentos 2–5..... **Seborgiidae: *Seborgia potiguar***

9(8). Brânquias esternais presentes ..... **Pseudingolfiellidae: *Pseudingolfiella chilensis***

9′. Brânquias esternais ausentes..... **Metacrangonyctidae: *Metacrangonyx***

10(7). Olhos presentes..... **11**

10′. Olhos ausentes..... **13**

11(10). Urópodo 3, comprimento do endópodo subigual ao exópodo..... **12**

11′. Urópodo 3, comprimento do endópodo < que o exópodo ..... **Crangoweckeliidae**

12(11). Olhos pouco desenvolvidos ..... **Paraleptamphopidae: *Rudolphia macrodactylus***

12′. Olhos arredondados ..... **Phreatogammaridae: *Ruffia patagonica***

13(10). Urópodo 1 base sem seta basofacial robusta..... **Falklandellidae**

13′. Urópodo 1 pedúnculo com seta robusta basofacial ..... **Hadziidae**

14(6). Antena 2 calcéolos presentes (pelo menos em machos) **15**

14′. Antena 2 calcéolos ausentes..... **16**

15(14). Brânquias coxais presentes nos pereópodos 2–6; urópodo 3, comprimento do endópodo 0,40x o exópodo..... **Gammaridae: *Gammarus minus***

15′. Brânquias coxais presentes nos pereópodos 2–7; urópodo 3, comprimento do endópodo 0,3x o exópodo ..... **Anisogammaridae: *Eogammarus confervicolus***

16(14). Gnatópodo 2 não reduzido..... **17**

16′. Dáctilo do gnatópodo 2 reduzido, ligado à palma..... **Mesogammaridae: *Potiberaba porakuara***

17(16). Molar da mandíbula com algum tipo de estrutura triturativa **18**

17′. Molar da mandíbula não triturativo **21**

18(17). Télson inteiro a entalhado **19**

18′. Télson fendido **20**

19(18). Comprimento do pereópodo 5 subigual ao pereópodo 6..... **Artesiidae *Spelaeogammarus*** (chave abaixo)

19′. Comprimento do pereópodo 5 mais curto que pereópodo 6..... **Bogidiellidae** (chave abaixo)

20(18). Comprimento da antena 1 subigual a antena 2..... **Lysianassidae: *Ottenwalderia kymbalion***

20′. Antena 1 mais longa que a antena 2..... **Maeridae: *Quadrivisio lutzi***

21(17). Télson inteiro a entalhado sem setas robustas ..... **Ingolfiellidae**

21′. Télson fendido com setas robustas..... **Pardaliscidae: *Spelaeonicippe provo***

BOGIDIELLIDAE DA REGIÃO NEOTROPICAL (adaptada de Rogers *et al.*, 2020)

1. Pereonitos 2–5 ou 4–6 com grandes processos médio-esternais (= corcovas esternais) **2**

1′. Pereonitos sem processos médio-esternais..... **3**

2(1). Macho com exópodo do pleópodo 2 sem seta especial inserida lateralmente no segundo artículo; pedúnculo do urópodo 1 sem face hipertrofiada ..... ***Grossogidiella mauryi***

2′. Macho: pedúnculo do urópodo 1 com seta facial robusta hipertrofiada modificada; pleópodo 2, segundo artículo do exópodo com seta distolateral modificada..... ***Patagongidiella***

3(1). Mandíbula com palpo..... **4**

3′ Mandíbula sem palpo..... ***Megagidiella azul***

4(3). Macho: exópodo do pleópodo 2, artículo 2 com setas não modificadas..... **5**

4′. Macho: exópodo do pleópodo 2 com uma seta achatada, côncava com dentes, cílios ou hâmulo..... **9**

5(4). Maxila 1, palpo com dois artículos; antena 1, comprimento do flagelo acessório ≥ ao primeiro artículo do flagelo primário..... **6**

5′. Maxila 1, palpa com um artículo; antena 1, comprimento do flagelo acessório < que o primeiro artículo do flagelo primário..... ***Eobogidiella purmamarcensis***

6(5). Antena 1, flagelo acessório com dois ou três artículos; urópodo 1 sexualmente dimórfico, exópodo masculino encurtado e modificado e/ou com setas raduliformes em ramos modificados.....**7**

6'. Antena 1, acessório flagelo com dois artículos; geralmente urópodo 1 sem dimorfismo sexual.....***Bogidiella***

7(6). Gnatópodo 1 margem posterior da base com três ou cinco setas; antena 1 flagelo acessório com dois artículos.....**8**

7'. Gnatópodo 1 margem posterior da base com uma seta.....***Arganogidiella***

8(7). Pereópodo 7 sexualmente dimórfico (macho com carpo aumentado).....***Orchestigidiella orchestipes***

8' Pereópodo 7 sem dimorfismo sexual .....***Guagidiella***

9(4). Télson, comprimento ≥ a largura; urópodo 2 sem dimorfismo sexual.....**10**

9' Télson, comprimento < que a largura; macho geralmente com o endópodo do urópodo 2 fundido com o basipodito ou encurtado.....**11**

10(9). Urópodos 1–3 não sexualmente dimórficos.....**13**

10'. Urópodo 1 sexualmente dimórfico, ramos femininos mucronados (urópodo masculino normal).....***Antillogidiella martini***

11(9). Pleópodo 1 não sexualmente dimórfico, basipodito sem prolongamento na margem interna.....**12**

11'. Pleópodo 1 sexualmente dimórfico, endópodo com apenas um articulo, reduzido, exópodo com três artículos, macho com os dois primeiros articulos dilatados com setas modificadas, segundo articulo com seta externa reduzida e curvada com a parte plumosa medial inserida em ângulo reto antes da ponta; pleópodo 1, margem medial do basipodito com amplo crescimento interno.....***Mesochthongidiella tucumanensis***

12(11). Macho, urópodo 2 endópodo fundido com basipodito ou endópodo muito curto.....***Dycticogidiella***

12'. Macho, urópodo 2 com ramos subiguais ou endópodo ligeiramente encurtado.....***Argentinogidiella***

13(10). Pleópodo 1 não sexualmente dimórfico.....***Stygogidiella***

13'. Pleópodo 1 masculino com seta diferenciada (rígida, articulada, pontiaguda e serrilhada .....***Mexigidiella***

HYALELLA (HYALELLIDAE) TROGLOMÓRFICAS DO BRASIL

1. Macho, ramo interno do urópodo 1 sem seta curva **2**

1'. Macho, ramo interno do urópodo 1 com seta curva **5**

2(1). Télson, setas apicais ausentes ..... ***H. montana***

2'. Télson, setas apicais presentes..... **3**

3(2). Télson, com duas setas apicais..... **4**

3'. Télson, com quatro setas apicais ..... ***H. troglofugia***

4(1). Macho, margem posterior do própodo do gnatópodo 2 sem *comb scales*.....***H. caeca***

4'. Macho, margem posterior do própodo do gnatópodo 2 com *comb scales*.....***H. spelaea***

5(1). Macho, margem posterior do própodo do gnatópodo 2 com *comb scales*.....***H. veredae***

5'. Macho, margem posterior do própodo do gnatópodo 2 sem *comb scales*.....**6**

6(5). Face interna do própodo do gnatópodo 1 com até cinco setas paposas.....**7**

6'. Face interna do própodo do gnatópodo 1 com mais de cinco setas paposas.....***H. imbya***

7(6). Antena 2 com até oito artículos no flagelo.....***H. epikarstica***

7'. Antena 2 com mais de oito artículos no flagelo .....***H. formosa***

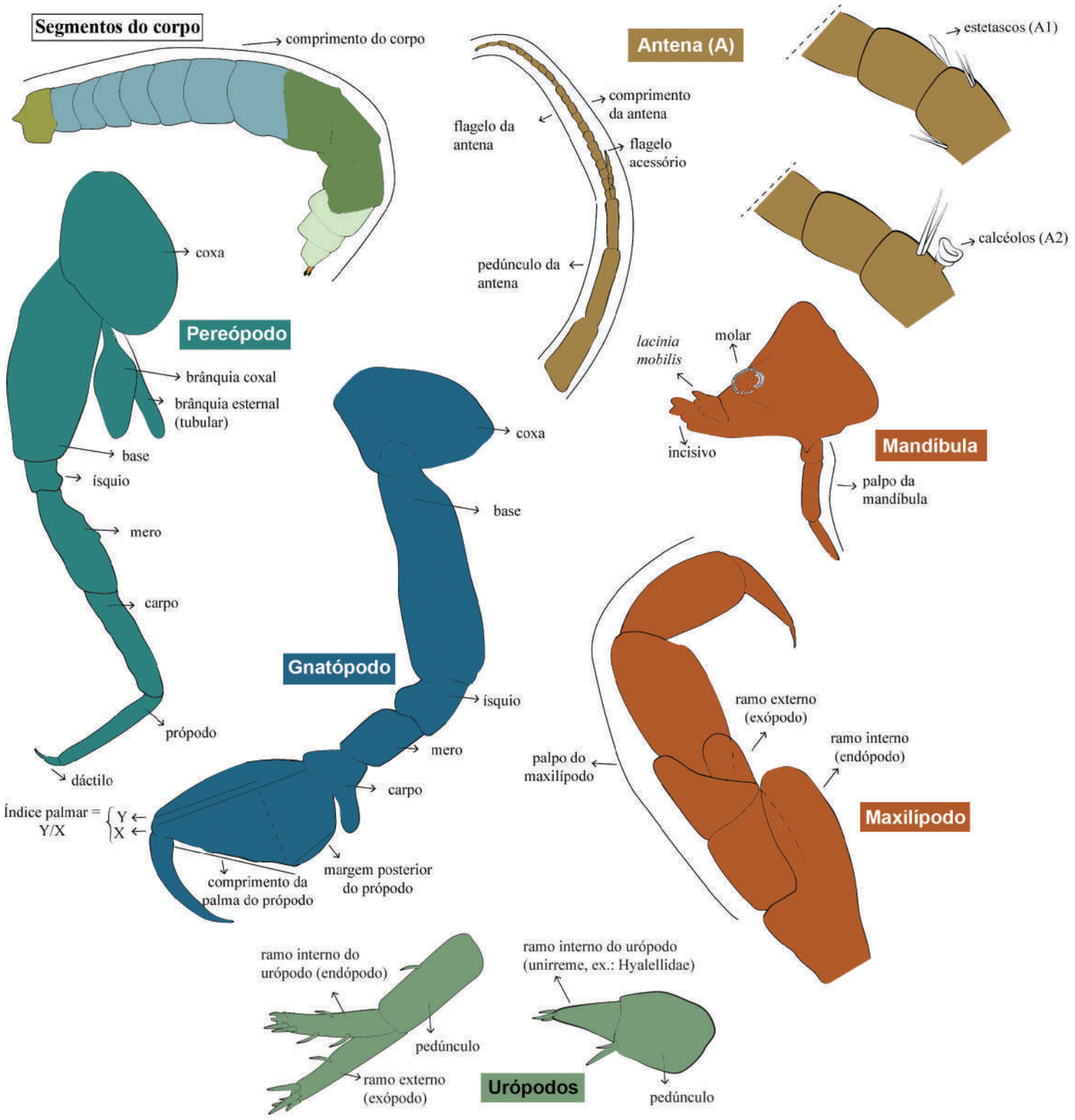


Figura 11. Principais estruturas de importância taxonômica para identificação de anfípodes.

Para Bogidiellidae é apresentada abaixo uma chave de identificação dos gêneros neotropicais. Como *Megagidiella* é um gênero monotípico, as características para a identificação de gênero e *Megagidiella azul* podem ser consultadas em Koenemann e Holsinger (1999). Para *Bogidiella*, única espécie do gênero com ocorrência no Brasil, o trabalho de descrição da espécie (*Bogidiella neotropica*) pode ser consultado para sua identificação (RUFFO, 1952). Já Hyalellidae é composta apenas pelo gênero *Hyalella,* para o qual consta abaixo uma chave de identificação das espécies troglomórficas do Brasil. Para Artesiidae é apresentada chave de identificação das espécies de *Spelaeogammarus*. É importante salientar que a identificação das famílias, gêneros e espécies é fundamental e, sempre que possível, seja confirmada com base nas respectivas diagnoses, especialmente considerando a grande quantidade de táxons ainda não descritos que, comumente, são encontrados associados aos ecossistemas subterrâneos no Brasil.

Principais coleções do Brasil

Boa parte das espécies troglomórficas de anfípodes encontrada no país está depositada em coleções nacionais. Dentre elas destaca-se a coleção do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, que detém a maior parte dos tipos de espécies troglóbias do Brasil. Nesta coleção, estão depositados os tipos das espécies *Hyalella epikarstica, H. spelaea, H. imbya, Megagidiella azul, Spelaeogammarus spinilacertus* e *S. trajanoae*. Outros materiais tipo encontram-se depositados na Coleção de Invertebrados Subterrâneos da Universidade Federal de Lavras - ISLA/UFLA (holótipos: *H. troglofugia, S. sanctus, S. titan* e *S. uai;* parátipos: *H. epikarstica, H. spelaea, H. imbya* e *H. veredae,* além de exemplares de *Potiberaba porakuara* e *Seborgia potiguar*); no Museu da Universidade de São Paulo - MZUSP (holótipos: *H. veredae* e *H. formosa*); na coleção da Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS (parátipos: *H. formosa*); e no Museu da Universidade Federal da Bahia - MZUFBA (parátipo: *S. titan*).

Algumas coleções no exterior contêm material tipo, como a Coleção do Departamento de Biologia da Universidade de Ljubljana (Eslovênia) com o material de *Potiberaba porakuara* e *Seborgia potiguar*; e o Museo Civico di Storia Naturale di Verona (Itália) com o material de *Bogidiella neotropica*. No Brasil, a Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras - UFLA também contém representantes destas espécies depositados em seu acervo.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Capes, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais - FAPEMIG e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq pelo financiamento de projetos de pesquisa desenvolvidos por R.L. Ferreira que permitiram a coleta e fotografia de diversas espécies abordadas no presente capítulo. Ao Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV, ao Instituto Brasileiro de Desenvolvimento e Sustentabilidade - IABS e Termo de Compromisso de Compensação Espeleológica/Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - TCCE ICMBio/Vale S.A. pelo apoio financeiro concedido à G.M. Cardoso e à R.L. Ferreira. À equipe do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS/UFLA, pelo apoio nos trabalhos de campo. Agradecemos ainda a cessão de parte das fotografias utilizadas para compor este capítulo.

Referências

ARAÚJO, A. V.; PEIXOTO, R. S. The Impact of geomorphology and human disturbances on the faunal distribution in Tiquara and Angico caves of Campo Formoso. **Ambient Science**, Bahia, Brazil, v. 1, n. 1, 2014.

BARNARD, J. L.; KARAMAN, G. S. The families and genera of Marine Gammaridean Amphipoda except Marine Gammaroidea. **Records of the Australian Museum**, [*s.l.*], Supplement 13, part 1, p. 1-417, 1991.

BASTOS PEREIRA, R.; BUENO, A. A. P. New species and new report of *Hyalella* SI Smith, 1874 (Crustacea: Amphipoda: Dogielinotidae) from Minas Gerais state, Southeastern Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3350, n. 1, p. 58-68, 2012.

BASTOS PEREIRA, R.; FERREIRA, R. L. A new species of *Spelaeogammarus* (Amphipoda: Bogidielloidea: Artesiidae) with an identification key for the genus. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4021, n. 3, p. 418-432, 2015.

BASTOS PEREIRA, R.; FERREIRA, R. L. *Spelaeogammarus uai* (Bogidielloidea: Artesiidae): a new Troglobitic Amphipod from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4231, n. 1, p. 38-50, 2017.

BASTOS PEREIRA, R.; DE OLIVEIRA, M. P. A.; FERREIRA, R. L. Anophtalmic and epigean? Description of an intriguing new species of *Hyalella* (Amphipoda, Hyalellidae) from Brazil. **Zootaxa**,

[*s.l.*], v. 4407, n. 2, p. 254, 2018. Disponível em: https://doi.org/10.11646/zootaxa.4407.2.6.

BOUSFIELD, E. L. A new look at the systematics of gammaroidean amphipods of the world. **Crustaceana**, [*s.l.*], Supplement, p. 282-316, 1977.

BUENO, A. A. P.; RODRIGUES, S. G.; ARAUJO, P. B. O estado da arte do gênero *Hyalella* Smith, 1874 (Crustacea, Amphipoda, Senticaudata, Hyalellidae) no Brasil. *In:* HAYASHI, CARMINO (org.). **Tópicos de Atualização em Ciências Aquáticas**. Uberaba: UFTM, 2014, v. 1, p. 57-88, 2014.

CARDOSO, G. M.; BUENO, A. A. P.; FERREIRA, R. L. A new troglobiotic species of *Hyalella* (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from Southeastern Brazil. **Nauplius**, [*s.l.*], v. 19, n. 1, p. 17-26, 2011. Disponível em: https://doi.org/10.1590/s0104-64972011000100003.

CARDOSO, G. M.; ARAUJO, P. B.; BUENO, A. A. P.; FERREIRA, R. L. Two new subterranean species of *Hyalella* Smith, 1874 (Crustacea: Amphipoda: Hyalellidae) from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3814, n. 3, p. 353, 2014. Disponível em: https://doi.org/10.11646/zootaxa.3814.3.3.

COPILAŞ-CIOCIANU, D.; FIŠER, C.; BORZA, P.; PETRUSEK, A. Is subterranean lifestyle reversible? Independent and recent large-scale dispersal into surface waters by two species of the groundwater Amphipod Genus *Niphargus*. **Molecular Phylogenetics and Evolution,** [*s.l.*], v. 119, p. 37-49, 2018.

CORDEIRO, L. M.; BORGHEZAN, R.; TRAJANO, E. Subterranean biodiversity in the Serra da Bodoquena karst area, Paraguay river basin, Mato Grosso do Sul, Southwestern Brazil. **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 14, n. 3, 2014. e20140114.

CHRISTIANSEN, K. Morphological adaptations. *In:* WHITE, W. B.; CULVER, D. C.(ed.). **Encyclopedia of Caves,** 2nd ed. Amsterdam: Elsevier, 2012. p. 517-528.

DA SILVA BRUM, I. N. *Spelaeogammarus bahiensis* g. n. sp. n. de Anfípodo cavernícola do Brasil (Amphipoda-Bogidiellidae). **Atlas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro,** [*s.l.*], v. 17, p. 125-128, 1975.

DE LOS RÍOS-ESCALANTE , P.; MORRONE, J. J.; RIVERA, R. Distributional patterns of the South American Species of *Hyalella* (Amphipoda: Hyalellidae). **Gayana**, [*s.l.*], v. 76, n. 2, p. 153-161, 2012. DOI 10.4067/S0717-65382012000300008.

FIŠER, C.; ZAGMAJSTER, M.; FERREIRA, R. L. Two new Amphipod families recorded in South America shed light on an old biogeographical enigma. **Systematics and Biodiversity**, [*s.l.*], v. 11, n. 2, p. 117-139, 2013. DOI 10.1080/14772000.2013.788579.

FRIEDRICH, M. Adaptation to darkness. *In:* **ENCYCLOPEDIA of Caves**, [*s.l.*]: Academic Press, p. 16-23, 2019.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 746, p. 1-23, 2018. DOI 10.3897/zookeys.746.15140.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista Brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 38, n. 4, p. 549-584, 1994.

GONZÁLEZ, E. R.; WATLING, L. A new species of *Hyalella* from Brazil (Crustacea: Amphipoda: Hyalellidae), with redescription of three other species in the genus. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 37, n. 17, p. 2045-2076, 2003.

GONZÁLEZ, E. R., BOND-BUCKUP, G.; ARAUJO, P. B. Two new species of *Hyalella* from Southern Brazil (Amphipoda: Hyalellidae) with a taxonomic key. **Journal of Crustacean Biology**, [*s.l.*], v. 26, n. 3, p. 355-365, 2006.

HERTZOG, L. *Bogidiella albertimagni* sp. nov., Ein Neuer Grundwasseramphipode Aus Der Rheinebene Bei Strassburg. **Zoologischer Anzeiger**, [*s.l.*], v. 102, n. 9/10, p. 225-227, 1933.

HOLANDA, V. G.; BARBOSA, D. B.; PEREIRA, L. A.; SOARES, M. R. A. Use of kisser glycerol gelatin to prepare microscope slides of Phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae). **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, [*s.l.*], v. 52, 1933.

HOLSINGER, J. R. Amphipoda. *In:* HURLBERT, S. H. *et al.* (ed.). **Aquatic Biota of Southern South America part 1: Arthropoda.** San Diego: San Diego State University, 1981. p. 36-40.

HUGHES, L. E.; AHYONG, S. T. Collecting and processing amphipods. **Journal of Crustacean Biology,** [*s.l.*], v. 36, n. 4, p. 584-588, 2016.

KARAMAN, S. Beitrag Zur Kenntnis Der Süsswasser-Amphipoden (Amphipoden unterirdischer Gewässer). **Prirodoslovne Razprave**, [*s.l.*], Ljubljana, v. 2, p. 179-232, 1932.

KOENEMANN, S.; HOLSINGER, J. R. *Megagidiella azul*, a new genus and species of cavernicolous amphipod crustacean (Bogidiellidae) from Brazil, with remarks on its biogeographic and phylogenetic relationships. **Proceedings of the Biological Society of Washington,** *[s.l.]*, v. 112, n. 3, p. 572-580, 1999.

KOENEMANN, S.; HOLSINGER, J. R. Revision of the subterranean amphipod denus *Spelaeogammarus* (Bogidiellidae) from Brazil, including descriptions of three new species and considerations of their phylogeny and biogeography. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, [*s.l.*], v. 113, n. 1, p. 104-123, 2000.

LOWRY, J. K.; MYERS, A. A. A phylogeny and classification of the Senticaudata Subord. nov. (Crustacea: Amphipoda). **Zootaxa,** [*s.l.*], v. 3610, n. 1, p. 1-80, 2013. DOI https://doi.org/10.11646/zootaxa.3610.1.

LOWRY, J. K.; MYERS, A. A. A phylogeny and classification of the Amphipoda with the establishment of the new order Ingolfiellida (Crustacea: Peracarida). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4265, n. 1, p. 1-89, 2017.

MARRON-BECERRA, A.; HERMOSO-SALAZAR, M.; SOLIS-WEISS, V. *Hyalella cenotensis*, a new species of Hyalellidae (Crustacea, Amphipoda) from the Yucatán Peninsula, Mexico. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3811, n. 2, p. 262-270, 2014.

MONTE, B. G. O.; BICHUETTE, M. E. Taxonomic distinctness of the subterranean fauna from Peruaçu Caves National Park, state of Minas Gerais, Eastern Brazil. **Biota Neotropica**, *[s.l.]*, v. 20, n. 1, 2020.

PEREIRA, V. F. G. C. Uma nova espécie de anfípode cavernícola do Brasil: *Hyalella caeca sp.n*. (Amphipoda, Hyalellidae). **Revista Brasileira de Zoologia,** *[s.l.],* v. 6, n. 1, p. 49-55, 1989. DOI https://doi.org/10.1590/s0101-81751989000100007.

PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil: 1907-1994. **Papéis avulsos de Zoologia**, Brasil, v. 39, n. 6, p. 61-73, 1995.

PLATVOET, D. *Bogidiella* (B.) *neotropica* Ruffo, 1952 (Crustacea, Amphipoda) rediscovered in Venezuela. **Bijdragen tot de Dierkunde**, *[s.l.]*, v. 53, n. 1, p. 109-114, 1983.

RODRIGUES, S. G.; BUENO, A. A. P.; FERREIRA, R. L. The first hypothelminorheic Crustacea (Amphipoda, Dogielinotidae, *Hyalella*) from South America. **ZooKeys**, *[s.l.]*, v. 236, p. 65-80, 2012.

RODRIGUES, S. G.; BUENO, A. A. P.; FERREIRA, R. L. A new troglobiotic species of *Hyalella* (Crustacea, Amphipoda, Hyalellidae) with a taxonomic key for the Brazilian species. **Zootaxa**, *[s.l.]*, v. 3815, n. 2, p. 200, 2014. DOI: https://doi.org/10.11646/zootaxa.3815.2.2.

RODRIGUES, S. G.; SENNA, A. R.; QUADRA, A.; BUENO, A. A. P. A new species of *Hyalella* (Crustacea: Amphipoda: Hyalellidae) from Itatiaia National Park, Brazil: an epigean freshwater amphipod with troglobiotic traits at 2,200 meters of altitude. **Zootaxa**, *[s.l.]*, v. 4344, n. 1, p. 147-159, 2017.

ROGERS, D. C.; MAGALHÃES, C.; PERALTA, M.; RIBEIRO, F. B.; BOND-BUCKUP, G.; PRICE, W. W.; GONZÁLEZ, E. R. Phylum Arthropoda: Crustacea: Malacostraca. *In*: **THORP AND COVICH'S FRESHWATER INVERTEBRATES**, *[s.l.]*: Academic Press, p. 809-986, 2020.

RUFFO, S. *Bogidiella neotropica* n. sp. novo Anfipodo dell'Amazonia. **Revue Suisse d'Hydrologie**, *[s.l.]*, v. 14, n. 1, p. 129-134, 1952.

SENNA, A. R.; ANDRADE, L. F.; CASTELO-BRANCO, L. P.; FERREIRA, R. L. *Spelaeogammarus titan*, a new troglobitic amphipod from Brazil (Amphipoda: Bogidielloidea: Artesiidae). **Zootaxa**, *[s.l.]*, v. 3887, n. 1, p. 55-67, 2014. DOI: 10.11646/zootaxa.3887.1.3.

SEREJO, C. S.; SIQUEIRA, S. G. L. Catalogue of the order Amphipoda from Brazil (Crustacea, Peracarida): Suborders Amphilochidea, Senticaudata and Order Ingolfiellida. **Zootaxa**, *[s.l.]*, v. 4431, n. 1, p. 1-139, 2018.

SIEWING, R. *Bogidiella brasiliensis*, Ein Neuer Amphipode Aus Dem Künstengrundwasser Braziliens. **Kieler Meeresforschunge**, *[s.l.]*, v. 9, n. 2, p. 243-247, 1953.

STOCK, J. H. The taxonomy and zoogeography of the family of Bogidiellidae (Crustacea: Amphipoda), with emphasis on the West Indian taxa. **Bijdragen tot de Dierkunde**, *[s.l.]*, v. 51, n. 345-374, 1981.

TOMIKAWA, K.; KOBAYASHI, N.; MORINO, H.; MAWATARI, S. F. New Gammaroid family, Genera and species from subterranean waters of Japan, and their phylogenetic relationships (Crustacea: Amphipoda). **Zoological Journal of the Linnean Society,** *[s.l.]*, v. 149, n. 4, p. 643-670, 2007.

TRAJANO, E.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. **Biodiversity and Conservation**, *[s.l.]*, v. 25, n. 10, p. 1805-1828, 2016.

TRAJANO, E.; SANCHEZ, L.E. Brasil, *In:* JUBERTHIE, C.; DECU, V. (ed.) **Encyclopaedia Biospeologica**. Moulis: Societe de Biospeologie, v. 1, p. 527-540, 1994.

TRONTELJ, P.; BLEJEC, A.; FIŠER, C. Ecomorphological convergence of cave communities. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, *[s.l.]*, v. 66, n. 12, p. 3852-3865, 2012.

VÄINÖLÄ, R.; WITT, J. D. S.; GRABOWSKI, M.; BRADBURY, J. H.; JAZDZEWSKI K.; SKET, B. Global diversity of Amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. **Hydrobiologia**, *[s.l.]*, v. 595, p. 241-255, 2008.

WAKABARA, Y.; SEREJO, C. S. Malacostraca, Peracarida, Amphipoda, Gammaridea and Caprellidea. *In:* YOUNG, P. S. (ed.). **Catalogue of Crustacean of Brazil**. Rio de Janeiro: Museu Nacional, p. 561-594, 1998. (Série Livros, 6).

Fotos: Robson de Almeida Zampaulo

Loxosceles troglobia
Lucas Mendes Rabelo

8

Araneae

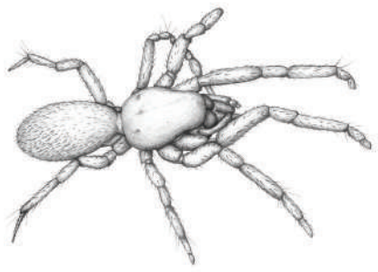
ANTONIO DOMINGOS BRESCOVIT
Laboratório de Coleções Zoológicas – LCZ
Instituto Butantan

IGOR CIZAUSKAS
Organização de Apoio à Pesquisa da Biodiversidade - OAPBio

MAYARA HIDAKA COVIZZE
Laboratório de Coleções Zoológicas – LCZ
Instituto Butantan

JOSÉ PAULO LEITE GUADANUCCI
Departamento de Biodiversidade
Instituto de Biociências - IB
Universidade Estadual Paulista - UNESP

GIULLIA ROSSI
Departamento de Biodiversidade
Instituto de Biociências - IB
Universidade Estadual Paulista - UNESP



Introdução geral

A ordem Araneae está representada hoje por mais de 50.000 espécies descritas no mundo (WORLD SPIDER CATALOG, 2022). Nos ambientes subterrâneos, mais especificamente em cavernas, o grupo é reconhecido por representar parte significativa da diversidade quando comparado a outros grupos de invertebrados (TRAJANO; BICHUETTE, 2010).

No Brasil, os estudos de aranhas de cavernas podem ser considerados recentes. Os primeiros inventários de aranhas cavernícolas do Brasil foram publicados apenas nos anos de 1970, com trabalhos de Brignoli (1972) e Eickstedt (1975). Eles apresentaram inventários de aranhas coletadas nas cavernas localizadas em Iporanga, no estado de São Paulo. No entanto, a primeira aranha registrada é uma Hahniidae, branca e cega, considerada troglóbia, coletada em 1968 pelo espeleólogo suíço Pierre Strinati, na Gruta da Tapagem (atual Caverna do Diabo) em Eldorado, no estado de São Paulo (BRIGNOLI, 1972). Infelizmente, este material primordial de nossa fauna, assim como outras espécies registradas à época por Brignoli (1972), estão hoje depositados no Museu de História Natural de Genebra, na Suíça.

Nas coleções brasileiras, os registros mais antigos são da década de 1970, com um lote de *Trechalea longitarsis* (C. L. Koch, 1847) (Trechaleidae), oriundo da Caverna Alambari, incluído na coleção em fevereiro de 1970 e um lote de uma aranha-marrom da espécie *Loxosceles adelaida* Gertsch, 1967 (Sicariidae), da Caverna de Santana (Caverna de Sant'Anna), depositado em julho de 1972. Ambos estão na coleção do Instituto Butantan e são provenientes do Parque Estadual Turístico do Alto da Ribeira (PETAR), em Iporanga, estado de São Paulo.

Na década de 1980, no Brasil, vários registros da fauna cavernícola foram publicados, além de alguns relatos sobre as Mygalomorphae. Entretanto, os relatos desta infraordem em cavernas podem ser considerados incipientes se comparados com as informações sobre Araneomorphae e outros grupos de artrópodes. Trajano (1987), ao discorrer sobre a composição da fauna de caranguejeiras (Família Theraphosidae), afirmou que estas não eram incomuns nas cavernas da Província Espeleológica do Bambuí, sobretudo em cavernas do estado da Bahia.

Cerca de duas décadas depois, temos a primeira sinopse da fauna cavernícola do Brasil, publicada por Pinto-da-Rocha (1995), registrando dados de trabalhos publicados entre 1907 e 1994. Nesta ampla revisão histórica é apresentada a diversidade de invertebrados de 284 cavidades naturais subterrâneas de oito estados do Brasil, com registros de 71 espécies de 34 famílias de aranhas, mas não há destaques para espécies troglóbias. Posteriormente, vários artigos foram publicados com espécies novas de aranhas de cavernas no Brasil (BAPTISTA, 2003; BAPTISTA *et al.*, 2008; RHEIMS; BRESCOVIT, 2004). Mais recentemente, Trajano e Bichuette (2010) e Gallão e Bichuette (2018) sintetizaram estas informações, apresentando um quadro com 15 espécies de aranhas troglomórficas brasileiras, distribuídas em dez famílias. Estes trabalhos representam o conhecimento atual, mas nota-se um alto índice de espécies por descrever.

Do ponto de vista taxonômico, esses artigos exemplificam o pouco conhecimento sobre aranhas em relação aos outros ecossistemas não cavernícolas. Percebe-se ainda, que apenas no século XXI, é descrita a primeira aranha troglomórfica coletada em cavernas brasileiras, *Speocera eleonorae* (Ochyroceratidae) por Baptista (2003). A partir de então, uma série de outros trabalhos com aranhas troglomórficas foi publicada. Destes trabalhos destacamos as descrições de *Tricongius ybyguara,* Gnaphosidae (RHEIMS; BRESCOVIT, 2004); *Metagonia diamantina,* Pholcidae (MACHADO *et al.*, 2011); *Brasilomma enigmatica,* Gnaphosidae (BRESCOVIT *et al.*, 2012); *Tmesiphantes hypogeus,* Theraphosidae (BERTANI *et al.*, 2013); *Harmonicon cerberus,* Dipluridae (PEDROSO; BAPTISTA, 2014); *Carajas paraua, Tisentnops mineiro* e *T. onix,* Caponiidae (BRESCOVIT; SÁNCHEZ-RUIZ, 2016); *Paracymbiomma caecus* e *P. bocaina,* Gnaphosidae (RODRIGUES *et al.*, 2018); *Loxosceles troglobia*, Sicariidae (SOUZA; FERREIRA, 2018); *Tonton itabirito* e *T. matodentro,* Microstigmatidae (PASSANHA *et al.*, 2019); seis espécies do gênero *Matta* (Tetrablemmidae; Brescovit e Cizauskas, 2019); *Indiani gaspar,* Gnaphosidae (RODRIGUES *et al.*, 2020), *Ochyrocera ritxoco, O. ritxoo, O. dorinha* e *O. rosinha,* Ochyroceratidae (BRESCOVIT *et al.*, 2021a; BRESCOVIT *et al.*, 2021b) e *Ctenus igatu*, Ctenidae (CIZAUSKAS *et al.*, 2022). Estas descrições totalizam 26 espécies troglóbias e representam um incremento significativo no conhecimento da fauna subterrânea brasileira (Tabela 1).

Em relação a espécies não troglomórficas, neste período também houve um aumento para 39 no número de espécies descritas (BAPTISTA *et al.,* 2008; BRESCOVIT *et al.,* 2016;

BRESCOVIT *et al.,* 2018; BRESCOVIT; CIZAUSKAS, 2018; FONSECA-FERREIRA *et al.,* 2017; GUADANUCCI *et al.*, 2016; PRETE *et al.,* 2016; SANTANNA; RODRIGUES, 2018; SANTANNA *et al*., 2019), ampliando de forma relevante a diversidade da fauna brasileira de aranhas em ambientes cavernícolas.

Em parte, acreditamos que esse aumento no registro de espécies cavernícolas deve-se à necessidade de estudos de licenciamento ambiental decorrentes da publicação do Decreto Federal nº 6.640, de 7 de novembro de 2008. Como resultado, houve uma ampliação dos estudos espeleobiológicos e um incremento significativo de aranhas depositadas nas coleções zoológicas do país. Atualmente, 13 anos após a publicação deste decreto, existem milhares de lotes, com mais de 75.000 exemplares de aranhas de cavernas depositadas nas principais coleções aracnológicas do Brasil (CIZAUSKAS, 2017).

Entretanto, apesar da elevada abundância de aranhas encontradas nos ecossistemas cavernícolas, associada às suas características comportamentais, como a construção de teias aéreas que facilitam a localização dos exemplares neste tipo de ambiente e, consequentemente, a coleta de dados para estudos taxonômicos, biológicos e ecológicos (CIZAUSKAS, 2017), ainda são muito incipientes os conhecimentos básicos sobre diversidade, padrões de distribuição, aspectos ecológicos, assim como características comportamentais e o nível de endemismo dessas espécies no ambiente subterrâneo subterrâneo (CARDOSO *et al.*, 2011; TRAJANO, 2012; TRAJANO; BESSI, 2017; TRAJANO; CARVALHO, 2017). A carência de informações sobre a distribuição e a raridade da grande maioria das espécies cavernícolas são lacunas importantes para a avaliação de vulnerabilidade, bem como para a definição de estratégias de conservação de espécies subterrâneas (CIZAUSKAS, 2017).

Principais grupos encontradas em cavernas do Brasil

As aranhas estão entre os predadores mais diversos e abundantes no ambiente subterrâneo, sendo encontradas tanto em horizontes edáficos, no meio superficial subterrâneo (MSS), quanto nas zonas profundas do meio hipógeo como as cavernas. A diversidade de espécies conhecidas atualmente para as cavernas no Brasil ainda é pequena (± 280 espécies) (CIZAUSKAS, 2017). Entretanto, sua riqueza e abundância são consideradas altas frente à maioria dos outros grupos de invertebrados cavernícolas (GALLÃO; BICHUETTE, 2018), sendo reconhecidas como controladoras biológicas naturais nestes ambientes (CIZAUSKAS, 2017).

Os grupos mais diversos em cavernas no Brasil são representados por espécies troglófilas. Troglófilas são espécies com populações estabelecidas tanto no ambiente epígeo quanto hipógeo, com indivíduos que podem transitar entre esses ambientes, promovendo o fluxo genético entre as populações de diferentes ecossistemas (TRAJANO; CARVALHO, 2017). Neste grupo, as aranhas mais frequentemente observadas são representadas por espécimes construtores de teia aérea, como Pholcidae (ex. *Mesabolivar* spp.*, Metagonia* spp. – Figura 1A-B, 2G), Araneidae (ex. *Alpaida* spp. – Figura 1C), Theridiosomatidae (ex. *Plato* spp. – Figura 1D, *Cuacuba* spp.), Theridiidae (ex. *Cryptachaea* spp.), Scytodidae (*Scytodes* spp. – Figura 1E), aranhas errantes geralmente encontradas no solo ou nas paredes, como exemplares de Sicariidae (ex. *Loxosceles* spp. – Figura 1F), Ctenidae (ex. *Isoctenus* spp., *Enoploctenus* spp. – Figura 1G, H), construtoras de teias em funil como Dipluridae (ex. *Trechona* spp.*, Diplura* spp. – 2K, L), construtoras de tocas como Cyrtaucheniidae (*Fufius* spp.), entre outras das famílias Theraphosidae (ex. *Dolichothele* spp.*, Acanthoscurria* spp. – Figura 1J, L, *Theraphosa* spp.*, Nhandu* spp.) e Microstigmatidae (*Tonton* spp.). Estas aranhas possuem grande representatividade no material biológico coletado em cavernas depositado em coleções.

Por outro lado, algumas famílias de aranhas apresentam baixa diversidade e são representadas por apenas uma ou duas espécies, como Corinnidae (ex. *Abapeba hoeferi* Bonaldo, 2000 – Figura 2A), Uloboridae (ex. *Philoponella* spp.), Segestriidae (ex. *Ariadna* spp. – Figura 2B), Filistatidae (ex. *Misionella carajas* Brescovit *et al*., 2016 – Figura 2C), Nesticidae (ex. *Eidmannella pallid*a (Emerton, 1875) – Figura 2D), Salticidae (ex. *Soesilarishius* sp. 2H) e Mysmenidae (ex. *Microdipoena* sp.). Dentre as espécies troglófilas já descritas, cabe destacar as migalomorfas *Trechona diamantina* Guadanucci *et al.* (2016) da família Dipluridae e *Guyruita metallophila* Fonseca-Ferreira *et al.* (2017) (Figura 2E) da família Theraphosidae, que possuem grandes populações e utilizam as cavernas como sítios de reprodução (GUADANUCCI *et al.*, 2016; FONSECA-FERREIRA *et al.*, 2017).

Figura 1. A) *Mesabolivar togatus* (Keyserling, 1891) (Pholcidae); **B)** *Metagonia* sp. (Pholcidae); **C)** *Alpaida antonio* Levi, 1988 (Araneidae); **D)** *Plato novalima* Prete, Cizauskas & Brescovit, 2018 (Theridiosomatidae); **E)** *Scytodes eleonorae* Rheims & Brescovit, 2001 (Scytodidae); **F)** *Loxosceles similis* Moenkhaus, 1898 (Sicariidae); **G)** *Enoploctenus cyclothorax* (Bertkau, 1880) (Ctenidae); **H)** *Ctenus* sp. (Ctenidae); **I)** *Ochyrocera* sp. (Ochyroceratidae); **J)** *Acanthoscurria geniculata* (C. L. Koch, 1841) (Theraphosidae); **K)** Cyrtaucheniidae; **L)** *Acanthoscurria* sp. (Theraphosidae). Fotos: A-I, K (Robson de A. Zampaulo); J (Igor Cizauskas); L (Lucas M. Rabelo).

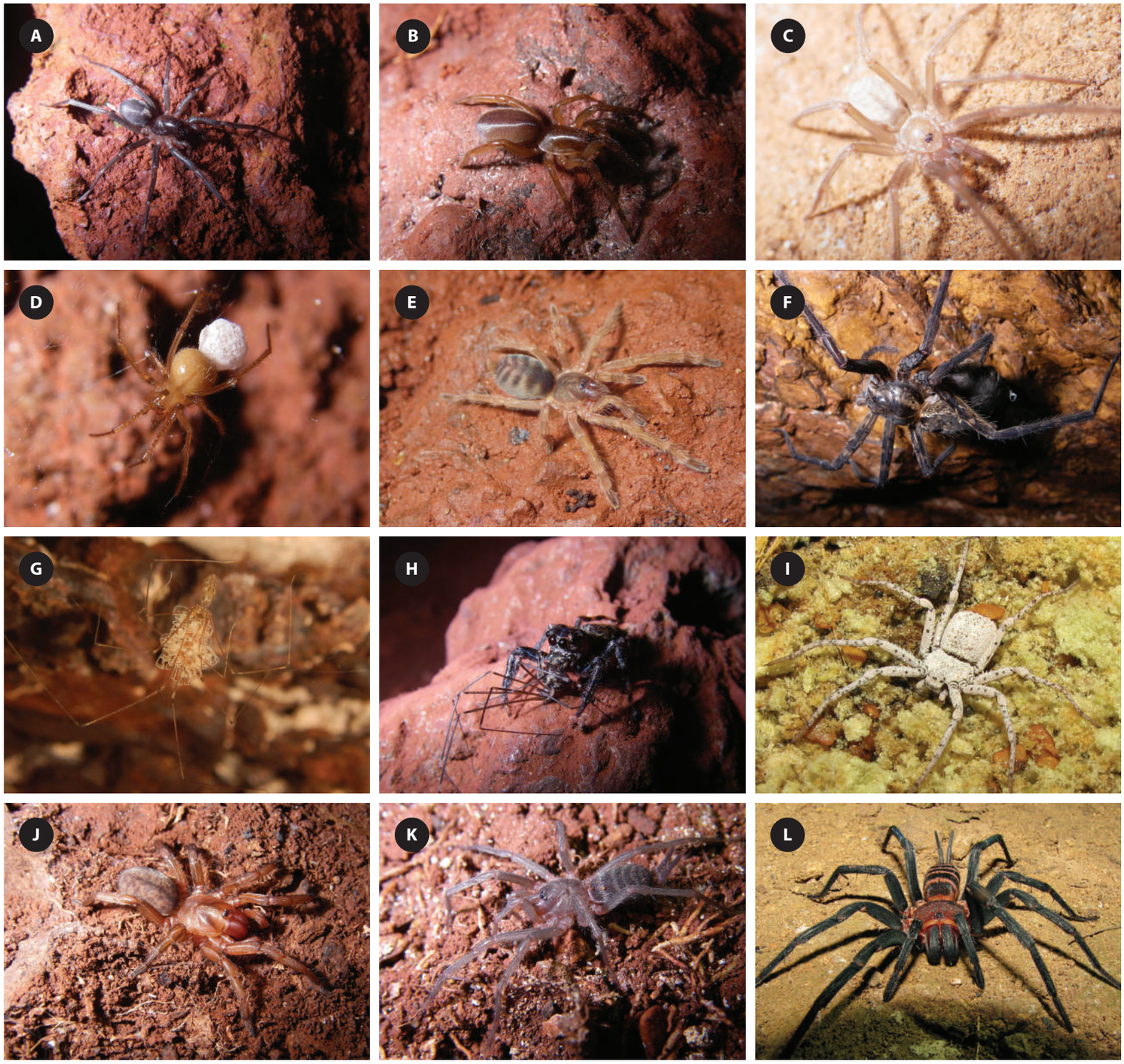


Figura 2. A) *Abapeba hoeferi* Bonaldo, 2000 (Corinnidae); **B)** *Ariadna* sp. (Segestriidae)*;* **C)** *Misionella carajas* Brescovit, Magalhães & Cizauskas, 2016 (Filistatidae); **D)** *Eidmannella pallida* (Emerton, 1875) (Nesticidae); **E)** *Guyruita metallophila* Fonseca-Ferreira, Zampaulo & Guadanucci, 2017 (Theraphosidae); **F)** *Trechaleoides keyserlingi* (F. O. Pickard-Cambridge, 1903) (Trechaleidae); **G)** Pholcidae sp.; **H)** *Soesilarishius* sp. (Salticidade); **I)** *Sicarius tropicus* (Mello-Leitao, 1936) (Sicariidae); **J)** Nemesiidae; **K)** *Linothele* sp. (Dipluridae); **L)** *Trechona* sp. (Dipluridae). Fotos: A-B, D, F, H, J, K (Robson de A. Zampaulo); C, E (Lucas M. Rabelo); G (Matheus H. Simões); I, L (Xavier Prous).

Figura 3. A) *Carajas paraua* Brescovit & Sánchez-Ruiz, 2016 (Caponiidae); **B, K)** *Tisentnops mineiro* Brescovit & Sánchez-Ruiz, 2016 (Caponiidae); **C)** *Tonton itabirito* Passanha, Cizauskas & Brescovit, 2019 (Microstigmatidae); **D)** *Paracymbiomma caecus* Rodrigues, Cizauskas & Rheims, 2018 (Gnaphosidae); **E)** *Brasilomma* sp. (Gnaphosidae); **F)** *Metagonia* sp. (Pholcidae); **G)** *Loxosceles troglobia* Souza & Ferreira, 2018 (Sicariidae); **H)** *Ochyrocera dorinha* Brescovit *et al.*, 2021 (Ochyroceratidae); **I)** *Matta cambito* Brescovit & Cizauskas, 2019 (Tetrablemmidae); **J)** *Lygromma* sp. (Gnaphosidae); **L)** *Ctenus igatu* Polotow, Cizauskas & Brescovit, 2022. Fotos: A-C, E-F, H-K (Robson de A. Zampaulo); D (Matheus H. Simões); G (Lucas M. Rabelo); L) Jonas E. Gallao.

Em cavernas onde existem sumidouros, cachoeiras ou fontes de água, aranhas das famílias Trechaleidae (ex. *Trechaleoides* spp. – Figura 2F) e Pisauridae (ex. *Thaumasia* spp.) também são encontradas com frequência. Contudo, a araneofauna de pequeno porte (< 1 cm) como os representantes das famílias Oonopidae (ex. *Neotrops* spp., *Stenoonops* spp., *Triaeris stenaspis* Simon, 1892), Ochyroceratidae (ex. *Ochyrocera* spp., *Speocera* spp., *Theotima* spp.), Symphytognathidae (ex. *Anapistula* spp.), Theridiidae (ex. *Thymoites* spp.), Tetrablemmidae (ex. *Matta* spp.) e Theridiosomatidae (*Plato* spp.) compõem a maior parte da biodiversidade de aranhas coletadas em cavernas no Brasil e a maioria ainda carece de estudos taxonômicos específicos.

Além desses grupos, em cavernas ocorrem também aranhas acidentais que são espécimes com populações epígeas que entram na caverna de forma passiva ou ativa em busca de abrigo temporário ou carreados por agentes físicos, como vento ou água, podendo sobreviver apenas temporariamente no interior de cavernas (TRAJANO; CARVALHO, 2017). Em geral, estes registros são representados por espécies das famílias Oxyopidae, Sparassidae, Lycosidae, Tetragnathidae, Selenopidae, Hersiliidae, Anyphaenidae, Thomisidae, Miturgidae, Oecobiidae, Zoropsidae, Barychelidae, Idiopidae, Nemesiidae, Cyrtaucheniidae e Pycnothelidae. Exemplares destas famílias são encontrados geralmente apenas em zonas de entrada das cavernas, onde as condições ambientais são distintas e ainda existe a incidência de luminosidade epígea, bem como o estabelecimento de espécies vegetais.

Por sua vez, as aranhas troglóbias (espécies endêmicas de hábitats subterrâneos) representam uma ínfima parte da diversidade de espécies descritas para o Brasil (± 0,8%) e uma pequena parte das espécies já coletadas em cavernas no país (± 9%). São representadas por 14 gêneros distribuídos em dez famílias: Caponiidae (Gen. *Carajas* e *Tisentnops* – Figura 3A, B), Ctenidae (*Ctenus* – Figura 3L), Dipluridae (*Harmonicon*), Gnaphosidae (*Tricongius*., *Brasilomma*, *Paracymbiomma* e *Indiani* – 3D-E), Ochyroceratidae (*Speocera* e *Ochyrocera* – 3H), Sicariidae (*Loxosceles* – 3G), Microstigmatidae (*Tonton* - 3C), Pholcidae (*Metagonia* – 3F), Tetrablemmidae (*Matta* - 3I) e Theraphosidae (*Tmesiphantes*).

Diversidade, distribuição e principais troglomorfismos de aranhas troglóbias

O termo troglomorfismo é usado para distinguir um conjunto de adaptações, especialmente morfológicas, para a vida subterrânea (CHRISTIANSEN, 1962; TRAJANO; BICHUETTE, 2006). Para as aranhas subterrâneas, as principais características morfológicas incluem redução ou perda de pigmentos cuticulares, regressão ou perda ocular, afinamento dos tegumentos, alongamento dos apêndices, tricobotrios e espinulação acentuada (ARNEDO *et al.*, 2007; DEELEMAN-REINHOLD, 1978; DEELEMAN-REINHOLD; DEELEMAN 1980; CIZAUSKAS *et al.*, 2021; COKENDOLPHER, 2004; GERTSCH; 1992; MAMMOLA; ISAIA, 2017; MARROQUÍN, 2014; MILLER, 2005; RODRIGUES *et al.*, 2018; PEDROSO; BAPTISTA, 2014; RŮŽIČKA, 1999; RŮŽIČKA *et al*., 2011; RŮŽIČKA *et al.*, 2013).

Por sua vez, as especializações fisiológicas referem-se à redução do metabolismo, alteração no ritmo circadiano, redução da fecundidade, maturidade tardia, lento desenvolvimento e alterações nas estratégias reprodutivas (K estratégias – ovos maiores e maior quantidade, além de ciclos reprodutivos menos frequentes) (DEELEMAN-REINHOLD, 1978; DEELEMAN-REINHOLD; DEELEMAN, 1980; GERTSCH, 1992; HOWARTH, 1983; HÜPPOP, 2000; JUBERTHIE, 1985). Por serem, em sua maioria, espécies raras e de difícil registro, informações comportamentais de aranhas subterrâneas são raras e representadas, em grande parte, por observações ocasionais, geralmente relacionadas a cuidados parentais, como fêmeas carregando a ooteca ou comportamentos reprodutivos (ALMEIDA-SILVA *et al.*, 2009; CARVER *et al.*, 2016; CHRISTIANSEN, 2012; DORAN *et al.*, 2001; LEDFORD, 2004).

As aranhas subterrâneas conhecidas para o Brasil possuem a redução ocular e a redução da pigmentação cuticular como os troglomorfismos mais frequentemente observados. Estas características morfológicas são observadas tanto em espécies que colonizam o ambiente hipógeo edáfico (solo), como o ambiente subterrâneo profundo (cavernas). No entanto, famílias como Gnaphosidae (ex. *Paracymbiomma* sp.), Oonopidae (ex. *Coxapopha* sp.), Symphytognathidae (*Anapistula* sp.), Microstigmatidae (*Tonton* sp.) e Hahniidae (ex. *Harmiella* sp.) também possuem espécies epígeas com redução ocular e/ou despigmentação cuticular que possuem como hábitat ambientes de solo e serrapilheira. Um exemplo desta condição é *Harmiella schiapelliae* Brignoli, 1979 (Hahniidae), espécie com características troglomórficas (despigmentação corpórea, anoftalmia e com poucas cerdas na área dos olhos) descrita para ambientes de serrapilheira de Nova Teutônia, Santa Catarina (BRIGNOLI, 1979).

As aranhas troglóbias descritas até o momento estão localizadas em todos os biomas brasileiros, exceto no Pampa do Rio Grande do Sul. São representadas por 26 espécies, todas com características troglomórficas e distribuídas em diferentes regiões do Brasil. A tabela 1 apresenta a diversidade de espécies, os principais troglomorfismos observados em cada uma, a litologia onde foi encontrada, bem como seu bioma de ocorrência. A figura 4 mostra o mapa da distribuição geográfica da fauna de aranhas troglóbias descritas para o Brasil, bem como as lito-

logias das cavernas às quais as aranhas troglóbias estão associadas.

Apesar de expressiva, quando comparada aos outros grupos de invertebrados, a diversidade de aranhas subterrâneas descrita atualmente para o país representa somente uma parte do conhecimento da fauna cavernícola do Brasil. Além das espécies aqui apresentadas, outras espécies troglomórficas das famílias Corinnidae, Ctenidae, Hahniidae, Nesticidae, Ochyroceratidae (*Ochyrocera* e *Theotima*), Oonopidae (*Stenoonops*, *Xyccarph*), Pholcidae (*Metagonia*) e Symphytognathidae (*Anapistula*), ainda não descritas, já são conhecidas por espécimes depositados em coleções biológicas. Entretanto, várias destas famílias, em especial Ochyroceratidae, Oonopidae e Pholcidae, carecem de amplas revisões taxonômicas.

Principais métodos de coleta

As espécies subterrâneas obrigatórias (troglóbias) terrestres evoluíram sob condições seletivas particulares, como escuridão total, baixa quantidade de alimento (com exceções) e umidade relativa do ar elevada e constante (GALLÃO; BICHUETTE, 2018; TRAJANO, 2012). Desta forma, as metodologias para coleta de aranhas subterrâneas são baseadas no princípio da exploração do ambiente hipógeo, adequando-se às características do hábitat e suas limitações.

Ao contrário das amostragens em ambientes epígeos, em cavernas há uma maior dificuldade de instalação de armadilhas devido a características intrínsecas deste ambiente. Desta forma, a coleta manual ativa é a metodologia mais utilizada para estudos da biodiversidade de aranhas cavernícolas. Além do baixo custo, a busca ativa permite que o pesquisador explore todo o meio ao seu alcance, tanto no ambiente aquático como terrestre (Figura 5A-B). Aranhas coletadas por este método, representam quase que a totalidade da fauna cavernícola depositada em coleções científicas. Armadilhas de queda (Figura 5C-D) também são utilizadas, sendo direcionadas para a amostragem das aranhas errantes, não sendo eficientes para a coleta de espécimes construtores de teias.

Entre os métodos para amostragens no solo (Figura 5E) e em folhiços, (Figura 5F) podemos destacar os Funis de Berlese e o Extrator de Winkler (Figura 5F-H). No meio subterrâneo superficial é comum o uso de armadilhas de queda instaladas em furos de sondagem (Figura 5I) ou diretamente no solo escavado. Em situações em que são necessárias amostragens em ambientes epígeos, utilizam-se as armadilhas de queda do tipo "pitfall-trap" em ambientes terrígenos onde é possível escavar o solo (Figura 5J). Para amostragem de ambientes rochosos, são utilizadas as armadilhas de queda do tipo "vulcan-trap" (Figura 5K). Este último é um método alternativo que viabiliza coletas em cavernas onde o piso é composto pela própria rocha matriz ou onde não é possível escavar o solo devido ao substrato com muitas rochas soltas (blocos) ou ainda nos casos em que o pacote de sedimento é pouco espesso (CIZAUSKAS; GIROTI, 2011).

Apesar de variadas, estas armadilhas são indispensáveis para uma melhor amostragem da biodiversidade subterrânea, uma vez que os métodos são complementares. Da mesma forma, amostragens em ambientes epígeos são importantes para subsidiar avaliações das relações ecológicas e evolutivas dessa biodiversidade com o ambiente hipógeo (endemismo).

Tabela 1. Lista das 26 espécies de aranhas troglóbias descritas para o Brasil, 2021. Troglomorfismos observados em cada espécie, abreviações: (1) despigmentação, (2) redução ocular, (3) ausência de olhos, (4) alongamento de apêndices (pernas e/ou pedipalpos), (5) redução corporal, (6) aumento dos tricobótrios. Biomas de ocorrência: (Ama) Floresta Amazônica, (Atl) Mata Atlântica, (Pan) Pantanal, (Caa) Caatinga, (Cer) Cerrado. Litologia das cavernas de ocorrência, abreviações: (Fe) rochas ferríferas, (Ca) rochas carbonáticas, (Si) rochas siliciclásticas.

FAMÍLIA	N	ESPÉCIES	Bioma (Estado) / Litologia	Troglomorfismos
Caponiidae	1.	*Carajas paraua* Brescovit & Sánchez-Ruiz, 2016	Ama (PA) – Fe	3, 6
	2.	*Tisentnops mineiro* Brescovit & Sánchez-Ruiz, 2016	Cer (MG) – Fe	3, 6
	3.	*Tisentnops onix* Brescovit & Sánchez-Ruiz, 2016	Cer (MG) – Ca	2
Ctenidae	4.	*Ctenus igatu* Cizauskas *et al.*, 2021	Atl (BA) – Si	1, 2, 4, 5

Dipluridae	5.	*Harmonicon cerberus* Pedroso & Baptista, 2014	Ama (PA) – Fe	1, 2, 4
Gnaphosidae	6.	*Brasilomma enigmatica* Brescovit, Ferreira & Rheims, 2012	Cer (MG) – Fe, Si	1,3
	7.	*Indiani gaspar* Rodigues, Cizauskas & Lemos, 2020	Cer (MG) – Ca	1,2
	8.	*Paracymbiomma caecus* Rodrigues, Cizauskas & Rheims, 2018	Ama (PA) – Fe	1, 3, 4
	9.	*Paracymbiomma bocaina* Rodrigues, Cizauskas & Rheims, 2018	Ama (PA) – Fe	1,2
	10.	*Tricongius ybyguara* (Rheims & Brescovit, 2004)	Atl (MG) – Ca	1, 3, 4
Microstigmatidae	11.	*Tonton itabirito* Passanha, Cizauskas & Brescovit, 2019	Cer (MG) – Fe	1,3,5
	12.	*Tonton matodentro* Passanha, Cizauskas & Brescovit, 2019	Cer (MG) – Fe	1,2,5
Ochyroceratidae[1]	13.	*Speocera eleonorae* Baptista, 2003	Pan (MS) – Ca	1,2
	14.	*Ochyrocera ritxoco* Brescovit, Zampaulo & Cizauskas, 2021	Ama (PA) – Fe	1,2
	15.	*Ochyrocera ritxoo* Brescovit, Zampaulo & Cizauskas, 2021	Ama (PA) – Fe	1,2
	16.	*Ochyrocera dorinha* Brescovit *et al.*, 2021	Cer (MG) - Fe	1, 3, 6
	17.	*Ochyrocera rosinha* Brescovit *et al.*, 2021	Cer (MG) - Fe	1, 6,
Pholcidae	18.	*Metagonia diamantina* Machado, Ferreira & Brescovit, 2011	Atl (BA) – Ca	1,3
Sicariidae	19.	*Loxosceles troglobia* Souza & Ferreira, 2018	Caa (BA) – Ca	1, 2, 4
Tetrablemmidae	20.	*Matta cambito* Brescovit & Cizauskas, 2019	Cer (MG) – Fe	3
	21.	*Matta humhum* Brescovit & Cizauskas, 2019	Cer (MG) – Fe	3
	22.	*Matta humrrum* Brescovit & Cizauskas, 2019	Cer (MG) – Ca	3
	23.	*Matta nuusga* Brescovit & Cizauskas, 2019	Cer (MG) – Fe, Ca	2
	24.	*Matta pititinha* Brescovit & Cizauskas, 2019	Cer (MG) – Ca	3
	25.	*Matta teteia* Brescovit & Cizauskas, 2019	Cer (MG) – Ca	3
Theraphosidae	26.	*Tmesiphantes hypogeus* Bertani, Bichuette & Pedroso, 2013	Atl (BA) – Si	1, 2, 4

1 Após a elaboração deste capítulo, três novas espécies troglóbias do gênero *Speocera* foram descritas para a região de Carajás, estado do Pará (BRESCOVIT *et al*. 2022).

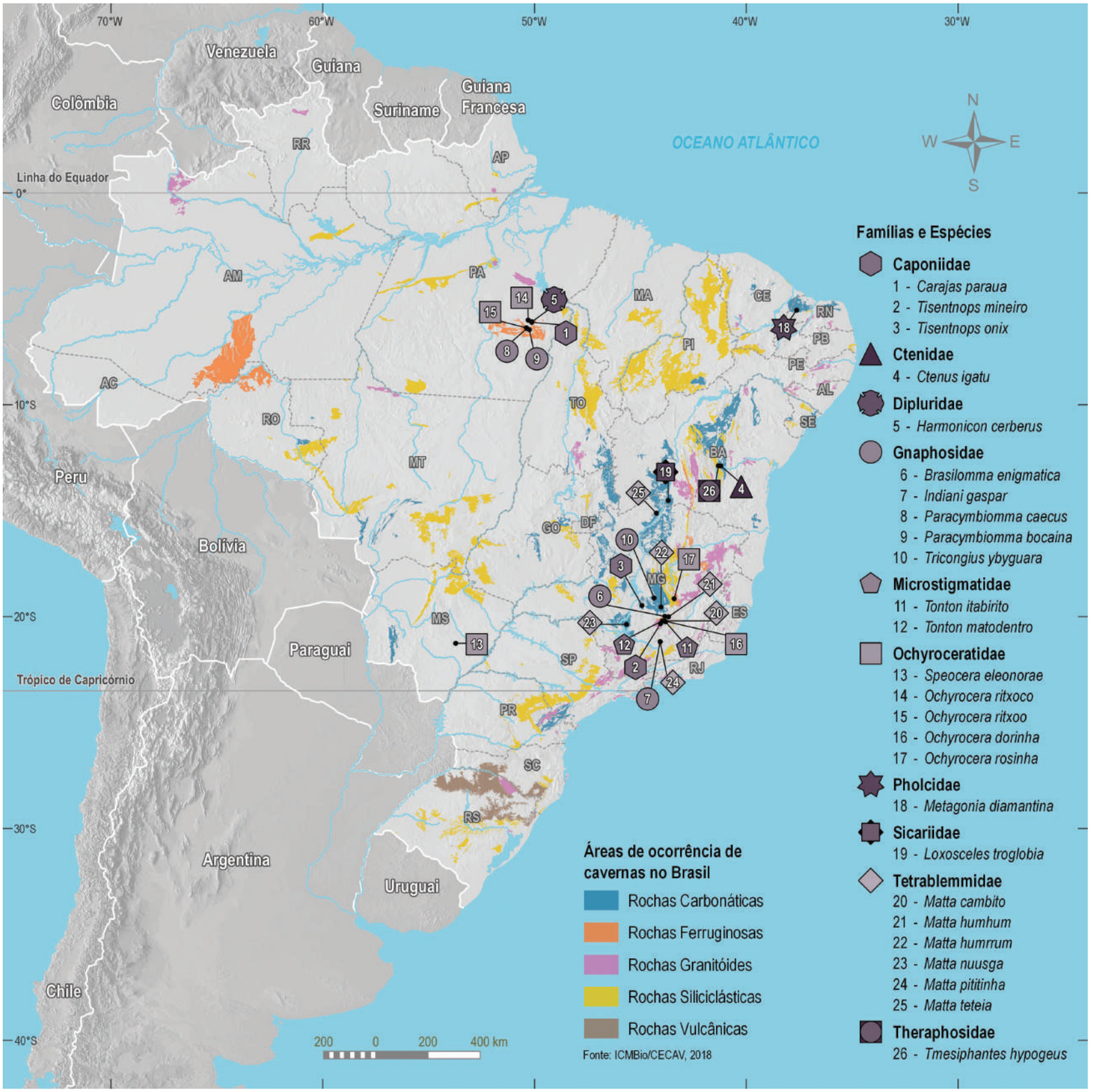


Figura 4. Mapa com a localidade-tipo das espécies de aranhas troglóbias descritas para o Brasil.

Figura 5. Metodologias de coleta de aranhas subterrâneas e no ambiente epígeo. *Coleta ativa manual em cavernas*: **A)** amostragem de solo; **B)** amostragem nas paredes: *Armadilhas de queda do tipo vulcan-trap*; **C)** amostragem no interior de cavernas; **D)** amostragem em afloramento rochoso externo: Coleta no ambiente edáfico; **E)** coleta da amostra para Berlese; **F-H)** coleta de amostra para extrator de Winkler: Coleta no meio superficial subterrâneo; **I)** amostragem em furo de sondagem: Coleta no ambiente terrestre superficial; **J)** armadilhas de queda do tipo "pitfall-trap" (amostragem de ambiente terrígeno); **K)** armadilhas de queda do tipo "vulcan-trap" (amostragem do ambiente rochoso). Fotos: A (Renata de Andrade); B-E, G-K (Igor Cizauskas); F (Robson de A. Zampaulo).

Principais coleções do Brasil

No Brasil, a maioria das coleções zoológicas abriga aranhas cavernícolas, que são muito heterogêneas em relação à diversidade e ao número de exemplares depositados. Das inúmeras coleções nacionais, podemos salientar três delas que se dedicam ao depósito e organização deste grupo. Duas se destacam por ter quase todo o seu material oriundo de amostragens em cavernas, sendo uma em São Carlos, estado de São Paulo, e outra em Lavras, estado de Minas Gerais. O Instituto Butantan detém, desde 2011, uma coleção de aranhas cavernícolas específica (individualizada) da coleção regular de aranhas epígeas.

Coleção de aranhas do Instituto Butantan (Sigla: IBSP)

Em 2011, após um acordo com a Vale S.A., consultorias ambientais e com pesquisadores da área, foi adotado o procedimento de manter as aranhas provenientes de cavernas separadas da coleção regular. Esta estratégia de curadoria foi definida para facilitar o acesso a este material para pesquisa e obtenção de informações necessárias para o licenciamento ambiental. Sua curadoria hoje é de responsabilidade do pesquisador Dr. Antonio Domingos Brescovit.

A coleção de aranhas de cavernas possui pouco mais de 41.000 lotes, perfazendo mais de 63.100 exemplares tombados. Atualmente, existem 269 espécies nominadas dentro de um elenco de 64 famílias de aranhas entre troglóbias e não troglóbias. As famílias melhor representadas são Pholcidae (9.520 lotes), Theridiidae (4.841 lotes), Ochyroceratidae (4.857 lotes) e Theridiosomatidae (4.303 lotes). O material é oriundo de 20 estados brasileiros e do Distrito Federal. No entanto, 54% deste material foi coletado nas áreas do Quadrilátero Ferrífero, em Minas Gerais, e quase 37% na região de Carajás, no estado do Pará.

Coleção da Universidade Federal de Lavras (Sigla: ISLA)

Esta coleção é exclusiva de fauna cavernícola, incluindo invertebrados, como insetos, aracnídeos, miriápodes, crustáceos, gastrópodes e alguns grupos de vertebrados. Sua curadoria está a cargo do pesquisador Dr. Rodrigo Lopes Ferreira.

Nessa coleção, o material de aranhas está representado por cerca de 4.500 lotes tombados e quase o dobro de material ainda não tombado. O material é oriundo de quase todos estados do Brasil, com exceção do Acre, Rondônia, Roraima e Amazonas. Além disso, ainda há representantes de aranhas de 14 países, em quase todos os continentes, sendo uma coleção de fauna cavernícola de referência para comparações pelos especialistas.

Coleção do Laboratório de Estudos Subterrâneos, UFSCar (Sigla: LES)

Esta é outra coleção quase exclusiva de representantes da fauna de cavernas do Brasil, com farto material de aracnídeos, miriápodes, insetos e peixes subterrâneos. Sua curadoria é de responsabilidade da pesquisadora Dra. Maria Elina Bichuette.

A coleção de aranhas apresenta 3.616 lotes tombados no momento, com 3.388 lotes de Araneomorphae e apenas 121 lotes de Mygalomorphae. As famílias melhor representadas são Ctenidae (644 lotes), Pholcidae (452 lotes) e Theridiosomatidae (269 lotes). O material é oriundo de quase todos os estados do Brasil, com maior representatividade das regiões Sudeste e Nordeste do país.

Conservação da fauna de aranhas subterrâneas: diversidade e sustentabilidade

Um dos desafios para a conservação da biodiversidade de forma sustentável é compreender os limites que conciliem a utilização dos recursos naturais e a proteção dos ecossistemas para as futuras gerações. Um consenso nas discussões sobre esse assunto é que, quanto mais informações sobre a diversidade de espécies e suas relações com o ambiente onde vivem, maior a capacidade de tomada de decisões mitigadoras dos impactos em relação à conservação destes ecossistemas. Desta forma, estudos da diversidade de espécies são fundamentais e propiciam informações indispensáveis para projetos que visem o uso sustentável de ecossistemas naturais (NIESENBAUM, 2019).

Um dos ambientes naturais onde o uso sustentável de seus recursos é extremamente controverso são os ecossistemas cársticos (RABELO *et al.,* 2018), sendo estas regiões de grande interesse socioeconômico (TEIXEIRA; BEISIEGAL, 2006). Por outro lado, são ambientes com características geológicas e biológicas singulares, com inquestionável representatividade da biodiversidade, em especial da fauna subterrânea (CULVER; PIPAN, 2009).

No Brasil, as aranhas são um grupo relevante para estudos que visam à conservação da biodiversidade subterrânea. Elas são abundantes e diversificadas, encontradas na grande maioria das cavernas e consideradas bons indicadores de interferências antrópicas. Espécies subterrâneas são particularmente vulneráveis às perturbações, sendo suas populações influenciadas diretamente pelo estado de conservação do ambiente circundante e do próprio ecossistema cavernícola (CULVER, 1986; CULVER; PIPAN, 2009).

Embora as aranhas subterrâneas sejam um grupo extrema-

mente relevante nestes ecossistemas, ainda é diminuto o conhecimento desta fauna no Brasil. Muitas áreas cársticas prioritárias para a conservação e/ou destinadas para o uso sustentável de seus recursos naturais carecem de estudos sobre ecologia, taxonomia ou mesmo inventários básicos sobre a biodiversidade. Além disso, grande parte das aranhas depositadas nas principais coleções científicas depende de revisões taxonômicas e descrição de espécies, conhecimento fundamental na definição de diretrizes para a conservação da araneofauna subterrânea do país.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Vale S.A. pelo apoio financeiro destinado à organização da coleção de aracnídeos do Instituto Butantan; à Organização de Apoio à Pesquisa da Biodiversidade - OAPBio; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP 2017/11985-9 para JPLG e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq 303903/2019-8 para ADB.

Referências

ALMEIDA-SILVA, L. M.; BRESCOVIT, A. D.; DIAS, S. C. A new species of *Goeldia* (Araneae: Titanoecidae) with notes on its natural history. **Zoologia**, [*s.l.*], v. 26, p. 363-368, 2009.

ARNEDO, M. A.; OROMÍ, P.; MÚRRIA, C.; MACÍAS-HERNÁNDEZ, N.; RIBERA, C. The dark side of an island radiation: systematics and evolution of troglobitic spiders of the genus *Dysdera* Latreille (Araneae: Dysderidae) in the Canary Islands. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 21, p. 623-660, 2007.

BAPTISTA, R. L. C. *Speocera eleonorae* sp. n., the first troglomorphic spider from Brazilian caves (Araneae: Ochyroceratidae). **Revista Ibérica de Aracnología**, [*s.l.*], v. 7, p. 221-224, 2003.

BAPTISTA, R. L. C.; GONZÁLEZ, A. P.; TOURINHO, A. L. *Ochyrocera ibitipoca* (Araneae: Ochyroceratidae), a new spider species from Brazilian caves. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, [*s.l.*], v. 43, p. 243-246, 2008.

BERTANI, R.; BICHUETTE, M. E.; PEDROSO, D. R. *Tmesiphantes hypogeus* sp. nov. (Araneae, Theraphosidae), the first troglobitic tarantula from Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [*s.l.*], v. 85, p. 235-243, 2013.

BONALDO, A. B. Taxonomia da subfamília Corinninae (Araneae, Corinnidae) nas regiões Neotropica e Neárctica. **Iheringia, Sér. Zool.**, Porto Alegre, n. 89, p. 3-148, 2000.

BRESCOVIT, A. D.; CIZAUSKAS, I. A new species of *Ochyrocera* (Araneae: Ochyroceratidae) from caves in the state of Minas Gerais, Brazil, with notes on *O. ibitipoca*. **Arachnology**, [*s.l.*], v. 17, n. 9, p. 441-448, 2018.

BRESCOVIT, A. D. ; CIZAUSKAS, I. Seven new species of the spider genus *Matta* Crosby from caves in the State of Minas Gerais, Brazil (Araneae, Tetrablemmidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4559, n. 3, p. 401-444, 2019.

BRESCOVIT, A. D.; CIZAUSKAS, I. ; MOTA, L. P. Seven new species of the spider genus *Ochyrocera* from caves in Floresta Nacional de Carajás, PA, Brazil (Araneae, Ochyroceratidae). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 726, p. 87-130, 2018.

BRESCOVIT, A. D.; FERREIRA, R. L.; SILVA, M. S.; RHEIMS, C.A. *Brasilomma* gen. nov., a new prodidomid genus from Brazil (Araneae, Prodidomidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3572, p. 23-32, 2012.

BRESCOVIT, A. D.; MAGALHÃES, I. L. F.; CIZAUSKAS, I. Three new species of *Misionella* from northern Brazil (Araneae, Haplogynae, Filistatidae). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 589, p. 71-96, 2016.

BRESCOVIT, A. D.; ZAMPAULO, R. A.; CIZAUSKAS, I. The first two blind troglobitic spiders of the genus *Ochyrocera* from caves in Floresta Nacional de Carajás, state of Pará, Brazil (Araneae, Ochyroceratidae). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 1031, p. 143-159, 2021.

BRESCOVIT, A. D.; ZAMPAULO, R. A.; PEDROSO, L. M.; CIZAUSKAS, I. Four new species of the genus *Ochyrocera* (Araneae, Ochyroceratidae) from iron caves of the state of Minas Gerais, with the description of the third blind species from Brazil. **Subterranean Biology**, [s.l.], v. 41: 43–68, 2021b.

BRESCOVIT, A. D.; SÁNCHEZ-RUIZ, A. Descriptions of two new genera of the spider family Caponiidae (Arachnida, Araneae) and an update of *Tisentnops* and *Taintnops* from Brazil and Chile. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 622, p. 47-88, 2016.

BRESCOVIT, A. D.; ZAMPAULO, R. A.; CIZAUSKAS, I.; PEDROSO, L. Three new subterranean species of the genus *Speocera* (Araneae, Ochyroceratidae) from caves of the Carajás area in the state of Pará, Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 5169, n. 2, p. 101-135, 2022.

BRIGNOLI, P. M. Sur quelques araignées cavernicoles d'Argentine, Uruguay, Brésil et Venezuela récoltées par le Dr P. Strinati (Arachnida, Araneae). **Revue Suisse de Zoologie**, [*s.l.*], v. 79, p. 361-385, 1972.

BRIGNOLI, P. M. Ragni del Brasile V. Due nuovi generi e quattro nuove specie dello stato di Santa Catarina (Araneae). **Revue Suisse de Zoologie**, Genève, v. 86, n. 4, p. 913-924, 1979.

CARDOSO, P.; PEKAR, S.; JOCQUÉ, R.; CODDINGTON, J. A. Global

Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 6, n. 6, p. e21710, 2011.

CARVER, L. M.; PERLAKY, P.; CRESSLER, A.; ZIGLER, K. S. Reproductive seasonality in *Nesticus* (Araneae: Nesticidae) cave spiders. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 11, p. e0156751, 2016.

CIZAUSKAS, I.; GIROTI, A. M. "Vulcan-trap": uma adaptação de armadilhas de queda para ambientes terrestres e aquáticos. *In*: CONGRESO LATINOAMERICANO DE ARACNOLOGÍA, 3, 2011, Monte Negro, Quindío. **Memorias y resúmenes** [...]. Monte Negro, Quindío: [*s.n.*], 2011. v. 1, p. 240.

CIZAUSKAS, I. **Analysis of functional diversity and richness patterns of cave spiders from Brazil and a mapping model**. 285 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2017.

CIZAUSKAS, I.; POLOTOW, D.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E.; BRESCOVIT, A. D. *Ctenus igatu* sp. nov. (Araneae: Ctenidae) a new subterranean spider from Brazil with analysis of troglomorphic traits. **Journal of Arachnology,** [*s.l.*], 50(1): 1-12. 2022.

COKENDOLPHER, J. C. *Cicurina* spiders from caves in Bexar County, Texas (Araneae: Dictynidae). **Texas Memorial Museum Speleological Monographs**, [*s.l.*], v. 6, p. 13-58, 2004.

CHRISTIANSEN, K. A. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Spelunca**, [*s.l.*], v. 2, p. 76-78, 1962.

CHRISTIANSEN, K. A. Morphological adaptations. WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (ed.). *In*: **Encyclopedia of Caves.** Amsterdam, the Netherlands: Elsevier, 2012. p. 517-528.

CULVER, D. C. **Cave faunas.** Conservation biology: the science of scarcity and diversity, 1986. p. 427-443.

CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats**. , New York: Oxford University Press, 2009. 256 p.

DEELEMAN-REINHOLD, C. L. Revision of the cave-dwelling and related spiders of the genus *Troglohyphantes* Joseph (Linyphiidae): with special reference to the Yugoslav species. **Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti, Razred za Prirodoslovne Vede, Classis IV, Historia Naturalis**, [*s.l.*], v. 23, p. 1-22, 1978.

DEELEMAN-REINHOLD, C. L.; DEELEMAN, P. R. Remarks on troglobitism in spiders. *In:* INTERNATIONAL CONGRESS OF ARACHNOLOGY, 8, 1980, Vienna, Austria. **Proceedings** […]. Vienna, Austria: [*s.n.*], 1980. p. 433-438.

DORAN, N. E.; RICHARDSON, A. M. M.; SWAIN, R. The reproductive behaviour of the Tasmanian cave spider *Hickmania troglodytes* (Araneae, Austrochilidae). **Journal of Zoology**, [*s.l.*], v. 253, p. 405-418, 2001.

EMERTON, J. H. Notes on spiders from caves in Kentucky, Virginia and Indiana. **American Naturalist**, v. 9, p. 278-281, 1875.

FONSECA-FERREIRA, R.; ZAMPAULO, R. D. A.; GUADANUCCI, J. P. L. Diversity of iron cave-dwelling mygalomorph spiders from Pará, Brazil, with description of three new species (Araneae). **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 30, n. 4, p 178-199, 2017.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 746, p. 1-23, 2018.

GERTSCH, W. J. Distribution patterns and speciation in North American cave spiders with a list of the troglobites and revision of the cicurinas of the subgenus *Cicurella*. **Texas Memorial Museum Speleological Monographs**, [*s.l.*], v. 3, p. 75-122, 1992**.**

GUADANUCCI, J. P. L.; FONSECA-FERREIRA, R.; BAPTISTA, R. L. C.; PEDROSO, D. R. An unusual new species of *Trechona* (Araneae: Mygalomorphae: Dipluridae), from quartzitic caves of the Diamantina Plateau, Minas Gerais, Brazil, with a key to the known species. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 50, n. 39/40, p. 2487-2497, 2016.

HOWARTH, F. G. Ecology of cave arthropods. **Annual Review of Entomology**, [*s.l.*], v. 28, p. 365-389, 1983.

HÜPPOP, K. A. Adaptation to low food. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (ed.). **Encyclopedia of caves**. Amsterdam, the Netherlands: Elsevier, 2012. p. 1-9.

HÜPPOP, K. How do cave animals cope with the food scarcity in caves? Wilkens, H.; Culver, D. C.; Humphreys, W. F. (ed.). **Subterranean Ecosystems. Ecosystems of the World**, [*s.l.*], v. 30, p. 159-188, 2000.

JUBERTHIE, C. Cycle vital de *Telema tenella* dansla Grotte-Laboratoire de Moulis et strategies de reproduction chez les Araignees cavernicoles. **Mémoires de Biospéologie**, [*s.l.*], v. 12, p. 77-89, 1985.

LEDFORD, J. M. A revision of the spider genus *Calileptoneta* Platnick (Araneae, Leptonetidae), with notes on morphology, natural history and biogeography. **Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 32, p. 231-269, 2004.

MACHADO, E. O.; FERREIRA, R. L.; BRESCOVIT, A. D. A new troglomorphic *Metagonia* Simon 1893 (Araneae, Pholcidae) from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3135, p. 59-62, 2011.

MAMMOLA, S. ; ISAIA, M. Spiders in caves. **Proceedings of the Royal Society B**, [*s.l.*], v. 284, 2017.

MARROQUÍN, J. I. M. Taxonomic revision of *Hemirrhagus* Simon, 1903 (Araneae: Theraphosidae, Theraphosinae), with description of five new species from Mexico. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 170, p. 634-689, 2014.

MILLER, J. Cave adaptation in the spider genus *Anthrobia*

(Araneae, Linyphiidae, Erigoninae). **Zoologica Scripta**, [*s.l.*], v. 34, n. 6, p. 565-592, 2005.

NIESENBAUM, R. A. The Integration of Conservation, Biodiversity, and Sustainability. **Sustainability**, [*s.l.*], v. 11, p. 1-11, 2019.

PASSANHA, V.; CIZAUSKAS, I.; BRESCOVIT, A. D. A new genus of Micromygalinae (Araneae, Microstigmatidae) from Brazil, with transfer of *Masteria emboaba* Pedroso, Baptista & Bertani, 2015 and description of six new species. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 814, p. 1-32, 2019.

PEDROSO, D. R.; BAPTISTA, R. L. C. A new troglomorphic species of *Harmonicon* (Araneae, Mygalomorphae, Dipluridae) from Pará, Brazil, with notes on the genus. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 389, p. 77-88, 2014.

PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil: 1907-1994. **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 39, n. 6, p. 61-173, 1995.

PRETE, P. H.; CIZAUSKAS, I.; BRESCOVIT, A. D. A new species of the spider genus *Baalzebub* (Araneae, Theridiosomatidae) from Brazilian caves. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, [*s.l.*], v. 51, n. 2, p. 97-103, 2016.

RABELO, R. M.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L Priority caves for biodiversity conservation in a key karst area of Brazil: comparing the applicability of cave conservation indices. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 27, p. 2097-2129, 2018.

RHEIMS, C. A.; BRESCOVIT, A. D. A new cave spider of the genus *Lygromma* Simon (Araneae, Prodidomidae) from Minas Gerais, Brazil. **Revista Ibérica de Aracnología**, [*s.l.*], v. 9, p. 325-327, 2004.

RODRIGUES, B. V. B.; CIZAUSKAS, I.; RHEIMS, C. A. Description of *Paracymbiomma* gen. nov., a new genus of prodidomid spiders from the Neotropical region (Araneae: Prodidomidae) including a new troglobite species. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4514, n. 3, p. 301-331, 2018.

RODRIGUES, B. V. B.; CIZAUSKAS, I.; LEMOS, Y. A new genus of cave spider from Neotropical region (Gnaphosidae: Prodidominae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4722, n. 1, p. 77-83, 2020.

RŮŽIČKA, V. The first steps in subterranean evolution of spiders (Araneae) in Central Europe. **Journal of Natural History**, v. 33, p. 255-265, 1999.

RŮŽIČKA, V.; LAŠKA, V.; MIKULA J.; TUF, I. H. Morphological adaptations of *Porrhomma* spiders (Araneae: Linyphiidae) inhabiting soil. **Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 39, p. 355-357, 2011.

RŮŽIČKA, V.; ŠMILAUER, P.; MLEJNEK, R. Colonization of subterranean habitats by spiders in Central Europe. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 42, n. 2, p. 133-140, 2013.

SANTANNA, M.; RODRIGUES, E. N. L. Five new species and new records of the spider genus *Stemmops* (Araneae, Theridiidae, Spintharinae) from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4524, n. 2, p. 174-186, 2018.

SANTANNA, M.; RODRIGUES, E. N. L.; CIZAUSKAS, I.; BRESCOVIT, A. D. On the spider genus *Cryptachaea* from Peru, Bolivia and cave environments in Brazil: a new species, additional descriptions and new records (Araneae, Theridiidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4646, n. 2, p. 271-292, 2019.

SIMON, E. On the spiders of the island of St. Vincent. Part 1. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 59, n. 4, p. 549-575, 1892.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. A new highly troglomorphic *Loxosceles* (Araneae: Sicariidae) from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4438, n. 3, p. 575-587, 2018.

TEIXEIRA, J. B. G.; BEISIEGAL, V. R. **Carajás: geologia e ocupação humana.** Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2006. 470 p.

TRAJANO, E. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 3, n. 8, p. 533-561, 1987.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (ed.). **Encyclopedia of Caves**. Waltham: Academic Press, 2012.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. **Biologia subterrânea: introdução**. [*S.l.*]: Redespeleo Brasil, 2006. p. 81-83.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 7, p. 1-16, 2010.

TRAJANO, E.; BESSI, R. A classificação Schiner-Racovitza dos organismos subterrâneos: uma análise crítica, dificuldades para aplicação e implicações para conservação. **Espeleo-Tema**, [*s.l.*], v. 28, n. 1, p. 87-102, 2017.

TRAJANO, E.; CARVALHO. M. R. 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**, [*s.l.*], v. 22, p. 1-26, 2017.

VON EICKSTEDT, V. R. Aranhas coletadas nas grutas calcárias de Iporanga, São Paulo, Brasil. **Memórias do Instituto Butantan**, [*s.l.*], v. 39, p. 61-71, 1975.

WORLD SPIDER CATALOG (2022). **World Spider Catalog**. Version 23.0. Natural History Museum Bern, online at http://wsc.nmbe.ch, accessed on 15/04/2022}. doi: 10.24436/2.

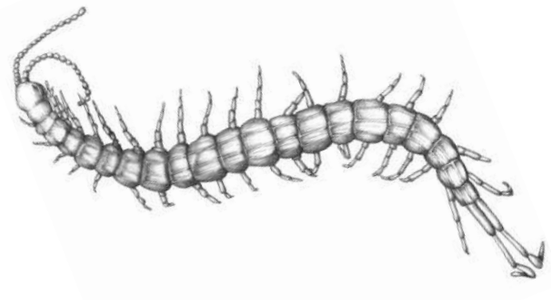
WYNNE, J. J.; HOWARTH, F. G.; SOMMER, S.; DICKSON, B. G. Fifty years of cave arthropod sampling: techniques and best practices. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 48, n.1, p. 33-48, 2019.

Sphendononema guildingii
Matheus Henrique Simões

9

Chilopoda

AMAZONAS CHAGAS-JR
Laboratório de Sistemática e Taxonomia de Artrópodes Terrestres – LABART
Departamento de Biologia e Zoologia
Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT



Introdução geral

Centopeias ou lacraias (Arthropoda, Myriapoda, Chilopoda) são artrópodes terrestres predadores encontrados em diferentes habitats em todos os continentes, exceto na Antártica (EDGECOMBE; GIRIBET, 2007). Mais de três mil e trezentas espécies estão distribuídas em cinco ordens existentes (Scutigeromorpha, Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha, Scolopendromorpha e Geophilomorpha) e uma ordem extinta (Devonobiomorpha) (BONATO *et al.,* 2016). Centopeias são noturnas e podem ser encontradas em diversos micro-habitats, como solo, troncos em decomposição, serrapilheira, galerias subterrâneas e cupinzeiros, e também estão adaptadas a ambientes generalizados, como pastagens, desertos, cavernas e praias (LEWIS, 1981). No entanto, pouco se sabe sobre centopeias que vivem em cavernas, apesar de os membros desses táxons serem comumente encontrados em ambientes subterrâneos. Na literatura, há registros de cerca de 78 espécies de centopeias que vivem exclusivamente em cavernas no mundo (troglóbias). A maioria delas (56 espécies) encontra-se no continente europeu (CULVIER; SHEAR, 2012; FODDAI; MINELLI, 1999; MINELLI; NEGREA, 1994; STOEV *et al.,* 2015), seguida da Região Neotropical (12 espécies) (ÁZARA; FERREIRA, 2013, 2014a, b; CHAGAS-JR; BICHUETTE, 2015; CHAGAS-Jr; SHELLEY, 2003; MATIC *et al.,* 1977; NUNES *et al.,* 2020; NEGREA *et al.*, 1973; SCHILEYKO, 2013), Austrália (cinco espécies) (EDGECOMBE, 2005, 2006; EDGECOMBE *et al.*, 2019), África (3 espécies) (EDGECOMBE *et al.,* 2020; MINELLI; NEGREA, 1994; STOEV *et al.*, 2010), China (QIAO *et al.*, 2021) e Estados Unidos da América (MINELLI; NEGREA, 1994), cada um com uma espécie.

Os primeiros registros de centopeias no Brasil são da década de 1980 e foram feitos com espécimes coletados em cavernas de calcário nos estados de Goiás, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo (CHAIMOWICZ, 1984; DESSEN *et al.*, 1980; GODOY, 1986; GNASPINI-NETTO; TRAJANO, 1991a, b; GNASPINI; TRAJANO, 1994; TRAJANO, 1987) e espécimes coletados em cavernas de arenito no estado do Pará (TRAJANO; MOREIRA, 1991). Todos esses registros eram de espécimes não identificados das ordens Scutigeromorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha e Geophilomorpha. Somente nos últimos anos é que a fauna de centopeias de cavernas brasileiras passou a ser descrita e os relatos sobre os organismos cavernícolas obrigatórios ficaram disponíveis. Em 2013, Ázara e Ferreira (2013) descreveram a primeira espécie de centopeia troglóbia da América do Sul (*Cryptops iporangensis*), encontrada no Sistema Areais, no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), no estado de São Paulo. No ano seguinte, os mesmos autores registraram outras três espécies de centopeias troglóbias (ÁZARA; FERREIRA, 2014a-b), todas da ordem Scolopendromorpha e de cavernas calcárias do Nordeste do Brasil (*Cryptops spelaeoraptor*; *Newportia potiguar*; *Newportia spelaea*). Um ano depois, outra espécie troglóbia de Scolopendromorpha (*Scolopocryptops troglocaudatus*) foi descrita para cavernas de arenito da região da Chapada Diamantina, na Bahia (CHAGAS-JR; BICHUETTE, 2015). Em 2018, Chagas-Jr e Bichuette fizeram a primeira compilação de todos os dados disponíveis sobre centopeias reportadas para cavernas brasileiras. No estudo, analisaram informações de mais de 500 espécimes de centopeias de aproximadamente 274 cavernas de diferentes litologias em onze estados brasileiros. Mais recentemente, foi descrita a primeira espécie troglóbia da ordem Geophilomorpha (*Schendylops janelao*), da América do Sul (NUNES *et al.,* 2020) encontrada em uma caverna de calcário no estado de Minas Gerais. Apesar de já serem conhecidas seis espécies de centopeias troglóbias para o Brasil, ainda não foi identificado um padrão de distribuição das espécies no país e o status de conservação de seus habitats em cavernas.

Principais grupos encontradas em cavernas do Brasil

Das cinco ordens viventes de centopeias conhecidas no mundo, quatro – Scutigeromorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha e Geophilomorpha – foram relatadas para cavernas brasileiras, sendo que não existem registros para Craterostigmomorpha fora da Tasmânia e da Nova Zelândia. De acordo com Chagas-Jr e Bichuette (2018), a ordem mais representativa em número de espécimes em cavernas brasileiras é Scolopendromorpha com 41%, seguida de Geophilomorpha, com 26%, Scutigeromorpha com 23% e Lithobiomorpha com 10%. Esses números representam um total de 10 famílias, 18 gêneros, 30 espécies e 47 morfoespécies de centopeias registradas em cavernas no Brasil, o equivalente a 21% da fauna de centopeias conhecida para o território brasileiro.

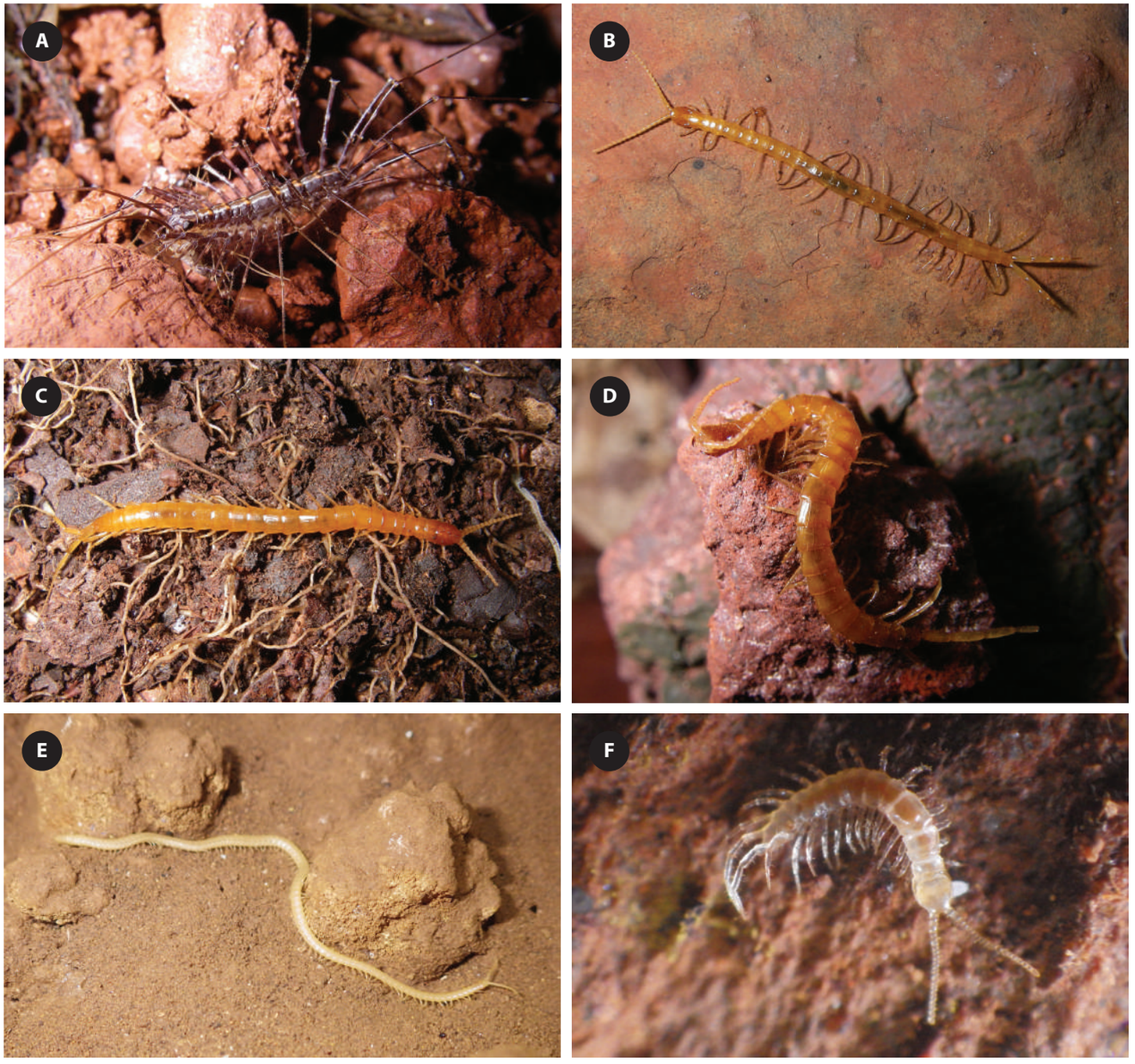


Figura 1. A) *Sphendononema guildingii* (Newport, 1845) (Scutigeromorpha), Caverna SL_0074, Curionópolis (PA); **B)** *Cryptops* sp. (Scolopendromorpha), Caverna MDIR_0028, São Gonçalo do Rio Abaixo (MG); **C)** *Newportia* sp. 1 (Scolopendromorpha), Caverna SERR_0002, Nova Lima (MG); **D)** *Newportia* sp. 2 (Scolopendromorpha), Caverna GEM1786, Parauapebas (PA); **E)** Geophilomorpha, Caverna Baixa Fortuna, Iuiu (BA); **F)** *Lamyctes* sp. (Lithobiomorpha), Caverna Santo Antônio do Fanado, Capelinha (MG). Fotos: A-D (Robson de A. Zampaulo); E-F (Lucas M. Rabelo).

A espécie mais frequente em cavernas brasileiras é *Sphendononema guildingii* (Newport, 1845) (Figura 1A), um Scutigeromorpha comum, principalmente em cavernas de minério de ferro e de calcário, mas também encontrado em cavernas de arenito e quartzito. Alguns gêneros de Scolopendromorpha, como *Cryptops* (Figura 1B), *Scolopocryptops* e *Newportia* (Figuras 1C-D) também são grupos abundantes e diversos em cavernas do Brasil. As outras duas ordens, Lithobiomorpha e Geophilomorpha (1E) são representadas principalmente pelos gêneros *Lamyctes* (Figura 1F) e *Schendylops*, respectivamente. A maioria das espécies de centopeias relatadas em cavernas brasileiras é de visitantes acidentais, com exceção dos gêneros *Cryptops* e *Newportia* que têm espécies vivendo exclusivamente em cavernas. Estes dois gêneros, além de apresentarem quatro das seis espécies de centopeias troglóbias no Brasil, também têm registros de espécies troglóbias em outros continentes. As espécies troglóbias de *Cryptops* atualmente conhecidas foram descritas para Cuba, Espanha, Ilhas Canárias, Itália, Romênia, Austrália e Botsuana. Já as espécies troglóbias de *Newportia* foram descritas para Cuba, Porto Rico e México. Outro gênero com potencial de diversidade de espécies troglóbias é *Scolopocryptops*. Além de *Scolopocryptops troglocaudatus* Chagas-Jr & Bichuette 2015, também há uma espécie troglóbia na Venezuela e outra na China. Portanto, esses gêneros, aparentemente, são os mais prováveis de serem encontrados exclusivamente em cavernas.

Principais troglomorfismos

Os principais troglomorfismos encontrados nas centopeias conhecidas no Brasil estão associados ao comprimento dos segmentos do tronco e dos apêndices (antenas e pernas), à despigmentação pronunciada e à reduzida esclerotização da cutícula (ÁZARA; FERREIRA, 2013, 2014a, b; CHAGAS-JR; BICHUETTE, 2015). Além disso, as centopeias troglomórficas também podem apresentar uma alta densidade de cerdas longas na placa cefálica e nos três primeiros artículos antenais (ÁZARA; FERREIRA, 2014).

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

A diversidade de espécies de centopeias troglóbias no Brasil pode ser considerada baixa quando comparada ao número de espécies descritas para o país (153 espécies). Atualmente, são conhecidas cinco espécies da ordem Scolopendromorpha (dos gêneros *Cryptops*, *Newportia* e *Scolopocryptops*) e uma espécie da ordem Geophilomorpha (gênero *Schendylops*).

Das seis espécies troglóbias de centopeias brasileiras, duas são consideradas ameaçadas de extinção pela *International Union for Conservation of Nature* (IUCN), instituição responsável pela lista vermelha global que avalia o risco de extinção de espécies: *Cryptops iporangensis* Ázara e Ferreira, 2013 (classificada como "Em Perigo") e *Cryptops spelaeoraptor* Ázara & Ferreira, 2014 (classificada como "Vulnerável"). Esses status de conservação colocam as espécies como as únicas espécies troglóbias ameaçadas em alguma categoria de risco de extinção no mundo.

Principais métodos de coleta e conservação

Há dois tipos de métodos utilizados para a coleta de centopeias: coletas ativa e passiva. Ambas são amplamente utilizadas para outros grupos de invertebrados terrestres encontrados em cavernas e adaptados, conforme cada especificidade. A coleta manual ativa é a mais usada e a mais eficiente entre todos os métodos de coleta para centopeias em cavernas. Além disso, é um tipo de coleta de baixo custo e de maior qualidade na preservação dos espécimes capturados. A coleta manual ativa não depende de equipamentos complexos e custosos. Em geral, na coleta ativa as centopeias são capturadas com o auxílio de pinças de diversos tamanhos, pincéis e, em algumas situações, com a própria mão, dependendo do tamanho e periculosidade do organismo. Imediatamente após a captura, os indivíduos são armazenados em potes de diversos tamanhos contendo álcool 70% ou 100%, conforme a finalidade do estudo. Estes potes, em geral, são tubos falcons de 15 ou 50ml ou microtubos eppendorfs de 2ml. A coleta ativa manual de centopeias pode seguir um protocolo baseado em tempo, exaustão ou, ainda, quadrantes de 0,25 m^2 (BICHUETTE *et al.*, 2015; ZEPELINNI-FILHO *et al.*, 2003). As centopeias são coletadas em todos os micro-habitats potenciais no interior da caverna, como depósitos de guano, acúmulo de folhiço e galhos, troncos, espaço entre rochas, solo e parede.

A coleta passiva pode ser realizada através do uso do Extrator de Winkler e das armadilhas de queda (Pitfall). No caso do Winkler, as amostras são retiradas do folhiço ou sedimento e são agitadas por meio de peneiras para a remoção do excesso de material. Posteriormente, são colocadas em um saco de tecido de malha grossa e levadas em um extrator mini-Winkler por um período de tempo (FISHER, 1999). O material filtrado pelo extrator fica alojado em um pote contendo álcool 70%. Este método é mais eficiente para a captura de centopeias pequenas, difíceis de serem vistas durante a coleta manual ativa. Já as

armadilhas de queda utilizam recipientes plásticos de 500ml, com boca de 90mm de diâmetro e 128mm de altura, enterrados no solo até a borda e preenchidos com um líquido fixador que ocupa 30% da área interna. Dependendo do objetivo do estudo, podem ser enterrados vários recipientes em diferentes locais do interior da caverna, seguindo um protocolo de tempo de exposição. A coleta por meio de armadilhas de queda é, muitas vezes, mais trabalhosa e pouco efetiva na coleta de centopeias.

Tabela 1 - Lista das espécies troglóbias descritas e seus registros atualizados.

Scolopendromorpha

Cryptopidae

1. *Cryptops iporangensis* Ázara & Ferreira, 2013
Ressurgência do Sistema Areias (24°33'45.55"S, 48°40'18.18"O), Iporanga, São Paulo.

2. *Cryptops spelaeoraptor* Ázara & Ferreira, 2014
Toca do Gonçalo cave (10º30'41"S, 40º53'39.8"O), Campo Formoso, Bahia.

Scolopocryptopidae

3. *Newportia spelaea* Ázara & Ferreira, 2014
Toca do Gonçalo Cave (10º30'41"S, 40º53'39.8"O), Campo Formoso, Bahia.

4. *Newportia potiguar* Ázara & Ferreira, 2014
Gruta do Geraldo Gusso (5°33'4.6"S, 37°39'50.4"O) Apodi / Gruta da Carrapateira (5°33'38.2"S, 37°39'50.4"O) Felipe Guerra, Rio Grande do Norte

5. *Scolopocryptops troglocaudatus* Chagas-Jr & Bichuette, 2015
Gruna do Cantinho (12°51'49.90"S, 41°19'26.76"O), Igatu, Andaraí, Bahia.

Geophilomorpha

Schendylidae

6. *Schendylops janelao* Nunes, Chagas-Jr & Bichuette, 2019
Gruta do Janelão Cave (15°06'S, 44°14'O), Januária, Minas Gerais.

Chave de identificação

A chave de identificação abaixo foi elaborada a partir da lista de espécies dos trabalhos de Chagas-Jr e Bichuette (2018) e Oliveira *et al.* (2019). As espécies troglóbias estão marcadas com um asterisco.

1 - Espiráculos dorsais..... **2**
1´- Espiráculos laterais **3**
2 – Artículos das antenas mais longos do que largos.....
..... ***Sphendononema guildingii*** (Newport, 1845)
2´ - Artículos das antenas mais largos do que longos..... ***Thereuoquima admirabilis*** Bücherl, 1949
3 - 21 ou 23 pares de pernas **4**
3´ - Mais de 23 pares de pernas **31**
4 - Ocelos presentes na placa cefálica **5**

4´ - Ocelos ausentes **14**

5 - Com espiráculo dividido em três abas..... **6**

5´ - Com espiráculo oval sem abas..... **9**

6 - Placa cefálica com placas basilares..... ***Cormocephalus impressus*** Bücherl, 1942

6´ - Placa cefálica sem placas basilares..... **7**

7 - Placa cefálica com suturas longitudinais divergindo anteriormente ..... ***Scolopendra viridicornis*** Newport, 1844

7´ - Placa cefálica com sutura mediana longitudinal incompleta **8**

8 - Todas as pernas sem esporão tarsal..... ***Scolopendropsis thayeri*** Meinert, 1886

8´ - Todas as pernas com esporão tarsal..... ***Scolopendropsis bahiensis*** (Brandt, 1841)

9 - Um par de espiráculos presentes no sétimo segmento do tronco..... ***Rhysida brasiliensis*** Kraepelin, 1903

9´- Um par de espiráculos ausentes no sétimo segmento do tronco..... **10**

10 - Tergitos sem quilhas..... **11**

10´ - Tergitos com quilhas..... **12**

11 – Borda posterior da coxopleura nos machos terminando em um lobo curto arredondado pontiagudo e com apêndice digitiforme na borda posterior do tergito 21..... ***Otostigmus caudatus*** Brölemann, 1902

11' - Borda posterior da coxopleura nos machos truncado e sem apêndice digitiforme na borda posterior do tergito 21..... ***Otostigmus tibialis*** Brölemann, 1902

12 – Esternitos com suturas paramedianas curtas e incompletas..... ***Otostigmus tidius*** Chamberlin, 1914

12´-Esternitos com suturas paramedianas quase completas..... **13**

13´ - Margem posterior do esternito 21 levemente côncava..... ***Otostigmus muticus*** Karsch, 1888

13 - Margem posterior do esternito 21 reta..... ***Otostigmus amazonae*** Chamberlin, 1914

14 - 17 artículos antenais e sem processo coxopleural..... **15**

14´- 17 artículos antenais e com processo coxopleural..... **19**

15 – Últimas pernas com dentes em forma de serra em todos os artículos ..... ***Cryptops spelaeoraptor*** * Azara & Ferreira, 2013

15'- Últimas pernas com dentes em forma de serra na tíbia e no tarso 1 ..... **16**

16 – Suturas oblíquas anteriores nos tergitos presentes ..... ***Cryptops hephaestus*** Azara & Ferreira, 2013

16' - Suturas oblíquas anteriores nos tergitos ausentes **17**

17 – Face ventral do artículo 1 das antenas com uma sutura em forma de Y invertido ..... ***Cryptops iporangensis*** * Ázara & Ferreira, 2013

17' - Face ventral do artículo 1 das antenas sem sutura em forma de Y invertido **18**

18 – 13-21 dentes em forma de serra na tíbia e 5-7 no tarso 1 ..... ***Cryptops iheringi*** Brölemann, 1902

18' – 7-8 dentes em forma de serra na tíbia e 3-4 no tarso 1..... ***Cryptops galatheae*** Meinert, 1886

19 – Pré-fêmur das últimas pernas com um processo espinhal ventral **20**

19' - Pré-fêmur das últimas pernas com mais de um processo espinhal ventral **23**

20 – Espiráculo presente no sétimo segmento do tronco ..... ***Scolopocryptops miersii*** Newport, 184

20' - Espiráculo ausente no sétimo segmento do tronco **21**

21 – Placas dentárias do coxoesterno forcipular formadas por dois engrossamentos quitinosos longos e espessos, que não se

fundem entre si ..... ***Scolopocryptops melanostoma*** Newport, 1845

21' - Placas dentárias do coxoesterno forcipular formadas por dois engrossamentos quitinosos longos e espessos, que não se fundem entre si e são mais elevadas nas laterais do que no meio **22**

22 – Comprimento das últimas pernas nunca excedendo a metade do comprimento total do corpo ..... ***Scolopocryptops ferrugineus macrodon*** (Kraepelin, 1903)

22'- Comprimento das últimas pernas excedendo a metade do comprimento total do corpo ..... ***Scolopocryptops troglocaudatus*** * Chagas-Jr & Bichuette, 2015

23 - Com placa dentiforme **24**

23´- Sem placa dentiforme **26**

24 – Pré-fêmur das últimas pernas com 4 processos espinhais grandes ..... ***Newportia nisargani*** (Chagas-Jr, 2011)

24'- Pré-fêmur das últimas pernas com 3 processos espinhais **25**

25 – Fêmur das últimas pernas sem processo espinhal ..... ***Newportia balzanii*** Silvestri, 1895

25' – Fêmur das últimas pernas com 1 ou 2 processos espinhais ventrais ..... ***Newportia simus*** (Chamberlin, 1915)

26 - Placa cefálica com sutura transversal que atravessa a sutura paramediana na margem posteriormente **27**

26´- Placa cefálica sem sutura transversal que atravessa a sutura paramediana na margem posteriormente **28**

27 - Pré-fêmur do último par de pernas com 6-7 processos espinhosos ventrais ..... ***Newportia ernsti ernsti*** Pocock, 1891

27´ - Pré-fêmur do último par de pernas com 5 processos espinhosos ventrais ..... ***Newportia ernsti fossulata*** Bücherl, 1942

28 – Tíbia das pernas locomotoras com esporões **29**

28' - Tíbia das pernas locomotoras sem esporões ..... ***Newportia phoreta*** Chamberlin 1950

29 – Pré-fêmur das últimas pernas com 5-7 processos espinhais ventrais **30**

29 – Pré-fêmur das últimas pernas com 4 processos espinhais ventrais ..... ***Newportia potiguar*** * Ázara & Ferreira, 2014

30 – Tergitos 5-21 com quilha mediana longitudinal ..... ***Newportia stolli*** (Pocock, 1896)

30' – Tergitos sem quilha mediana longitudinal ..... ***Newportia spelaea*** * Ázara & Ferreira, 2014

31 – Antenas longas e delgadas ou longas e moniliformes ..... ***Schendylops janelao*** * Nunes, Chagas-Jr & Bichuette 2018

31'- Antenas curtas, distalmente atenuada ..... ***Orphaneus brevilabiatus*** (Newport, 1845)

Principais coleções do Brasil

As principais coleções de centopeias do Brasil concentram-se, principalmente, na região Sudeste do país, nos estados de São Paulo e de Minas Gerais. Em São Paulo, as coleções com centopeias cavernícolas são as do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Laboratório Especial de Coleções Zoológicas do Instituto Butantan (IBSP) e a coleção do Laboratório de Estudos Subterrâneos da Universidade Federal de São Carlos (LES/UFSCar). Entre as três coleções, a do LES/UFSCar é a mais significativa, pois guarda espécimes de cavernas de diferentes regiões do Brasil desde 2006. Além disso, conta com espécimes de centopeias coletados em cavernas desde as décadas de 1970 e 1980, oriundos dos trabalhos pioneiros em cavernas brasileiras. Estes indivíduos estavam depositados no Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo e foram doados para o LES/UFSCar pela Profa. Dra. Eleonora Trajano. A coleção do MZUSP, por ser uma coleção tradicional e fiel depositária, recebe espécimes coletados de projetos de consultorias ou espécimes-tipo que foram descritos por pesquisadores em Biologia Subterrânea. Apesar de ser a maior do Brasil, a coleção de centopeias do IBSP não conta com um acervo de centopeias cavernícolas compatível com a sua magnitude. Recentemente, a coleção recebeu apoio financeiro da Vale S.A. para abrigar espécimes de miriápodes coletados em cavernas dos estados do Pará e Minas Gerais, principalmente de cavernas inseridas em formações ferríferas. No entanto, a maioria do material ainda não está identificado no nível de espécie.

Em Minas Gerais, encontra-se ainda a Coleção de

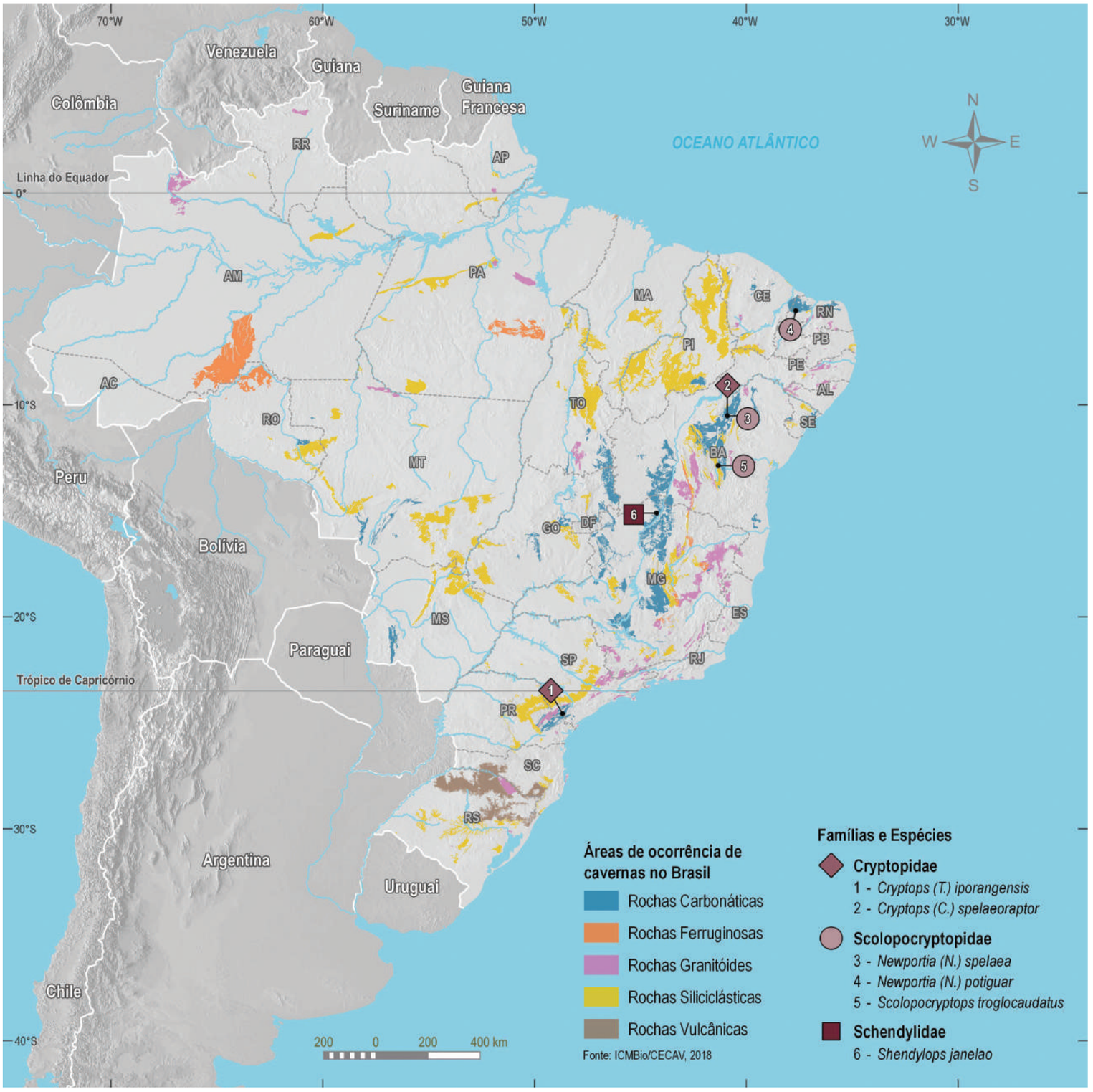


Figura 2. Mapa com a localidade-tipo das espécies de centopeias troglóbias descritas para o Brasil.

Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA), parte do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea, na Universidade Federal de Lavras (UFLA). É uma das maiores coleções de invertebrados cavernícolas do Brasil e conta com espécimes de centopeias de cavernas de diferentes regiões do país, inclusive espécimes-tipo descritos nos últimos anos. Há também a Coleção Zoológica de Invertebrados (via úmida) da Universidade Federal de Mato Grosso (CZUFMT) com um bom acervo de centopeias de cavernas, principalmente dos estados do Pará e Minas Gerais, mas também espécimes da fauna regional epígea.

Agradecimentos

A Robson de Almeida Zampaulo pelo convite para participar dessa obra tão importante para os estudos sobre cavernas no Brasil. Também agradeço a todas as pessoas que coletam centopeias em cavernas desde a década de 1970, contribuindo para o nosso conhecimento desse táxon no Brasil.

Referências

ÁZARA, L. N.; FERREIRA, R. L. The first troglobitic *Cryptops* (Trigonocryptops) (Chilopoda: Scolopendromorpha) from South America and the description of a non-troglobitic species from Brazil. **Zootaxa,** [*s.l.*], v. 3709, n. 5, p. 432-444, 2013.

ÁZARA, L. N.; FERREIRA, R. L. *Cryptops* (Cryptops) *Spelaeoraptor* n. sp. a remarkable troglobitic species (Chilopoda: Scolopendromorpha) from Brazil. **Zootaxa,** [*s.l.*], v. 3826, n.1, p. 291-300, 2014a.

ÁZARA, L. N.; FERREIRA, R. L. Two new troglobitic *Newportia (Newportia)* from Brazil (Chilopoda: Scolopendromorpha). **Zootaxa,** [*s.l.*], v. 3881, n. 3, p. 267-278. 2014b.

BICHUETTE, M. E. *et al.* Effectiveness of quadrat sampling on terrestrial cave fauna survey: a case study in a Neotropical cave. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, [*s.l.*], v. 37, n. 3, p. 345-351, 2015.

BONATO, L. *et al*. **ChiloBase 2.0: a world catalogue of centipedes (Chilopoda)**, [*s.l.*], 2016. Disponível em: http://chilobase.biologia.unipd.it. Acesso em: 11 out. 2021.

CHAGAS JUNIOR, A.; BICHUETTE, M. E. A new species of *Scolopocryptops* Newport: a troglobitic Scolopocryptopine Centipede from a remarkable siliciclastic area of eastern Brazil (Scolopendromorpha, Scolopocryptopidae, Scolopocryptopinae). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 487, p. 97-110, 2015.

CHAGAS JUNIOR, A.; BICHUETTE, M. E. Synopsis of centipedes in Brazilian caves (Arthropoda, Myriapoda, Chilopoda), a hidden diversity to be protected. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 737, p. 13-56, 2018.

CHAGAS JUNIOR, A.; SHELLEY, R. M. The Centipede Genus *Newportia* Gervais, 1847, in Mexico: description of a new troglomorphic species; redescription of *N. sabina* Chamberlin, 1942; revival of *N. azteca* Humbert; Saussure, 1869; and a summary of the fauna (Scolopendromorpha: Scolopocryptopidae: Newportiinae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 379, p. 1-20, 2003.

CHAIMOWICZ, F. Levantamento bioespeleologico de algumas grutas de Minas Gerais. **Espeleotema**, [*s.l.*], v. 14, p. 97-107, 1984.

CUVIER, D. C.; SHEAR, W. A. Myriapods. *In*: WHITE, W. B.; CULVIER, D. C. (org.). **Encyclopedia of Caves**. 2nd ed. Amsterdam, San Diego: Elsevier; Waltham, Amsterdam: Oxford, 2012, p. 538-541.

DESSEN, E. M. B. *et al*. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. **Ciência & Cultura**, [*s.l.*], v. 32, n. 6, p. 714-725, 1980.

EDGECOMBE, G. D. A troglomorphic species of the centipede *Cryptops* (*Trigonocryptops*) (Chilopoda: Scolopendromorpha) from Western Australia. **Records of the Western Australian Museum**, [*s.l.*], v. 22, p. 315-323, 2005.

EDGECOMBE, G. D. A troglobitic cryptopid centipede (Chilopoda: Scolopendromorpha) from western Queensland. **Records of the Western Australian Museum**, [*s.l.*], v. 23, p. 193-198, 2006.

EDGECOMBE, G. D.; GIRIBET, G. Evolutionary biology of Centipedes (Myriapoda: Chilop- oda). **Annual Review of Entomology**, [*s.l.*], v. 52, p. 151-70, 2007.

EDGECOMBE, G. D. *et al*. Blind Scolopendrid Centipedes of the genus *Cormocephalus* from subterranean habitats in Western Australia (Myriapoda: Scolopendromorpha: Scolopendridae). **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 33, p. 807-824, 2019.

EDGECOMBE, G. D. *et al*. A troglobitic species of the Centipede *Cryptops* (Chilopoda, Scolopendromorpha) from northwestern Botswana. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 977, p. 25-40, 2020.

FISHER, B. L. Improving inventory efficiency: a case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. **Ecological Applications**, [*s.l.*], v. 9, p. 714-731, 1999.

FODDAI, D.; MINELLI, A. A troglomorphic geophilomorph centipede from southern France (Chilopoda: Geophilomorpha: Geophilida). **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 33, p. 267-287, 1999.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista Brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 38, n. 4, p. 549-584, 1994.

GODOY, N. M. Nota sobre a fauna cavernícola de Bonito, MS. **Espeleotema**, [*s.l.*], v. 15, p. 79-91, 1986.

LEWIS, J. G. E. **The biology of centipedes**. Cambridge: Cambridge University Press, 1981. 476 p.

MATIC, Z.; NEGREA, S.; FUNDORA-MARTINEZ, C. Recherches sur les chilopodes hypogés de Cuba. Résultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba, Editura Academiei R. S. R. **Bucuresti**, v. 2, p. 277-301, 1977.

NEGREA, S. *et al*. Recherches sur les chilopodes hypogés de Cuba. *In*: ORGHIDAN, T. *et al*. (org.) **Résultats des Éxpeditions Biospéléologiques Cubano-Roumaines à Cuba**. Bucaresti: Editura Academiei Republicii Socialiste România, 1973,v. 1, p. 233-239.

NEGREA, S.; MINELLI, A. Chilopoda. *In*: JUBERTHIE, C. H.; DECU, V. (org.) **Encyclopaedia biospeologica**, [*s.l.*]: Société de Biospéologie, Moulis & Bucarest, 1994, v. 1, p. 249-254, 1994.

NUNES, G. A. *et al*. A new centipede *Schendylops Cook* from eastern Brazil: the first troglobitic geophilomorph for South America (Geophilomorpha, Schendylidae). **Zootaxa,** [*s.l.*], v. 4691, n. 4, p. 386-400, 2019.

OLIVEIRA, M. P. A. *et al*. Choosing sampling methods for Chilopoda, Diplopoda and Isopoda T (Oniscidea): A case study for ferruginous landscapes in Brazilian Amazonia. **Applied Soil Ecology**, [*s.l.*], v. 143, p. 181-191, 2019.

QIAO, S. *et al*. *Scolopocryptops zhijinensis* sp.n. and a key to species of scolopocryptopine centipedes from China (Scolopendromorpha: Scolopocryptopidae). **Arthropoda Selecta**, [*s.l.*], v. 30, n. 1, p. 28-33, 2021.

SCHILEYKO, A. A new species of *Newportia* Gervais, 1847 from Puerto Rico, with a revised key to the species of the genus (Chilopoda, Scolopendromorpha, Scolopocryptopidae). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 267, p. 39-54, 2013.

STOEV, P. *et al*. At the end of the rope: *Geophilus hadesi* sp. n.: the world's deepest cave-dwelling centipede (Chilopoda, Geophilomorpha, Geophilidae). *In*: TUF IH, TAJOVSKÝ, K. (org.). INTERNATIONAL CONGRESS OF MYRIAPODOLOGY, 16, 2015, Olomouc, Czech Republic. **Proceedings.** ZooKeys, v. 510, p. 95-114, 2015.

STOEV, P. *et al*. The centipede genus *Eupolybothrus* Verhoeff, 1907 (Chilopoda: Lithobiomorpha: Lithobiidae) in North Africa, a cybertaxonomic revision, with a key to all species in the genus and the first use of DNA barcoding for the group. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 50, p. 29-77, 2010.

TRAJANO, E. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 3, p. 533-561, 1987.

TRAJANO, E.; GNASPINI NETO, P. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 7, n. 3, p. 383-407,1991a.

TRAJANO, E.; GNASPINI NETO, P. Notes on the food webs in caves of southeastem Brazil. **Mémories de Biospéologie**, [*s.l.*], v. 18, p. 75-79, 1991b.

TRAJANO, E.; MOREIRA, J. R. A. Estudo da fauna de cavernas da Província Espeleológica Arenitíca Altamira-Itaituba, PA. **Revista Brasileira de Biologia**, [*s.l.*], v. 51, p.13-29, 1991.

ZEPPELINI FILHO, D. *et al*. Faunistic survey of sandstone caves from Altinópolis region, São Paulo State, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 43, n. 5, p. 93-99, 2003.

Lucas Mendes Rabelo

Robson de Almeida Zampaulo

Robson de Almeida Zampaulo

Coarazuphium tessai
Rodrigo Lopes Ferreira

10

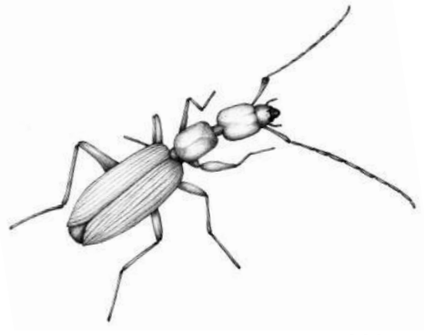
Coleoptera

ANGÉLICO ASENJO
Instituto Tecnológico Vale – ITV

THAIS GIOVANNINI PELLEGRINI
Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras – UFLA

LETÍCIA MARIA VIEIRA
Laboratório de Ecologia Florestal, Departamento de Ciências Florestais
Universidade Federal de Lavras – UFLA

KLEBER MAKOTO MISE
Grupo de Estudos Espeleológicos do Paraná - GEEP – Açungui



Introdução geral

Os coleópteros, conhecidos popularmente como besouros, representam o grupo mais diverso de organismos na Terra, com mais de 357.000 espécies descritas (BOUCHARD *et al.,* 2009). Ocupam ambientes muito distintos, incluindo as cavernas. Sua origem evolutiva é terrestre, mas ao longo do tempo ocorreram múltiplas e independentes conquistas do ambiente aquático (HUNT *et al*., 2007). As repetidas trocas entre ambientes aquático e terrestre ampliaram seus nichos ocupados e, consequentemente, a diversidade do grupo. O ambiente subterrâneo que, por sua vez, apresenta vários potenciais biótopos a serem colonizados por espécies de besouros, vai desde cavernas propriamente ditas até pequenas fissuras e interstícios da rocha (RACOVIŢĂ, 1907). Existem ainda os ambientes aquáticos subterrâneos, que compreendem os níveis de base (aquíferos), lagos e rios subterrâneos, represamentos (*e.g.* travertinos) e zonas saturadas de epicarste, entre outros.

A grande diversidade de besouros epígeos se reflete no ambiente cavernícola, figurando como um dos grupos de insetos com mais representantes troglóbios no mundo (CASALE *et al*., 1998; DECÚ; JUBERTHIE, 1998). Apesar disso, a maior parte dos besouros troglóbios brasileiros foi descrita apenas nas últimas décadas. Isso se deve ao fato de a fauna subterrânea no Brasil ter sido, recentemente, mais intensamente acessada, fruto das exigências legais intrínsecas aos processos de licenciamento ambiental no país (GALLÃO; BICHUETTE, 2018).

Os besouros, especialmente de três famílias – Carabidae, Dytiscidae e Staphylinidae – possuem espécies troglóbias descritas em cavernas distribuídas em todas as regiões do Brasil. Dentro destas famílias existe um forte sinal filogenético de gêneros que possuem espécies troglóbias descritas em outros países do velho mundo (HLAVÁČ *et al*., 2017), reforçando a necessidade de investimento para a coleta, descrição de novas espécies e conservação dos habitats cavernícolas.

Há atualmente 20 espécies de besouros troglóbios descritos para o Brasil (Tabela 1). A família Dytiscidae possui uma espécie troglóbia, *Copelatus cessaima* Caetano *et al*., 2013 (Copelatinae), que apresenta distribuição restrita a três cavernas de formação ferruginosa do estado do Pará. Atualmente no Brasil, são registradas quatro espécies de Staphylinidae troglóbios, dos gêneros *Metopiellus*, *Metopioxys* e *Oxarthrius* (Pselaphinae), sendo os dois primeiros gêneros com distribuição restrita ao Neotrópico. Já Carabidae é a família melhor representada em número de espécies troglóbias no Brasil. Até o momento, foram descritas 14 espécies, sendo 11 pertencentes ao gênero *Coarazuphium* (Zuphiini) (Figuras 1A 2D-G). A primeira espécie de *Coarazuphium* Gnaspini, Vanin & Godoy, 1998 foi descrita em 1990 e havia sido atribuída ao gênero *Parazuphium* (GODOY; VANIN, 1990). Oito anos após esta primeira publicação, foi descrito o gênero *Coarazuphium* com a designação de novas espécies, sendo todas troglóbias. Atualmente, quatro novas espécies do gênero sao conhecidas e encontram-se em processo de descrição, sendo três provenientes do estado do Pará, associadas a cavernas de minério de ferro, e uma é proveniente de uma caverna calcária na região da Serra do Ramalho, na Bahia. As duas únicas espécies troglóbias de Carabidae da tribo Clivinini são *Schizogenius ocellatus*, Whitehead, 1972 e *Ardistomis ferreirai* Balkenohl, 2018. Uma terceira espécie da tribo encontrada no "*hotspot*" cavernícola Toca do Gonçalo foi atribuída por Souza Silva e Ferreira (2016) à categoria de troglóbia. No entanto, tal espécie ainda não foi descrita. Recentemente, um exemplar da tribo Perigonini teve uma nova espécie troglóbia descrita, que foi encontrada em cavernas associadas à região cárstica de Arcos, Pains e Doresópolis, Minas Gerais, sendo denominada *Perigona (Neoperigona) spelunca* Pellegrini, Ferreria & Vieira, 2022. Ela compreende a primeira espécie desse gênero no mundo considerada troglóbia (PELLEGRINI *et al*., 2022b). Outra tribo de Carabidae, Bembidiini, também apresenta espécies novas consideradas troglóbias a serem descritas (T.G. Pellegrini, comunicação pessoal). As descrições recentes e as novas espécies ainda desconhecidas formalmente pela comunidade científica no Brasil, reforçam a necessidade de intensificação dos estudos taxonômicos da fauna de Carabidae.

Importante ressaltar que não se conhece, até o momento, as formas larvais das espécies troglóbias de besouros que ocorrem no Brasil. No entanto, alguns pesquisadores já coletaram larvas de Carabidae com características que, aparentemente, poderiam representar troglomorfismos de formas imaturas, que incluem a ausência de olhos e despigmentação (Figura 1B). Tais larvas foram encontradas associadas a cavernas onde são conhecidas espécies já descritas de *Coarazuphium* ou a cavernas

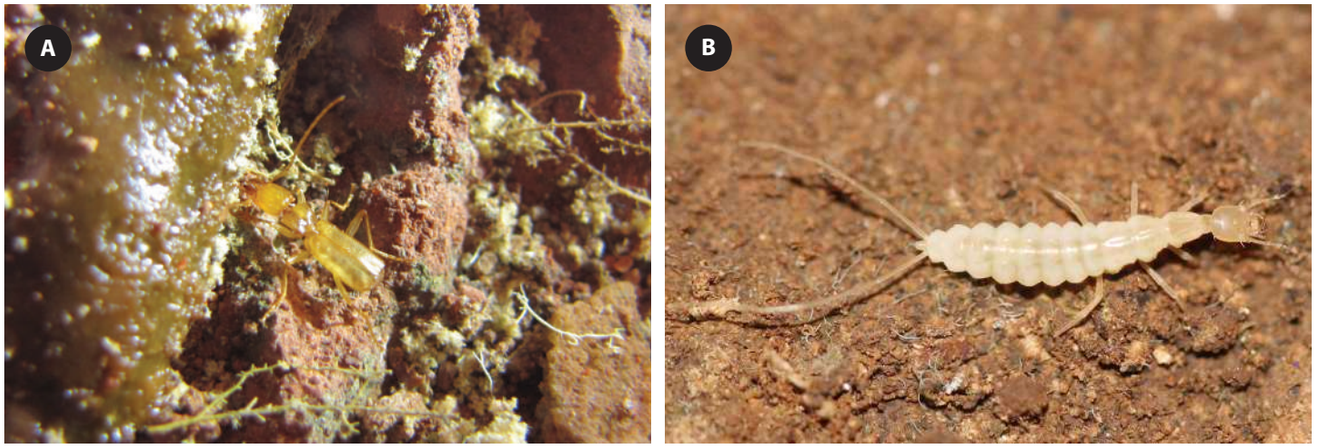


Figura 1. A) Exemplar vivo de *Coarazuphium formoso* Pellegrini & Ferreira, 2011 encontrado na caverna Toca da Barriguda em Campo Formoso, Bahia. Imagem cedida por Rodrigo L. Ferreira. **B)** Exemplar vivo de larva de Carabidae com características troglomórficas encontrada na caverna Gruta Paranoá, em Pains, Minas Gerais. Fotos: (Marconi Souza-Silva).

próximas, sendo atribuídas supostamente ao gênero (R.L. Ferreira, R.A. Zampaulo e M. Souza-Silva, comunicação pessoal). No entanto, os esforços despendidos na criação dessas larvas não obtiveram sucesso até o presente momento. Com isso, faz-se necessário o uso de ferramentas moleculares no intuito de se comprovar que as larvas pertencem mesmo ao gênero, sendo realizada posteriormente a sua descrição morfológica. Para tanto, é necessário que a fixação do material biológico seja realizada em álcool etílico 100%, preservando o material genético do espécime. Quando encontrada mais de uma larva, parte da série deve ser preservada em álcool 70%/KAA/Kahle Dietrich ou em outro líquido preservativo, de modo a evitar alterações nas características morfológicas (ver item Métodos de coleta, curadoria e conservação desse capítulo). Este exemplo, corresponde a apenas uma das lacunas de conhecimento para estudo dos besouros nas quais precisamos evoluir.

Principais troglomorfismos

As espécies de besouros cujas linhagens conseguem se adaptar a ambientes cavernícolas, podem sofrer mudanças na sua morfologia externa, havendo uma convergência adaptativa em seus caracteres morfológicos, chamados de troglomorfismos (CHRISTIANSEN, 1962). As espécies de besouros subterrâneos podem ser agrupadas de acordo com o compartimento ao qual estão associadas. Tais compartimentos são denominados compartimentos **Endógenos**, formados por espaços intersticiais do solo como fissuras e rachaduras, acessados, em geral, por organismos edafobiontes (FERREIRA, 2019); **Meio Subterrâneo Superficial (MSS)**, também conhecido por "*Milieu Souterrain Superficiel" (*MAMMOLA *et al.,* 2016; ORTUÑO *et al.,* 2013), localizado na interface entre o solo e o substrato rochoso já composto por fendas maiores; **Epicarste**, que caracteriza-se como o último extrato antes da caverna, com descontinuidades da rocha parcialmente saturadas de água (PIPAN; CULVER, 2005); e as **Macrocavernas** propriamente ditas, também denominadas cavernas. Esses agrupamentos podem resultar em diferentes graus de adaptações morfológicas, conforme o habitat que ocupam.

AMBIENTE ENDÓGENO (SOLO)

Ambiente onde é possível encontrar muita matéria orgânica em decomposição, microrganismos (p. ex. bactérias e fungos) e outros pequenos invertebrados (p. ex. colêmbolos e ácaros). Os besouros desse habitat não são considerados troglóbios, mas também apresentam perda de pigmentação, olhos extremadamente reduzidos a anoftálmicos (ex. *Geomitopsis*, *Polyderidius*),

ausência do segundo par de asas (ex. Jubini, *Polyderidius*), redução do comprimento dos apêndices corporais como antenas e pernas (ex. Leptotyphlinae) e, em geral, pequeno tamanho corporal. Importante destacar que análises baseadas na morfologia externa sem profundo conhecimento do grupo, podem levar a uma classificação equivocada entre as espécies troglóbias e a fauna de solo (p. ex. vários Staphylinidae, como Osoriinae, Pselaphinae, e alguns Carabidae como os da tribo Anillini, etc). Especialmente espécies da tribo Anillini são organismos cosmopolitas e de tamanho corporal bastante reduzido. Suas características morfológicas representam um desafio à determinação de quais espécies são verdadeiramente troglóbias e quais são edáficas (FAILLE, 2019).

MEIO SUBTERRÂNEO SUPERFICIAL (MSS)

O MSS é caracterizado por uma rede de canalículos e fissuras subterrâneos preenchidos com ar, desenvolvidos em meio a múltiplas camadas de fragmentos de rocha (ORTUÑO *et al*., 2013). Dentre as características desses ambientes, a mais notável e compartilhada com as cavernas é a ausência permanente de luz e, quando comparada a ambientes de superfície, uma menor amplitude térmica (PIPAN *et al*., 2010). Organismos associados a esse compartimento, em geral, são anoftálmicos e despigmentados (ORTUÑO *et al*., 2014) sendo também considerados organismos troglóbios, compartilhando as características morfológicas comuns aos habitantes restritos às macrocavernas (CULVER; PIPAN, 2008). O MSS pode ser utilizado como um corredor de dispersão entre cavernas (JUBERTHIE *et al*., 1980), mas também possui sua própria fauna de besouros troglóbios (CULVER; PIPAN, 2008; ORTUÑO *et al.*, 2014; RENDOŠ *et al.*, 2012). No Brasil, estudos de MSS são incipientes e ainda não revelaram a presença de organismos efetivamente subterrâneos (MENDONÇA *et al*., 2019), mas especula-se que algumas das espécies de besouros troglóbios habitem preferencialmente o MSS, como é o caso do *Metopiellus painensis* e também de *Coarazuphium spinifemur* (ASENJO *et al.,* 2017; PELLEGRINI; FERREIRA, 2017). Nas cavernas localidade tipo de ambas as espécies citadas acima, foram realizados repetidos eventos de amostragem, com baixo sucesso de captura. Além disso, *C. spinifemur* possui tamanho corporal e apêndices locomotores e sensoriais reduzidos em relação às demais espécies troglóbias de *Coarazuphium*, reforçando a hipótese de que habitem pequenas fissuras e canalículos da rocha (PELLEGRINI; FERREIRA, 2017).

EPICARSTE

Mais frequentemente habitado por pequenos crustáceos, especialmente os copépodos (PIPAN; CULVER, 2005; PIPAN *et al.,* 2018), os besouros da família Dytiscidae podem ser encontrados habitando exclusivamente o epicarste com características em comum com os estigóbios[1], como a ausência de olhos e despigmentação (CULVER *et al*., 2019). Existe ainda fauna terrestre associada aos espaços vazios (não preenchidos pela água) do epicarste, dos quais, ocasionalmente, os besouros fazem parte (CULVER; PIPAN, 2008; GIBERT, 1986; PAPI, 2016), sendo estes, de forma geral, também encontrados nas macrocavernas. Assim como os organismos do MSS, seus representantes terrestres apresentam redução ou completa ausência de estruturas oculares, além de despigmentação (ASSMANN, 2010). Por outro lado, a fauna associada ao epicarste tende a apresentar menor tamanho corporal, ainda que o tamanho das antenas venha a não se diferir dos ocupantes restritos às macrocavernas (CULVER *et al*., 2019). No Brasil não existe ainda a comprovação de existência de coleópteros associados ao epicarste. No entanto, especula-se que o *Copelatus cessaima*, da família Dytiscidae, esteja associado a este ambiente, uma vez que são geralmente encontrados em pequenas poças intermitentes provenientes de gotejamentos do epicarste (FERREIRA *et al*., 2018).

MACROCAVERNAS

As macrocavernas são espaços maiores na rocha que nos permitem acessar o meio subterrâneo e realizar amostragens. Nestes espaços, em geral, organismos troglóbios podem apresentar perda de coloração, muitas vezes sendo confundidos com tenerais. Também podem ter cutícula mais fina, olhos fortemente reduzidos a ausentes (ex. *Metopioxys carajas, Coarazuphium cessaima, Schizogenius occelatus*), um segundo par de asas (asas membranosas) também fortemente reduzido a ausente (ex. *Coarazuphium*), podendo haver fusão do lado interno dos élitros com o tórax. Outras características que podem apresentar são o corpo (especialmente a cabeça e o protórax) e apêndices corporais, como antenas e pernas, fortemente alongados (ex. *Coarazuphium, Metopiellus, etc.*) e a presença de longas setas sensoriais (ASENJO *et al.*, 2019a; FAILLE, 2019; FIŠER, 2019; PELLEGRINI; FERREIRA, 2017). A forte adaptação morfológica desses organismos faz com que a sua presença seja restrita aos ambientes subterrâneos, sendo denominados troglóbios.

1 estigóbio: organismo que habita águas subterrâneas (Romero, 2009).

AMBIENTE AQUÁTICO SUBTERRÂNEO

Historicamente no Brasil existem poucos estudos cujo enfoque principal seja o ambiente aquático cavernícola (ZEPON *et al*., 2019). Além disso, em comparação com as espécies terrestres, são poucos os representantes de besouros conhecidos pela ciência que conquistaram e evoluíram para suas formas estigóbias. No Brasil, existe apenas uma espécie descrita até o momento para este tipo de ambiente, o *Copelatus cessaima* (Dytiscidae), que possui o tegumento descolorido, olhos compostos ausentes, apêndices corporais, antenas e pernas pouco alongados (CAETANO *et al*., 2013). Vale ressaltar aqui, como mencionado anteriormente, que especula-se estar esta espécie associada ao epicarste. Essa família é também a mais diversa e bem distribuída em cavernas no mundo, incluindo centenas de espécies descobertas recentemente na Austrália (JEAN *et al*., 2014) e novas espécies não descritas para o Brasil.

Lista de espécies troglóbias descritas para o Brasil e seus registros atualizados

A seguir, apresenta-se a lista completa das espécies de besouros brasileiros descritas como troglóbias, organizada por família, gênero e espécie. Os gêneros e espécies encontram-se listados alfabeticamente e o nome de cada espécie possui autor e ano de publicação, bem como sua localidade tipo. Em distribuição, estão listadas todas as localidades reportadas para cada espécie, junto à fonte de informação (ver Tabela 1).

Tabela 1 - Lista das espécies troglóbias descritas para o Brasil e seus registros atualizados.

Família **Carabidae** (4 gêneros, 15 espécies)

Ardistomis Putzeys, 1846

1. *Ardistomis ferreirai* Balkenohl, Pellegrini & Zampaulo, 2018 (Figura 2A)
   Localidade Tipo: Brasil: Pará, Parauapebas, Flona de Carajás, Gruta GEM_1195 (6°06'33,02"S, 50°08'05,7"O).
   Distribuição: Brasil: Pará, N5S_0021 (06°05'15,31"S, 50°07'33,52"O).
   Referência: (BALKENOH *et al.*, 2018)

Schizogenius Putzeys, 1846

2. *Schizogenius* (*Schizogenius*) *ocellatus* Whitehead, 1972 (Figura 2B)
   Localidade Tipo: Brasil: São Paulo, Grutas das Areias (24°35'28"S, 48°43'23"O) do Sistema de Grutas das Areias no PETAR.
   Distribuição: Brasil: São Paulo, Caverna do Santana (24°31'51"S, 48°42'06"O).
   Referência: (TRAJANO, 2007).

Perigona Castelnau, 1835

3. *Perigona (Neoperigona) spelunca* Pellegrini, Ferreira & Vieira, 2022 (Figura 2C)
   Localidade Tipo: Brasil: Minas Gerais, Pains, Gruta do Éden (20°23'5"S, 45°39'59"O).
   Distribuição: Brasil: Minas Gerais, Pains, Gruta do Zezinho Beraldo (20°21'25,04"S, 45°50'4,68"O); Gruta Santuário (20°25'11,61"S, 45°46'27,25"O); Gruta Cinderela (20°26'44"S, 45°36'22"O); Gruta da Fazenda Amargoso (20°23'53,63"S, 45°35'38,34"O); Gruta Serro Azul (20°22'31,97"S 45°38'48,35"O); Gruta do Brega (20°25'4,37"S, 45°46'20,16"O); Caverna S1-GEC-035 (20°23'26,1"S, 45°35'54,6"O).
   Referência: (PELLEGRINI *et al.*, 2022b).

Coarazuphium Gnaspini, Vanin & Godoy, 1998

4. *Coarazuphium amazonicus* Pellegrini & Ferreira, 2017 (Figura 2D)
   Localidade Tipo: Brasil: Pará, Parauapebas, Flona de Carajás, Caverna Gruta N5SM2_0102 (6°07'17,52"S, 50°07'52,30"O).
   Distribuição: Brasil: Pará, Caverna N5SM2_0093 (6°07'17,13"S, 50°07'55,95"O); Caverna N5SM2_0089 (6°07'14,69"S, 50°07'43,74"O); Caverna N5SM2_0046 (6°07'54,20"S, 50°08'06,47"O); Caverna N5SM2_0102 (6°07'7,50"S, 50°07'52,33"O); Caverna N5SM2_0057 (6°07'46,73"S, 50°08'05,10"O); Caverna N5SM2_0021 (6°07'58,35"S, 50°07'51,70"O); Caverna N5SM2_0089 (6°07'14,69"S, 50°07'43,74"O); Caverna N5SM2_0037 (6°07'58,63"S, 50°08'04,98"O); Caverna N5SM2_0057

(6°07’46,73”S, 50°08’05,10”O); Caverna N5SM2_0037 (6°07’58,63”S, 50°08’04,98”O); Caverna N5SM2_0078 (6°07’23,09”S, 50°07’48,70”O); Caverna N5SM2_0086 (6°07’16,18”S, 50°07’47,22”O); Caverna N5W_0003 (6°04’52,29”S, 50°08’03,86”O); Caverna N4E_0092 (6°02’23,96”S, 50°09’32,50”O); Caverna N4E_0010 (6°02’21,57”S, 50°09’39,67”O). Referência: (PELLEGRINI; FERREIRA, 2017).

5. *Coarazuphium auleri* Pellegrini & Vieira, 2021
Localidade Tipo: Brasil: Mato Grosso, Nobres, Caverna Lagoa Azul (14°26”48.1”S 56°01’33.2”O).
Distribuição: Conhecido somente para a localidade tipo.

6. *Coarazuphium bambui* Pellegrini & Vieira, 2022
Localidade Tipo: Brasil: Bahia, Feira da Lapa municipality, Gruna Boca da Lapa cave (13°56’46”S, 44°11’12”O).
Distribuição: Conhecido somente para a localidade tipo.
Referência: (PELLEGRINI *et al*., 2022a).

7. *Coarazuphium bezerra* Gnaspini, Vanin & Godoy, 1998
Localidade Tipo: Brasil: Goiás, Caverna Lapa do Bezerra (13°32’51”S, 46°22’35”O).
Distribuição: Conhecido somente para a localidade tipo.

8. *Coarazuphium caatinga* Pellegrini & Ferreira, 2014
Localidade Tipo: Brasil: Bahia, Campo Formoso, Toca do Gonçalo (10°30’41”S, 40°53’39,8”O). Nota: Informação tomada das etiquetas do holótipo.
Distribuição: Brasil: Bahia, Toca de São Tomé Cave (10°36’06”S, 40°55’57”O).
Referência: (PELLEGRINI; FERREIRA, 2014).

9. *Coarazuphium cessaima* Gnaspini, Vanin & Godoy, 1998 (Figura 2E)
Localidade Tipo: Brasil: Bahia, Itaetê, Caverna Lapa do Bode (12°56’04”S, 41°03’55”O).
Distribuição: Brasil: Bahia, Gruta Poço Encantado (12°56’42,36”S, 41°6’18,72”O).
Referências: (GNASPINI *et al.,* 1998; PELLEGRINI *et al.*, 2020b).

10. *Coarazuphium formoso* Pellegrini & Ferreira, 2011
Localidade Tipo: Brasil: Bahia, Campo Formoso, Caverna Barriguda (10°8’28,48”S, 40°51’8,85”O). Nota: Informação tomada das etiquetas do holótipo.
Distribuição: Brasil: Bahia, Toca do Calor de Cima (10°8’26”S, 40°50’55”O).
Referências: (PELLEGRINI; FERREIRA, 2011).

11. *Coarazuphium kayapo* Pellegrini, Ferreira & Vieira *in* PELLEGRINI *et al.*, 2022c
Localidade Tipo: Brasil: Pará, Serra Sul de Carajás, Cave S11B-0177, (6°20’21,4”S, 50°30’21,0”O).
Distribuição: Brasil: Pará, Cave S11D-0111 (6°23’48,1”S, 50°20’27,3”O).
Referência: (PELLEGRINI *et al.*, 2022c).

12. *Coarazuphium lundi* Pellegrini, Ferreira & Vieira *in* PELLEGRINI *et al.*, 2020b (Figura 5: PELLEGRINI *et al*., 2020b)
Localidade Tipo: Brasil: Minas Gerais, Prudente de Morais, Caverna Gruta 06L (19°26’29,0”S, 44°6’26,9”O).
Distribuição: Conhecido somente para a localidade tipo.
Referência: (PELLEGRINI *et al.*, 2020b).

13. *Coarazuphium pains* Álvares & Ferreira, 2002 (Figura 2F)
Localidade Tipo: Brasil: Minas Gerais, Pains, Caverna Gruta Tabocas III (20°22'54"S, 45°44'34"O).
Distribuição: Brasil: Minas Gerais, Gruta Água Limpa III (20°27'4,60"S, 45°39'13,55"O), Gruta Zé Serafim I (20°24'48,64"S, 45°37'37,91"O), Caverna S1- CRH-121 (20°19'43,34"S, 45°34'40,67"O).
Referências: (ÁLVARES; FERREIRA, 2002; PELLEGRINI *et al.* 2020b).

14. *Coarazuphium ricardoi* Benà & Vanin, 2014 (Figura 2G)
Localidade Tipo: Brasil: Paraná, Doutor Ulysses, Caverna Gruta do Varzeão (24°37'49"S, 49°29'58"O).
Distribuição: Conhecido somente para a localidade tipo.

15. *Coarazuphium spinifemur* Pellegrini & Ferreira, 2017
Localidade Tipo: Brasil: Pará, Parauapebas, Flona de Carajás, Caverna SL_0074 (5°57'58,04"S, 49°37'55,95"O).
Distribuição: Conhecido somente para a localidade tipo.

16. *Coarazuphium tapiaguassu* Pellegrini & Ferreira, 2011
Localidade Tipo: Brasil: Pará, Parauapebas, Flona de Carajás, Caverna Gruta SL_0030 (49°38'36,12" S, 5°58'19,11"O).
Nota: Informação tomada das etiquetas do holótipo.
Distribuição: Brasil: Pará, Caverna SL_0031 (5°58'20,30"S, 49°38'36,70"O); Caverna SL_0035 (5°58'32,75"S, 49°38'16,84"O).
Referência: (PELLEGRINI; FERREIRA, 2011b).

17. *Coarazuphium tessai* (Godoy & Vanin, 1990)
LLocalidade Tipo: Brasil: Bahia, Santana, Caverna Gruta do Padre (13°13'07"S, 44°03'53"O).
Distribuição: Conhecido somente para a localidade tipo.

18. *Coarazuphium xikrin* Pellegrini, Ferreira & Vieira *in* PELLEGRINI *et al.*, 2022c
Localidade Tipo: Brasil: Pará, Serra dos Carajás, Cave N1N8/N1-0020 Flona Carajás, (6°01'57,7"S 50°16'18,6"O).
Distribuição: Brasil: Pará, Cave N1N8/N1-0022 (6°01'57"S, 50°16'18,6"O); Cave N1N8/N1-0008 (6°02'19,9"S, 50°16'13,1"O); Cave N1N8/N1-0073 (6°01'13,5"S, 50°17'17,4"O); Cave N1N8/N1-0037 (6°01'49,9"S, 50°16'27,7"O); Cave N1N8/N1-0016 (6°01'09,7"S, 50°16'40,9"O); Cave N1N8/N1-0168 (6°01'16,3"S, 50°18'05,1"O); Cave N1N8/N1-0240 (6°01'18,5"S, 50°16'26,1"O); Cave N1N8/N1-0101 (6°01'08,7"S, 50°16'46,2"O); Cave N1N8/N1-0037 (6°01'49,9"S, 50°16'27,7"O).
Referência: (PELLEGRINI *et al.*, 2022c).

19. *Coarazuphium xingu* Pellegrini, Ferreira & Vieira *in* PELLEGRINI *et al.*, 2022c
Localidade Tipo: Brasil: Pará, São Félix do Xingu, Cave SFX-0057, (6°24'06,2"S, 51°54'08,1"O).
Distribuição: Conhecido somente para a localidade tipo.
Referência: (PELLEGRINI *et al.*, 2022c).

Família **Dytiscidae** (1 gênero, 1 espécie)
Copelatus Erichson, 1832
20. *Copelatus cessaima* Caetano, Benà & Vanin, 2013 (Figura 2H)
Localidade Tipo: Brasil: Pará, Parauapebas, Floresta Nacional de Carajás, Gruta N4WS_0013 (6°4'21,79"S, 50°11'29,90"O).
Distribuição: Brasil: Pará, Gruta N4E_0022 (6°2'2,10"S, 50°10'3,74"O), Gruta N4E_0010, (6°2'20,16"S, 50°9'38,28"O).
Referência: (CAETANO *et al.*, 2013).

Família **Staphylinidae** (3 gêneros, 4 espécies)
Metopiellus Raffray, 1908
21. *Metopiellus painensis* Asenjo, Ferreira & Zampaulo, 2017 (Figura 2I)
Localidade Tipo: Brasil: Minas Gerias, Pains, Loca dos Negros (20º26'7"S, 45º39'34"O).
Distribuição: Brasil: Minas Gerias, Grutas das Cerâmicas (20º24'16"S, 45º35'52"O). Referência: Asenjo *et al.* (2017).

Metopioxys Reitter, 1885
22. *Metopioxys carajas* Asenjo *in* (ASENJO *et al.*, 2019a) (Figura 2J)
Localidade Tipo: Brasil: Pará, FLONA Carajás, Gruta N4E_0010 (6°2'21"S, 50°9'39"O).
Distribuição: Brasil: Pará, Gruta N5S_0020 (6°5'16"S, 50°7'37"O), Gruta N5S_0010 (6°6'20"S, 50°7'53"O), Gruta N5S_0085 (6°5'13"S, 50°7'36"O), N4E_0021 (6°2'3"S, 50°9'37"O).
Referência: (ASENJO *et al.*, 2019a).

Oxarthrius Reitter, 1883
23. *Oxarthrius aurora* Asenjo *in* Asenjo, Zampaulo & Ferreira, 2018 (Figura 2K)
Localidade Tipo: Brasil: Tocantins, Gruta Lage I (12°37'22,58"S, 46°26'6,05"O).
Distribuição: Brasil: Tocantins, Gruta das Rãs (12°41'19"S, 46°24'34"O).
Referência: (ASENJO *et al.*, 2018).

24. *Oxarthrius inexpectatus* Asenjo *in* Asenjo, Zampaulo & Ferreira, 2018 (Figura 2L)
Localidade Tipo: Brasil: Minas Gerais, Cave RM_0033 (20°02'05"S, 43°59'40"O).
Distribuição: Conhecido somente para a localidade tipo.
Referência: (ASENJO *et al.*, 2018).

Chave de identificação

As chaves de identificação aqui apresentadas são somente para indivíduos adultos das espécies de besouros troglóbios já descritos para cavernas do Brasil. Destaca-se que praticamente não há informações sobre os estágios larvais das espécies troglóbias. Recomenda-se que, caso as espécies sejam identificadas em locais diferentes da distribuição geográfica descrita na Tabela 1, elas sejam encaminhadas para coleções de referência no grupo, já que muitas delas são carentes de dados e estas informações são importantes para a definição de estratégias de conservação do patrimônio espeleológico brasileiro. Na sequência, disponibilizamos um mapa com informações sobre a diversidade e distribuição de besouros troglóbios do Brasil (Figura 3).

CARABIDAE

São conhecidos popularmente por vários nomes, como por exemplo, besouro-bombardeiro e besouro-tigre. A família apresenta variação considerável de tamanho, forma e cor. Esta família é a mais diversa que ocorre no ambiente subterrâneo, sendo a tribo Trechini morfologicamente mais modificada em adaptações às cavernas (FAILLE, 2019). No Brasil, o gênero *Coarazuphium* é o grupo que possui as adaptações morfológicas mais evidentes (GNASPINI; TRAJANO, 1994).

Diagnose

Apresentam o corpo com forma alongada, com coloração de marrom escuro a castanho claro, sendo algumas tribos possuem exemplares bem coloridos, podendo apresentar iridescência. Tamanho entre 3,38 e 5,91 mm de comprimento e antenas filiformes. Apesar de não haver trabalhos de descrição dos ínstares larvais das espécies troglóbias, a família como um todo tem larvas campodeiformes, com pernas bem desenvolvidas e mandíbulas proeminentes.

Habitat

As espécies troglóbias descritas foram coletadas sempre em regiões afóticas de cavernas. Ainda não se conhece nada sobre seus hábitos alimentares, salvo um registro fotográfico de *Coarazuphium formoso* se alimentando de fungos associados a *pellets* de guano de morcegos (Figura 1A) (PELLEGRINI; FERREIRA, 2011a).

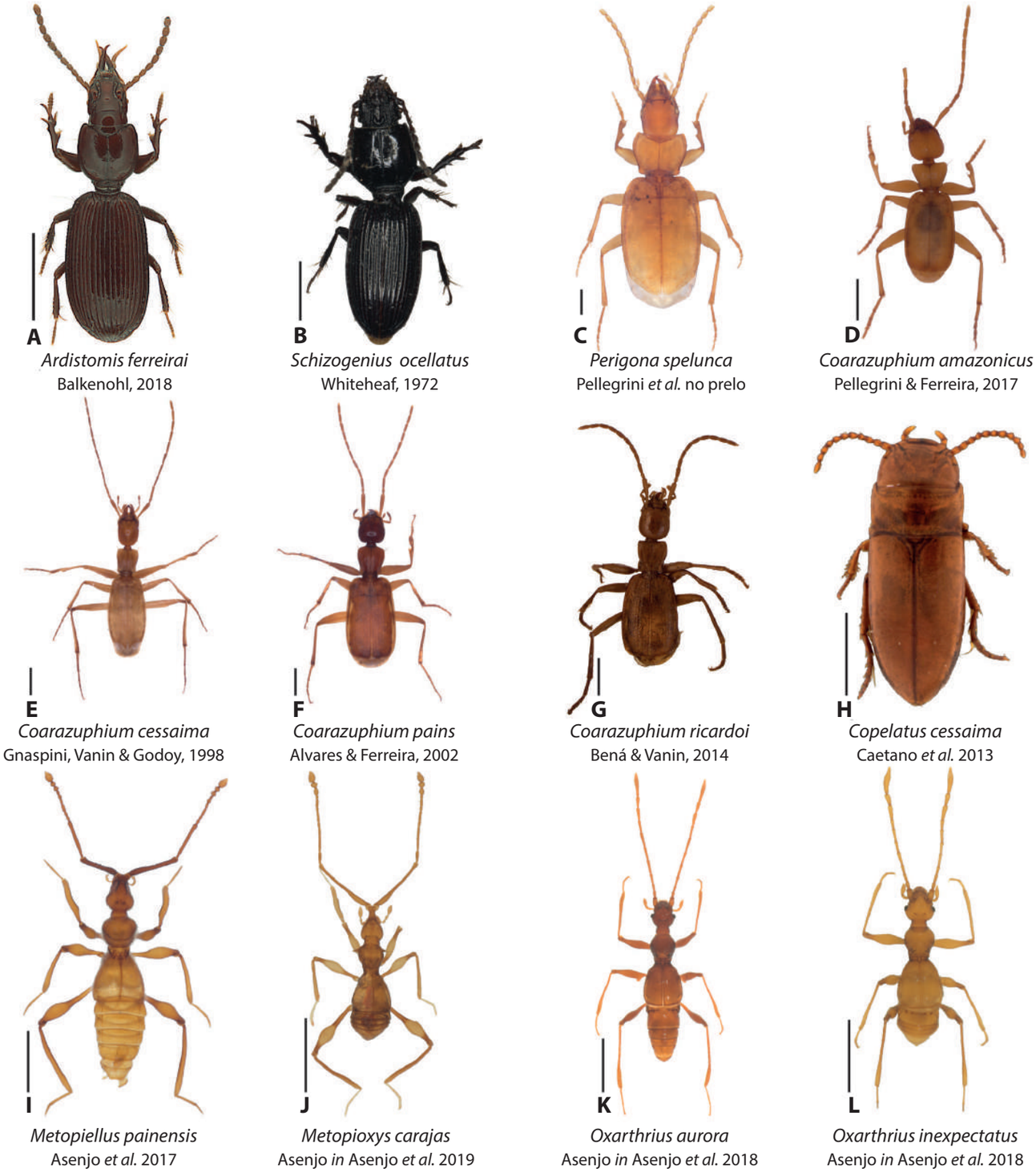


Figura 2. A-L, Imagem dorsal de habitus. **A)** Modificado de Balkenohl *et al*., 2018; **B)** Imagem de T.G. Pellegrini; **C)** Imagem de T.G. Pellegrini; **D)** Modificado de Pellegrini & Ferreira, 2014; **E)** Modificado de Pellegrini *et al*., 2020b; **F)** Modificado de Pellegrini *et al*., 2020b; **G)** Modificado Benà & Vanin, 2014; **H)** Modificado de Caetano *et al*., 2019; **I)** Modificado dificado de Asenjo *et al*., 2017; **J)** Modificado de Asenjo *et al*., 2019; **K)** Modificado de Asenjo *et al*., 2018; **L)** Modificado de Asenjo *et al*., 2018. Escalas: 1 milímetro.

CARABIDAE

1. Corpo fracamente pedunculado, escutelo se estendendo além do pedúnculo separando a base dos élitros (Figuras 2C-G); inserção antenal em vista dorsal visível **2**

- Corpo distintamente pedunculado, escutelo inteiramente contido no pedúnculo (Figuras 2A-B); inserção antenal em vista dorsal não visível **18**

2(1). Escapo antenal longo, mais longo que o segundo e terceiro segmentos juntos (Figura 2F) **3**

- Escapo antenal mais curto que o segundo e terceiro juntos, oitava estria dos élitros impressa e expandida obliquamente até quase o ângulo apical (Figura 2C); metatrocanter longo, quase a metade do comprimento do metafemur ..... ***Perigona (Neoperigona) spelunca*** (Figura 2C)

3. Élitros com as margens apicais truncadas, não sinuosas (Figura 2A: PELLEGRINI; FERREIRA, 2011a) **4**

- Élitros com as margens apicais sinuosas (Figura 1: GODOY; VANIN, 1990) ou com uma ligeira sinuosidade (Figura 5: PELLEGRINI *et al*., 2020b) **10**

4(3). Cabeça com dois pares de setas, uma anterior supraorbital (asos) e uma seta pós-ocular (pos) (Figura 5: PELLEGRINI; FERREIRA, 2017) **5**

- Porção dorsal da cabeça com três ou mais pares de setas; raramente dois pares. Se são somente dois pares, não tem a seta pós-ocular (pos) **7**

5(4). Metafemur com um espinho localizado na porção mediana em sua face ventral (Figura 4: PELLEGRINI; FERREIRA, 2017); antenas curtas, cerca de 0,68 vezes o comprimento total do corpo ..... ***Coarazuphium spinifemur***

- Metafemur sem um espinho em sua face ventral; antenas longas, chegando à inserção do metafemur **6**

6(5). Aedeagus muito alongado e estreito, cerca de 2.89 vezes o paramere esquerdo (Figuras 2D-F: PELLEGRINI; FERREIRA, 2011b) ..... ***Coarazuphium tapiaguassu***

- Aedeagus menor, cerca de 2,60 vezes o comprimento do paramere esquerdo (Figuras 6C-E: PELLEGRINI; FERREIRA, 2017) ..... ***Coarazuphium amazonicum*** (Figura 2D)

7(4). Porção dorsal da cabeça com dois pares de setas, uma seta supra-obital anterior (asos) e uma seta supra-orbital posterior (psos) (Figura 5: BENÁ; VANIN, 2014) ..... ***Coarazuphium ricardoi*** (Figura 2G)

- Porção dorsal da cabeça com três ou mais pares de setas, com ao menor um par de setas supra-orbitais anteriores (asos), uma seta pós-ocular (pos) e uma seta supra-orbital posterior (psos) **8**

8. Porção dorsal da cabeça com três pares de setas (as três mencionadas no passo 5) ..... ***Coarazuphium auleri***

- Porção dorsal da cabeça com três ou mais pares de setas: com ao menos um par de setas anteriores supraorbitais, um par de setas posoculares e um par de setas posteriores supraorbitais **9**

9 - Porção dorsal da cabeça quatro inserções de setas. Além das setas asos, pos e psos, a cabeça possui um par de setas supernumerárias (psus), localizadas mais anterior e lateralmente à seta supra-orbital posterior (psos) (Fig. 22: PELLEGRINI *et al.*, 2020b) ..... ***Coarazuphium pains*** (Figura 2F)

- Além das setas asos, pos, psos e psus, porção dorsal da cabeça possui um par de setas occipitais localizadas mais posterior/medialmente do que as setas supernumerárias (psus) (Figura 8: Pellegrini *et al*. 2022c) ..... ***Coarazuphium xikrin***

10(3). Porção dorsal da cabeça com ao menos dois pares de setas, estão sempre presentes a seta supra-orbital anterior (asos) e a seta pós-ocular (pos) **11**

- Porção dorsal da cabeça com quatro a cinco pares de setas, estão sempre presentes um par de setas supra-orbital anterior (asos), um par de setas pós-ocular (pos), um par de setas supra-orbital posterior (psos) e um par de setas occipitais (ocs) ... **14**

11(10). Porção dorsal da cabeça com apenas dois pares de setas, um par anterior spraorbital e um par posocular (Figura 29: PELLEGRINI *et al*., 2022c) ..... ***Coarazuphium xingu***

- Porção dorsal da cabeça com três pares de setas **12**

12(10). Forma geral do corpo alongada (Figura 33: PELLEGRINI *et al*. 2020b), largura máxima dos élitros próxima à metade. Cabeça alongada, razão entre largura e comprimento de 0,6. Sinuosidade apical dos élitros com bordas internas afiladas (Figura 33: PELLEGRINI *et al*., 2020b). Genitália masculina: paramere direito stiliforme (Figura 10: GNASPINI *et al*., 1998), tão longo quanto o paramere esquerdo ..... ***Coarazuphium cessaima*** (Figura 2E)

- Cabeça subquadrangular, razão entre largura e comprimento da cabeça de cerca de 0,95 ..... **13**

13(12)- Paramero esquerdo da genitália masculina stiliforme (Figura 2: GODOY; VANIN, 1990) ..... ***Coarazuphium tessai***

- Paramero esquerdo da genitália masculina globoso (Figura 11: PELLEGRINI *et al*., 2022a) ..... ***Coarazuphium bambui***

14(10). Porção dorsal da cabeça com dois pares de setas occipitais (ocs) (Figura 2B: PELLEGRINI; FERREIRA, 2014) **15**

- Porção dorsal da cabeça com um par de setas occipitais (ocs) **17**

15(14). Cabeça apresentando uma pubescência (Figura 18: PELLEGRINI *et al*., 2022c), possuindo ainda uma seta de tamanho médio anterior-lateral às setas supernumerárias (psus) ..... ***Coarazuphium kayapo***

- Cabeça em vista dorsal glabra, exceto pelas setas fixas **16**

16(15). Élitros com ligeira sinuosidade apical (Figura 12A & C: PELLEGRINI; FERREIRA, 2014) ..... ***Coarazuphium formoso***

- Élitros com sinuosidade apical mais pronunciada, aspecto da porção dorsal/posterior da cabeça com duas protuberâncias (Figuras 12B & D: PELLEGRINI; FERREIRA, 2014) ..... ***Coarazuphium caatinga***

17(14). Porção dorsal da cabeça com um par de setas supernumerárias posteriores (psus) (Figura 6: PELLEGRINI *et al*., 2020b) ... . ***Coarazuphium lundi***

- Porção dorsal da cabeça sem um par de setas supernumerárias posteriores (psus) ..... ***Coarazuphium bezerra***

18(1). Fronte sem carenas longitudinais; mandíbulas alongadas (Figura 2: BALKENOHL *et al*., 2018); distribuição geográfica Pará ..... ***Ardistomis ferreirai*** (Figura 2A)

- Fronte com quatro ou cinco pares de carenas longitudinais; distribuição geográfica - Estado de São Paulo .... ***Schizogenius ocellatus*** (Figura 2B)

Diversidade

No Brasil existem 1.812 espécies de Carabidae (ANICHTCHENKO *et al.,* 2021). Destas, 15 espécies foram descritas como troglóbias.

DYTISCIDAE

Constitui uma das famílias mais importantes de besouros aquáticos, com seus corpos muito bem adaptados para nadar (hidrodinâmicos) e com as pernas posteriores aplanadas acompanhadas de longas setas. A família está presente em todas as regiões do mundo, mas no Brasil ainda representa um grupo pouco estudado e, mais ainda para os ambientes aquáticos subterrâneos.

Diagnose

Apresentam o corpo oval e achatado dorso-ventralmente com coloração castanho claro, comprimento em torno de 3,90mm e antenas filiformes. As pernas posteriores são achatadas e adaptadas para nadar em diversos graus e tarsos com cinco segmentos (5-5-5) com uma ou duas unhas. Apesar de não haver trabalhos de descrição dos ínstares larvais de espécies troglóbias (FERREIRA; COSTA, 2017), na família, em geral, as larvas possuem pernas com cerdas bem desenvolvidas que auxiliam na natação e mandíbulas acentuadas e falcadas.

DYTISCIDAE

1. Escutelo visível com os élitros fechados (Figura 2H); linhas metacoxais fortemente aproximadas medialmente (Figuras 2,4: Caetano *et al*., 2013); unhas metatarsais com comprimento similar em ambos os sexos. Olhos compostos ausentes; mento e gula fusionados (Figuras 2,4: CAETANO *et al*., 2013) ..... ***Copelatus cessaima*** (Figura 2H)

Habitat

Nesta família, tanto as larvas como os adultos são predadores generalistas em ambientes aquáticos e estão presentes em todos os corpos de água doce continentais (rios, lagos, lagoas, etc.). Espécies da família foram coletadas em regiões de elevadas altitudes, assim como também em corpos d'água dentro de cavernas.

Diversidade

A família Dytiscidae está representada por 322 espécies no Brasil (ASENJO, 2022, dados não publicados), sendo descrita como troglóbia apenas uma espécie *Copelatus cessaima* da região de Carajás, estado do Pará (CAETANO *et al*., 2013).

STAPHYLINIDAE

Esta é uma das famílias mais diversas de Coleoptera do mundo. Apresenta uma grande variedade de cores e formas e a grande maioria das espécies são alongadas com élitro curto expondo parte do abdômen. Algumas espécies são popularmente conhecidas como "potós" e podem causar acidentes de importância média provocando lesões em humanos que, porventura, entrem em contato com eles.

Diagnose

Até o momento, todas as espécies troglóbias de Staphylinidae conhecidas para o Brasil pertencem à subfamília Pselaphinae, apesar de outras subfamílias ocorrerem em cavernas (p. ex. Scydemaninae e Osoriinae). Os Pselaphinae possuem tamanho entre 1,92 e 3,25 mm de comprimento; cabeça, pronoto e élitros com fóveas profundas, élitros curtos, tarsos com três segmentos (3-3-3) com uma unha. Apesar de não haver trabalhos de descrição dos ínstares larvais das espécies troglóbias ((FERREIRA; COSTA, 2017), na família, em geral, as larvas são predadoras ativas, do tipo campodeiformes, com pernas bem desenvolvidas e urogonfos articulados presentes no final do abdômen.

Habitat

As espécies troglóbias descritas da família foram coletadas na região afótica em cavernas na região de Carajás, no Pará (*Metopioxys carajas*), em Tocantins (*Oxarthrius aurora*), na região afótica de cavernas da região de Pains, em Minas Gerais (*Metopiellus painensis*) e em cavernas ferríferas e carbonáticas do Centro-Norte de Minas Gerais (*Oxarthrius inexpectatus*). Ainda não se conhece nada sobre os hábitos alimentares das espécies cavernícolas descritas.

Diversidade

A família Staphylinidae apresenta no Brasil 2.829 espécies/subespécies descritas (ASENJO *et al*., 2019b). Destas espécies, quatro foram descritas como troglóbias, sendo uma de Tocantins, uma do Pará e duas de Minas Geais.

Métodos de coleta, curadoria e conservação

O avanço atual no conhecimento das espécies troglóbias de besouros é resultado de esforços na formação de pessoal

STAPHYLINIDAE

1. Primeiro antenômero curto, representando menos de um quarto do comprimento total da antena (Figuras 2K-L); olhos compostos reduzidos, porém com mais de um omatídeo.....**2**

- Primeiro antenômero muito longo, representando quase a metade do comprimento da antena (Figuras 2I-J); olhos compostos de um omatídeo ou ausentes.....**3**

2(1). Machos com a metade basal da margem posterior do mesofêmur com espinho truncado (Figura 16: ASENJO *et al*., 2018) ..... ***Oxarthrius aurora*** (Figura 2K)

- Machos com a metade basal da margem posterior do mesofêmur com espinho longo não truncado (Figura 5: ASENJO *et al*., 2018)..... ***Oxarthrius inexpectatus*** (Figura 2L)

3(1). Região lateral do pronoto sem espinho longo (Figuras 3-4: ASENJO *et al*., 2017); olhos praticamente ausentes (um omatídeo) (Figura 3: ASENJO *et al*., 2017); segundo antenômero (pedicelo) longo, com aproximadamente metade do comprimento do primeiro antenômero (escapo) (Figura 5: ASENJO *et al*., 2017)..... ***Metopiellus painensis*** (Figura 2I)

- Região lateral do pronoto com espinho longo (Figura 5: ASENJO *et al*., 2019a); olhos ausentes (Figura 3: ASENJO *et al*., 2019a); segundo antenômero (pedicelo) curto, com menos de um quarto do comprimento do primeiro antenômero (escapo) (Figura 4: ASENJO *et al*., 2019a) ..... ***Metopioxys carajas*** (Figura 2J)

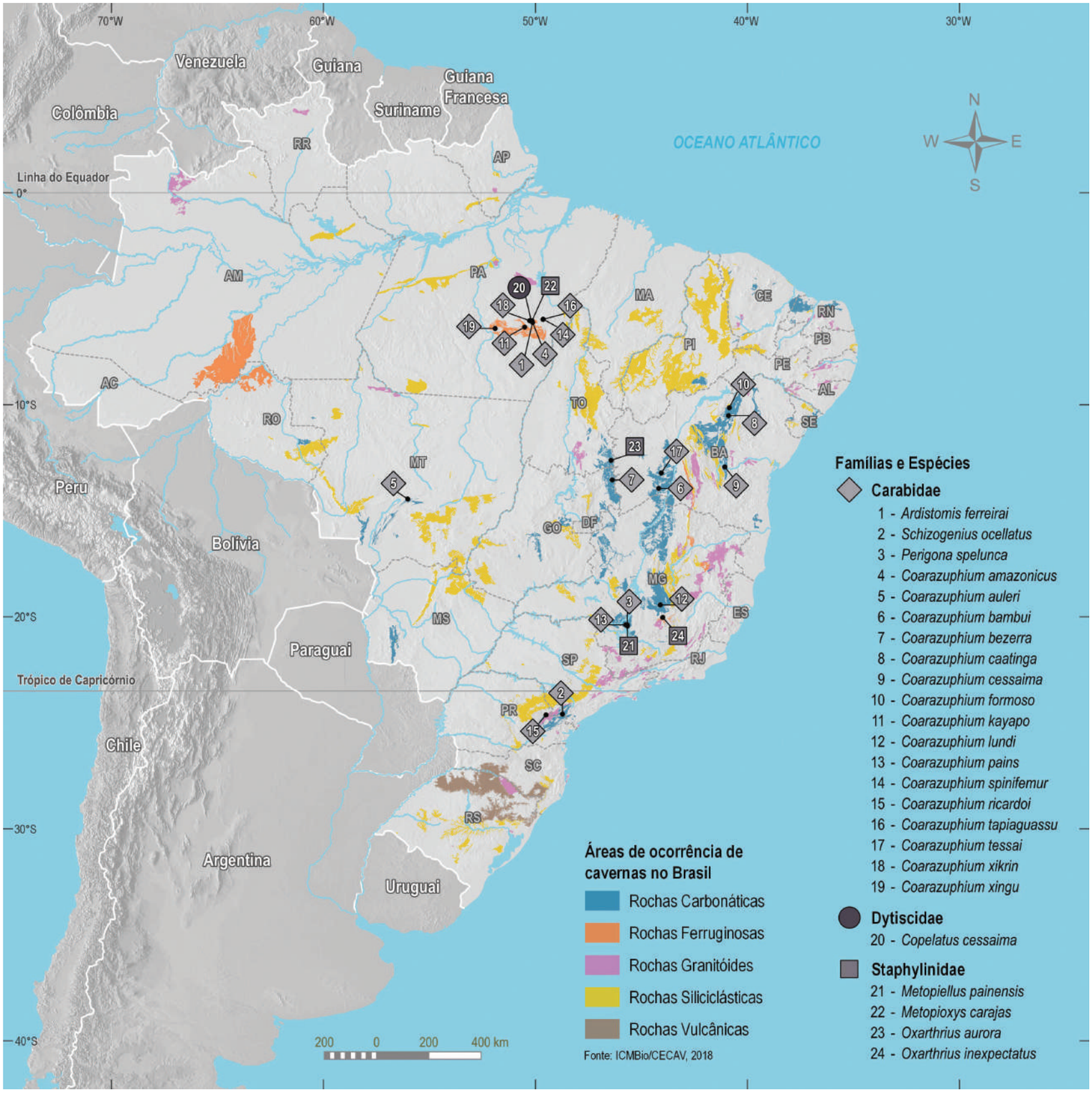


Figura 3. Mapa com a localidade-tipo das espécies de besouros troglóbios descritos para o Brasil.

e investimento público e privado para a coleta e descrição de novas espécies. A manutenção de coleções biológicas no Brasil que possuam infraestrutura para a conservação de material tipo também é um desafio constante, mas que tem sido mediado. A curadoria das coleções necessita de investimentos em pessoal e infraestrutura a longo prazo, para que os exemplares depositados estejam íntegros com o passar das décadas. Portanto, o conhecimento sobre a diversidade biológica e a manutenção de coleções somente são concretizados com pesquisa e financiamento contínuos, o que é especialmente crítico quando se trata de espécies raras, como a maioria das espécies troglóbias. A escolha da instituição depositária dos exemplares troglóbios deve ser cuidadosa, para que estes recebam a curadoria adequada e que seja uma coleção de referência de livre acesso aos pesquisadores sempre que necessário. Os besouros troglóbios brasileiros até hoje descritos estão depositados em coleções de referência no Brasil e no mundo, as quais permitirão que estes exemplares contribuam para o conhecimento acerca do habitat subterrâneo.

COLETA

Proporcionalmente à diversidade de besouros são os métodos de coleta utilizados no grupo (IANNUZZI *et al.*, 2021). No entanto, os dispositivos aplicados no ambiente de superfície para coleta de besouros não são, necessariamente, os mais recomendados para o ambiente cavernícola (WEINSTEIN; SLANEY, 1995). Besouros troglóbios são, em sua maioria, raros. Muitos possuem distribuição conhecida para apenas uma caverna com pequenas populações. Essas características tornam o emprego de métodos passivos de coleta (i.e. armadilhas do tipo "queda") perigosos, podendo haver uma superamostragem de indivíduos, o que pode resultar em reduções drásticas nas populações (HUNT; MILLAR, 2001). Com isso, o emprego de métodos padronizados para a coleta de besouros cavernícolas, principalmente em se tratando de estudos ecológicos, se torna um desafio (IANNUZZI *et al*., 2021).

AMBIENTE CAVERNÍCOLA TERRESTRE

Métodos de captura ativa de besouros no ambiente terrestre são os mais amplamente utilizados nas cavernas brasileiras (*e.g.*, FERNANDES *et al.*, 2016; PELLEGRINI; FERREIRA, 2012b; SOUZA SILVA *et al.,* 2011; TRAJANO; GNASPINI-NETO, 1990; ZEPON; BICHUETTE, 2017). Dentre eles, o mais comumente empregado é a busca ativa visual que consiste na procura pelos besouros em biótopos preferenciais, tais como sob troncos e rochas, em acúmulos de serrapilheira e guano e em locais úmidos na caverna (SNYDER *et al*., 2006). Uma vez encontrados, os organismos são capturados manualmente com o auxílio de pinças, pincéis ou aspiradores entomológicos. A fim de se obter a padronização do método de coleta para estudos ecológicos, duas variações desse método correspondem à coleta por esforço padronizado por tempo e por área delimitada em quadrantes. O método de tempo consiste na padronização do esforço amostral por meio do tempo/área de coleta (OLIVEIRA, 2014; WYNNE *et al*., 2018). O método dos quadrantes vem sendo mais amplamente empregado em estudos ecológicos e em estudos de monitoramento de fauna (BICHUETTE *et al.,* 2015; PELLEGRINI; FERREIRA, 2012b; SHARRATT *et al.,* 2000; TOBIN *et al*., 2013; ZEPON; BICHUETTE, 2017). Para tanto, quadrados ou retângulos de área padronizada são delimitados em diferentes locais da caverna e, nestas áreas delimitadas, é realizada uma busca minuciosa pelos invertebrados (SHARRATT *et al*., 2000). O emprego da técnica dos quadrantes pode resultar em uma maior riqueza de besouros quando comparada à técnica de busca ativa por toda a caverna (BICHUETTE *et al*., 2015). Em grandes salões, ou locais que oferecem muitos abrigos aos invertebrados, onde a busca ativa é mais difícil, uma opção é o uso de iscas como queijo ou pedaços de fígado (FAILLE *et al*., 2014; HUNT; MILLAR, 2001). As iscas atraem outros invertebrados cavernícolas que acabam por atrair seus predadores, especialmente os besouros da família Carabidae. Uma vez atraídos, eles podem ser capturados manualmente (FAILLE *et al*., 2014). Vale ressaltar que o uso de iscas sempre deve ser feito com cautela e distante de regiões de entrada, a fim de evitar que espécies epígeas sejam atraídas, coletadas e atribuídas ao ambiente cavernícola (CASTRO SOUZA *et al.*, 2019). O uso desses métodos de coleta ativa, em que se tem o controle do número de indivíduos coletados, reduz as chances de superamostragem de invertebrados (PAQUIN; PROVOST, 2010).

Dadas as dificuldades de amostragem impostas pelo ambiente cavernícola aliadas ao fato de a maioria dos besouros considerados estritamente subterrâneos no Brasil serem da família Carabidae, o uso de armadilhas do tipo "queda" (e.i. *pitfall*) parece uma boa alternativa. Os *pitfall* consistem em potes que permanecem enterrados no solo por cerca de cinco dias, tornando estas armadilhas eficientes em amostrar artrópodes de vida móvel no solo como os besouros (BROWN; MATTHEWS, 2016). No entanto, como já mencionado, seu uso deve ser evitado em ambientes cavernícolas pelo risco de superamostragem de espécies troglóbias (HUNT; MILLAR, 2001; KOZEL *et al.*, 2017). Ainda que extratores de *Winkler* e funis de *Berlese-Tullgren* não sejam métodos consagrados em cavernas (BICHUETTE *et al*., 2015), são uma boa alternativa quando se tem acúmulos de

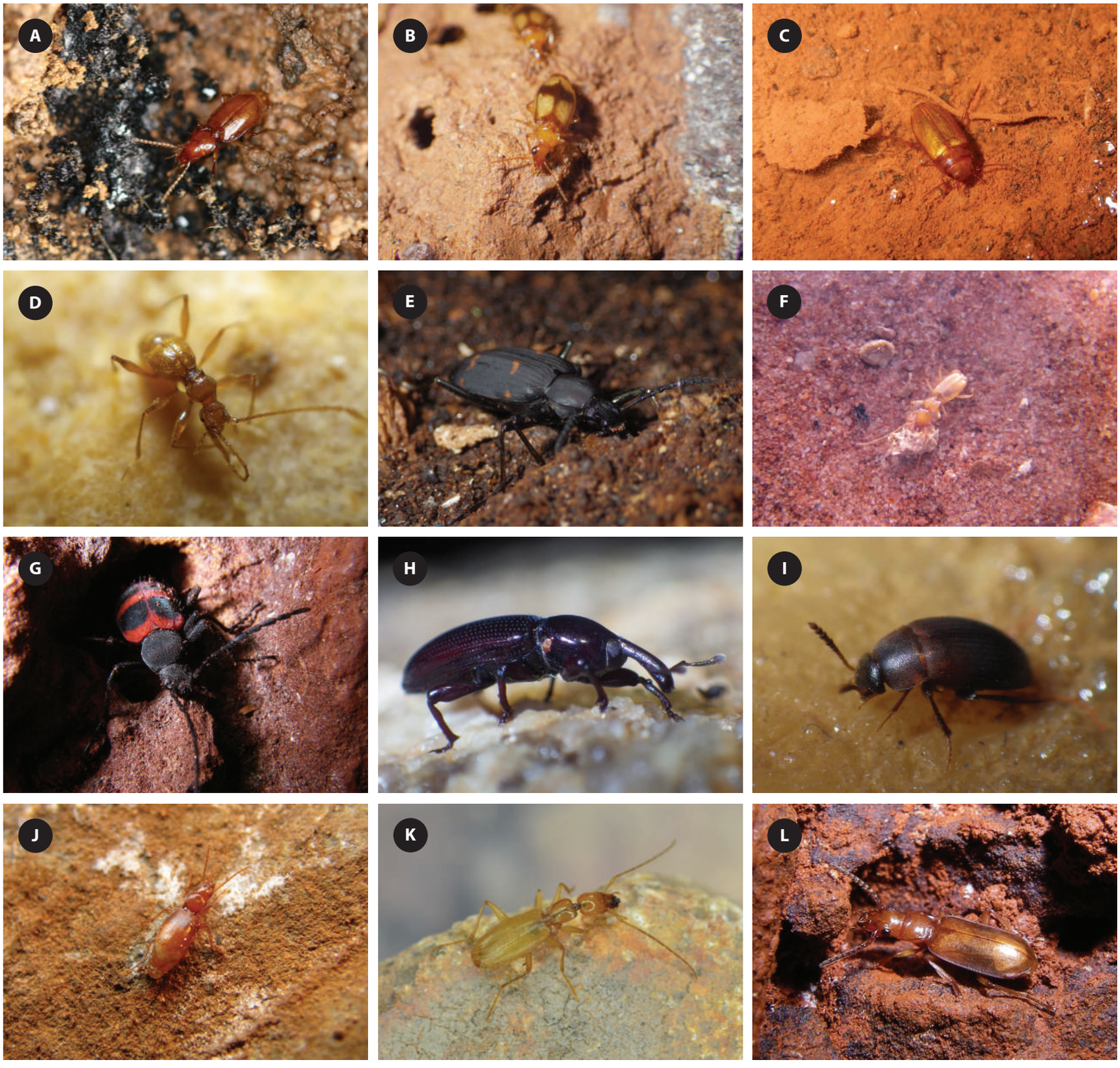


Figura 4. A-L, Exemplares de famílias de besouros frequentemente encontrados em cavernas do Brasil. **A)** *Perigona spelunca* (Carabidae); **B)** *Nemotarsus* sp. (Carabidae); **C)** Dytiscidae; **D)** *Oxarthrius* sp. (Staphylinidae); **E)** Tenebrionidae; **F)** *Coarazuphium formoso* (Carabidae); **G)** Tenebrionidae; **H)** Curculionidae; **I)** Subfamília Cholevinae (Leiodidae); **J)** *Perigona spelunca* (Carabidae); **K)** *Coarazuphium cessaima* (Carabidae); **L)** Tribo Ozaenini (Carabidae). Fotos: A, J, F (Rodrigo L. Ferreira); B, D, E, F, H, I (Lucas M. Rabelo); C, G, L (Robson de A. Zampaulo); K (Leonardo S. Carvalho).

matéria orgânica, como serrapilheira (OLIVEIRA, 2014) e guano (PELLEGRINI; FERREIRA, 2013). Os extratores são eficientes em amostrar besouros corredores e de tamanho corporal reduzido (*e.g.* alguns Staphylinidae, Ptiliidae e Bembidiini). Em ambos os métodos, parte do substrato é alocado nos extratores de *Winkler* ou nos funis de *Berlese-Tullgren*. Essa característica dos extratores faz com que seja possível restringir a área amostrada, evitando a superamostragem de indivíduos sensíveis e com baixas densidades populacionais.

MEIO SUBTERRÂNEO SUPERFICIAL (MSS)

O acesso aos organismos que habitam esses espaços do MSS pode ser realizado pelo uso de pás para cavar o solo e buscar ativamente os besouros com o auxílio de pinças, pincéis e sugadores. Pode ainda ser passivo onde, após a remoção do solo, parte do substrato é colocada em um recipiente com água para flotação. Assim, os organismos flutuam até a superfície da água e são capturados. Ou, ainda, o substrato pode ser disposto em um sifter, onde os organismos se soltam da rocha e são direcionados a um recipiente de coleta. Existem também dispositivos projetados especificamente para o MSS: são os chamados "*Subterranean sampling devices*" (SSDs). Estes dispositivos são formados por canos de PVC com múltiplas perfurações em suas laterais para a fauna acessar o interior da armadilha onde há potes, iscados ou não, dispostos em camadas com um líquido de preservação (ORTUNÕ *et al*., 2019). O cano de PVC é enterrado no solo e as perfurações correspondem às múltiplas camadas do MSS. Na superfície, o cano de PVC é tampado, para evitar contaminação externa e também para possibilitar que as amostras sejam retiradas ao longo do tempo sem a necessidade de cavar e causar um novo distúrbio a cada amostragem (LOPÉZ; OROMÍ, 2010; MAMMOLA *et al.,* 2016; PIPAN *et al*., 2010).

EPICARSTE

A amostragem do epicarste se dá de forma indireta (PIPAN *et al*., 2018). O método de coleta mais convencional consiste em amostrar pontos de gotejamentos no teto da caverna. Nestes pontos são dispostos funis que direcionam a água para o recipiente de coleta. O recipiente é um dispositivo de metal ou de plástico, com aberturas nas laterais, cobertas por uma malha que permita a passagem da água sem que os organismos sejam capazes de escapar (Figura 1 em CULVER *et al*., 2019).

Um segundo método de coleta, ainda mais indireto, se dá através de pequenas poças formadas na caverna, provenientes dos gotejamentos do teto. A fauna é acessada com o auxílio de redes de zooplâncton ou por meio de uma bomba, em casos em que a poça contenha um volume pequeno de água ou que possua muitas fissuras e espeleotemas (Figura 2 em CULVER *et al*., 2019). A água é então vertida para um recipiente, onde é filtrada e os organismos coletados. Este método é mais simples e imediato, porém perde eficiência de coleta de estigobiontes (PIPAN *et al*., 2010). Vale ressaltar que em ambos os métodos a água deve ser agitada vigorosamente para que os indivíduos associados ao substrato se desprendam permitindo, assim, a sua coleta.

AMBIENTE AQUÁTICO SUBTERRÂNEO

O método mais comumente empregado em pequenas poças (i.e, poças de travertino) se dá pela busca ativa visual com o auxílio de sugadores (pipetas), método eficiente na coleta de besouros pequenos e de rápida natação (HUNT; MILLAR, 2001). Para acúmulos maiores de água, como lagos ou quando o lencol freático encontra-se acessível no ambiente cavernícola, métodos de coleta passiva se mostram mais eficientes. O uso de covos plásticos (que podem ser facilmente confeccionados com garrafas pet contendo iscas atrativas) é uma boa opção em se tratando de reservatórios grandes e que muitas vezes são de difícil acesso. Este tipo de armadilha deve permanecer no ambiente por pelo menos 24 horas. Em ambientes lóticos, métodos mais amplamente utilizados no meio epígeo mostram-se eficientes também em cavernas. Estudos ecológicos têm empregado métodos de coleta passiva que permitem a padronização da área amostral como o uso de redes de *surber* em que são comumente capturadas espécies de Dytiscidae, Elmidae, Gyrinidae, Hydrophilidae e Scirtidae (MARTINS; FERREIRA, 2020; PELLEGRINI *et al.,* 2018; PELLEGRINI *et al*., 2020a). O emprego de redes de mão também pode ser uma boa opção de busca ativa de fácil transporte, podendo ser empregada em ambientes lóticos e lênticos.

PRESERVAÇÃO

A preservação do material coletado deve ser feita, prioritariamente, em via líquida. O etanol a 70% normalmente é o mais utilizado, já que nessa concentração há um balanço entre a conservação do espécime e a perda de água do material por pressão osmótica (ALMEIDA *et al*., 1998). Quando o número de exemplares coletados for maior, recomenda-se que parte da série seja alocada em álcool absoluto para estudos moleculares.

Quando forem coletados imaturos, o ideal é que sejam sacrificados em água quente por 1 a 5 minutos e depois transferidos

para etanol 70% ou solução de Kahle, para evitar possíveis alterações morfológicas. Alerta-se que a preservação em via líquida pode alterar a coloração dos exemplares ao longo do tempo, principalmente no caso de larvas. Recomenda-se que o material seja fotografado antes que isso ocorra, principalmente quando há suspeita de que seja uma espécie troglóbia.

Caso o número de exemplares permita, pode ser desejável preservar parte deles em via seca, de modo a facilitar seu manuseio. Contudo, recomenda-se que este processo seja feito por especialistas para evitar danos à morfologia do animal. A fim de montar os besouros, primeiramente deve-se verificar se eles estão ressecados, já que neste caso pode ser necessário colocá-los em uma câmara úmida para amolecer os espécimes, o que não é necessário ao manipular exemplares frescos. A câmara úmida é um recipiente com abertura larga e com tampa, preenchido com uma camada de areia úmida misturada à naftalina, sobre a qual é colocado um papel filtro onde serão arranjados os insetos a serem amolecidos (ALMEIDA *et al.*, 1998). A câmara deve então ser deixada próxima a uma fonte de calor (p. ex. uma lâmpada), pelo tempo necessário para a reidratação do espécime, podendo variar de 12 a 24 horas ou mais, dependendo do tamanho do exemplar.

Para a montagem dos besouros troglóbios, devido ao tamanho reduzido das espécies conhecidas, recomenda-se evitar a alfinetagem direta, já que a perfuração do corpo do inseto pode trazer danos à sua morfologia. Assim, sugere-se utilizar pequenos triângulos alongados de papel com alta gramatura (p. ex. 180g/m^2), com sua ponta dobrada e base perfurada por um alfinete entomológico, deixando cerca de 1cm entre o triângulo e a cabeça do alfinete. Os besouros devem então ser colados na ponta dobrada, preferencialmente pela base do élitro direito, de maneira que o animal fique em ângulo perpendicular ao alfinete, para facilitar sua visualização e manuseio. A cola deve ser solúvel em água, caso seja necessário desfazer a montagem posteriormente.

É importante lembrar que, seja no caso de preservação em via líquida (no frasco), ou em via seca, no alfinete, deve sempre haver uma etiqueta de procedência com os dados de coleta (p. ex. caverna, coordenadas, município, coletor, etc.). Mais informações sobre a montagem e etiquetagem podem ser encontradas em Rafael *et al*. (2012) entre outros.

Principais coleções

As coleções entomológicas armazenam uma inúmera quantidade de informações acerca da diversidade biológica que eventualmente podem ser utilizadas para o reconhecimento de padrões e processos ecológicos e evolutivos. O acesso aos exemplares depositados nas coleções tem se tornado uma forma cada dia mais promissora para a produção do conhecimento científico em diversas áreas, a partir do uso de técnicas e ferramentas sofisticadas. A microscopia e tomografia computadorizada contribuem para o avanço do estudo morfológico das espécies. A partir da digitalização de coleções biológicas e da criação de bancos de dados, as técnicas de modelagem de distribuição de espécies contribuem para o avanço de pesquisas relacionadas à biogeografia e padrões de mudanças globais (SHORT; DIKOW; MOREAU, 2017). Esses são somente alguns exemplos sobre a importância da manutenção e curadoria das coleções entomológicas. Especialmente nas coleções mais antigas, ainda podemos ter acesso a exemplares coletados nos séculos passados pelos grandes naturalistas, o que ressalta seu caráter histórico e de preservação do patrimônio nacional e internacional (PAPAVERO, 1994).

As coleções de coleópteros de caverna são acondicionadas principalmente em via seca e úmida, mas podem ser também acondicionadas em lâminas, devido ao tamanho diminuto de alguns exemplares (TRIPLEHORN; JOHNSON, 2011). Entretanto, para a preservação dos exemplares, a via úmida pode ser a melhor forma de acondicionamento, principalmente para os exemplares de espécies troglóbias com pequenas dimensões (< 5mm), corpos moles, larvas e pupas. O material acondicionado em via seca é mantido, em sua maioria, em local separado do material em via líquida.

Os maiores acervos de coleópteros estão situados em coleções entomológicas de vários países, sendo que os exemplares-tipo, principalmente os tipos primários (holótipo, lectótipo, neótipo e sintipo), devem ser depositados nas coleções bem consolidadas e com capacidade técnica e infraestrutura para a curadoria dos exemplares.

As primeiras coleções entomológicas do mundo foram estabelecidas entre os séculos XV e XVI, a partir do material coletado nas expedições europeias realizadas por naturalistas. O *Systema Naturae*, publicado em 1735 por Carol von Linné, permitiu a organização das espécies nos museus de história natural e o início de uma base de classificação dos insetos (NISHIDA, 2009).

No Brasil, as principais coleções entomológicas começaram a ser estabelecidas no século XVIII. Entretanto, boa parte do material coletado no Brasil neste período foi enviado e depositado em coleções estrangeiras. As grandes coleções de Coleoptera começaram a ser organizadas no início do século XIX, com o estabelecimento do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, Instituto Oswaldo Cruz - IOC, Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG e a inclusão da seção de Zoologia no Museu Paulista em 1894, hoje conhecido como

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP (COSTA *et al.*, 2000). Atualmente, no Brasil, as coleções que apresentam o maior número de exemplares de besouros de cavernas são a coleção de Invertebrados Subterrâneos – ISLA da Universidade Federal de Lavras – UFLA, Minas Gerais; coleção do Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES da Universidade Federal de São Carlos – UFSCar, São Paulo; e a coleção do Museu de Zoologia da USP – MZUSP, São Paulo.

NACIONAIS

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZUSP).

A coleção do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) é uma das mais importantes coleções de besouros do Brasil e da região Neotropical. Possui cerca de 40.000 exemplares colecionados em via seca e via úmida, sendo 2.300 exemplares-tipo. Os besouros coletados em cavernas são acondicionados em via úmida. É importante ressaltar que a coleção mais bem representada e identificada da família Carabidae da região Neotropical encontra-se depositada no MZUSP.

Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil (ISLA).

A coleção de invertebrados subterrâneos está lotada no Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (CEBS). Possui um acervo com diversos exemplares coletados em cavernas do Brasil e do exterior. Dentre os exemplares, destaca-se o material tipo de várias espécies de besouros troglóbios, dos gêneros *Coarazuphium*, *Ardistomis*, *Perigona*, *Metopiellus, Oxarthrius* e *Metopioxys*.

Coleção do Laboratório de Estudos Subterrâneos, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brasil (LES).

O Laboratório de Estudos Subterrâneos possui uma coleção científica onde estão depositados mais de 17.000 exemplares de diversos taxa, incluindo invertebrados e vertebrados. Vários representantes troglóbios de Coleoptera estão depositados no LES, dentre eles, exemplares de *Coarazuphium* spp. já descritos e em processo de descrição.

Centro de Coleções Taxonômicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil (CCT-UFMG).

A coleção de insetos do CCT-UFMG possui mais de 188.000 insetos depositados, entre eles, exemplares-tipo. A coleção é acessível aos pesquisadores para consulta e empréstimo.

Setor de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biologia e Zoologia, Cuiabá, Mato Grosso, Brasil (CEMT).

Desde 2008, o Setor de Entomologia da Coleção Zoológica da UFMT tem sido transformado em uma coleção de relevância nacional e internacional, com milhares de exemplares, representantes de mais de 130 famílias de Coleoptera, mantidos em via seca (VAZ DE MELLO, 2017). A superfamília Scarabaeoidea é a mais bem representada até o momento, com mais de 6.000 espécies identificadas em nível específico. Também compõem o acervo mais de 300.000 exemplares com representantes principalmente das famílias Staphylinidae, Carabidae, Histeridae, Tenebrionidae, Meloidae e Buprestidae.

Coleção Entomológica da Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil (CEUFLA).

A coleção de insetos do CEUFLA, possui mais de 50.000 exemplares de insetos e apresenta exemplares tipo de besouros de caverna como parte de seu acervo. A coleção esta totalmente acessível para consulta e empréstimos.

INTERNACIONAIS

Museum d'Histoire Naturelle, Geneva, Suíça (MHNG).

A coleção de Coleoptera do Museu de História Natural de Geneva possui um acervo com exemplares do mundo todo. Os grupos taxonômicos melhor representados são Staphylinoidea, Chrysomeloidea e Scarabaeoidea. Nesta coleção estão depositados 180.000 exemplares de Pselaphinae (Staphylinidae).

University of Alberta, Strickland Museum, Edmonton, Alberta; Canada (UASM).

A coleção de Coleoptera deste museu apresenta grande representatividade de insetos de importância agrícola. Os besouros da família Carabidae são organizados por regiões zoogeográficas e, não por ordem sistemática, como frequentemente as coleções se encontram organizadas. Um dos serviços prestados por esta instituição é a identificação de espécies de Carabidae.

Section of Invertebrate Zoology, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pensilvânia, Estados Unidos (CMNH)

O acervo de Coleoptera possui exemplares de diversas partes do mundo. Esta coleção mantém um acervo de diversas famílias

de Coleoptera, entre elas, Carabidae e Staphylinidae. O Museu também mantém a Coleção Thoma C. Barr com exemplares de Carabidae de cavernas (fauna Neártica).

Smithsonian Institute, Department of Entomology, National Museum of Natural History, Washington DC., Estados Unidos (NMNH)

A coleção de Coleoptera da NMNH possui um dos maiores acervos do mundo, onde encontram-se depositados cerca de 20.000 exemplares tipos primários. Entre as famílias melhor representadas estão Carabidae e Staphylinidae, com muitos exemplares de espécies neotropicais.

Agradecimentos

Angélico Asenjo é grato ao Instituto Tecnológico Vale (Projeto Centro de Triagem, R100603.CT.02). Thais G. Pellegrini e Letícia M. Vieira agradecem à FAPEMIG (RDP 00092/18) pelo apoio financeiro. Agradecemos ao Xavier Prous e ao Robson de Almeida Zampaulo pelos seus valiosos comentários e sugestões no manuscrito.

Referências

ALMEIDA, L. M.; RIBEIRO COSTA, C. S.; MARINONI, L. **Manual de coleta, conservação, montagem e identificação de insetos.** Ribeirão Preto: Editora Holos, 1998. 88 p.

ÁLVARES, E. S. S.; FERREIRA, R. L. *Coarazuphium pains*, a new species of troglobitic beetle from Brazil (Coleoptera: Carabidae: Zuphiini). **Lundiana**, [*s.l.*], v. 3, n. 1, p. 41-43, 2002.

ANICHTCHENKO, A. *et al.* (ed.). **Carabidae of the world**. Disponível em: https://carabidae.org/. Acesso em: 29 set. 2021.

ASENJO, A.; IRMLER, U.; KLIMASZEWSKI, J.; HERMAN, L. H.; CHANDLER, D. S. A complete checklist with new records and geographical distribution of the rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of Brazil. **Insecta Mundi**, [*s.l.*], v. 277, p. 1-419, 2013.

ASENJO, A.; FERREIRA, R. L.; ZAMPAULO, R. A. Description of *Metopiellus painensis* sp. nov. (Coleoptera, Staphylinidae), first troglobitic Pselaphinae from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4269, n. 1, p. 115-123, 2017. DOI 10.11646/zootaxa.4269.1.5.

ASENJO, A.; ZAMPAULO, R. A.; FERREIRA, R. L. Two new troglobitic species of *Oxarthrius* Reitter (Coleoptera, Staphylinidae, Pselaphinae) from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4462, n. 3, p. 404-414, 2018. DOI 10.11646/zootaxa.4462.3.6.

ASENJO, A.; PIETROBON, T.; FERREIRA, R. L. A new troglobitic species of *Metopioxys* (Staphylinidae: Pselaphinae) from Brazilian iron ore caves. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4576, n. 1, p. 195-200, 2019a. DOI 10.11646/zootaxa.4576.1.13.

ASENJO, A.; IRMLER, U.; KLIMASZEWSKI, J.; CHANDLER, D. S.; FIERROS-LÓPEZ, H. E.; VIEIRA, J. S. Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) in Latin America: synopsis, annotated catalog, diversity and distribution. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4621, n. 1, p. 1-406, 2019b. DOI 10.11646/zootaxa.4621.1.1.

ASSMANN, T.; CASALE, A.; DREES, C.; HABEL, J. C.; MATERN, A.; SCHULDT, A. The dark side of relict species biology: cave animals as ancient lineages. **Relict Species Springe**r, Berlin, Heidelberg, p. 91-103, 2010.

BALL, G.E.; SHPELEY, D. Western Hemisphere Zuphiini: descriptions of *Coarazuphium whiteheadi*, new species, and Zuphioides, new genus, and classification of the genera (Coleoptera, Carabidae). **ZooKeys**, [s.l.], v. 315, p. 17–54, 2013. DOI 10.3897/zookeys.315.5293.

BALKENOHL, M.; PELLEGRINI, T. G.; ZAMPAULO, R. D. A. A peculiar new beetle from Brazil associated with a cave habitat (Coleoptera, Carabidae, Clivinini). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4497, n. 3, p. 398-410, 2018. DOI 10.11646/zootaxa.4497.3.4.

BENÁ, D. C.; VANIN, S. A. A new troglobitic species of *Coarazuphium* Gnaspini, Vanin & Godoy (Coleoptera, Carabidae, Zuphiini) from a cave in Paraná State, Southern Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3779, n. 2, p. 288-296, 2014. DOI 10.11646/zootaxa.3779.2.9.

BICHUETTE, M. E.; SIMÕES, L. B.; VON SCHIMONSKY, D. M.; GALLÃO, J. E. Effectiveness of quadrat sampling on terrestrial cave fauna survey-a case study in a Neotropical cave. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, [*s.l.*], v.37, n. 3, p. 345-351, 2015. DOI 10.4025/actascibiolsci.v37i3.28374.

BOUCHARD, P.; GREBENNIKOV, V. V.; SMITH, A. B. T.; DOUGLAS, H. Biodiversity of Coleoptera. *In*: FOOTTIT, R. G.; ADLER, P. H. (ed.). **Insect biodiversity: science and society**. Oxford: Blackwell Publishing, 2009. p. 265-301.

BRASIL. Decreto nº 6.640, de 07 de novembro de 2008. Dá nova redação aos arts. 1º, 2º, 3º, 4º e 5º e acrescenta os arts. 5-A e 5-B ao Decreto nº 99.556, de 1º de outubro de 1990, que dispõe sobre a proteção das cavidades naturais subterrâneas existentes no território nacional. **Diário Oficial da União**, Brasília, DF, 10 nov. 2008. Disponível em: http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2007-2010/2008/decreto/d6640.htm. Acesso em: 19 set. 2017.

BROWN, G. G.; NIVA, C. C.; ZAGATTO, M. R. G.; FERREIRA, S. A.; NADOLNY, H. S.; CARDOSO, G. B. X.; SANTOS, A.; MARTINEZ,

G. A.; PASINI, A.; BARTZ, M. L. C.; SAUTTER, K. D.; THOMAZINI, M. J.; BARETTA, D.; SILVA, E.; ANTONIOLLI, Z. I.; DECAËNS, T.; LAVELLE, P. M.; SOUSA, J. P. Biodiversidade da fauna do solo e sua contribuição para os serviços ambientais. *In*: PARRON, L. M.; GARCIA JUNIOR, OLIVEIRA E. B. *et al*. (ed.) **Serviços ambientais em sistemas agrícolas e florestais do Bioma Mata Atlântica**. [*S.l.]:* Embrapa Florestas, 2015. p. 122-154.

BROWN, G. R.; MATTHEWS, I. M. A review of extensive variation in the design of pitfall traps and a proposal for a standard pitfall trap design for monitoring ground-active arthropod biodiversity. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 12, p. 3953–3964, 2016. DOI: https://doi.org/10.1002/ece3.2176.

CAETANO, D. S.; BENÁ, D.C.; VANIN, S. A. *Copelatus cessaima* sp. nov. (Coleoptera: Dytiscidae: Copelatinae): first record of a troglomorphic diving beetle from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3710, n. 3, p. 226-232, 2013. DOI 10.11646/zootaxa.3710.3.2.

CASTRO SOUZA, R. A.; PELLEGRINI, T. G.; SOUZA SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Drivers of ant composition, richness, and trophic guilds in Neotropical iron ore cavities. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 48, n. 3, p. 279-293, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.3.2270.

CASALE, A.; VIGNA-TAGLIANTI, A; JUBERTHIE, C. Coleoptera Carabidae. *In:* JUBERTHIE, C.; DECU, V. (ed.), **Encyclopaedia biospeléologica**, Moulis-Bucarest: Sociéte de Biospélologie, 1998. v. 2, p. 1047-1081.

CHRISTIANSEN, K. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Spelunca**, [*s.l.*], v. 2, p. 76-78, 1962.

COSTA, C.; IDE, S.; ROSADO NETO, G. H.; GALILEO, M. H. M.; FONSECA, C. R. V.; VALENTE, R. M.; MONNÉ, M. A. Diagnóstico del conocimiento de las principales colecciones brasileñas de Coleoptera. *In*: MARTÍN-PIERA, F.; MORRONE, J. J.; MELIC, A. (ed.) **Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica em Iberoamérica: PrIBES-2000**, SEA, Zaragoza, 2000. v. 1, p. 115-136.

CULVER, D. C.; PIPAN, T. Superficial subterranean habitats–gateway to the subterranean realm. **Cave and Karst Science**, [*s.l.*], v. 35, n. 1-2, p. 5-12, 2008.

CULVER, D. C.; BRANCELJ, A.; PIPAN, T. Epikarst communities. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T., **Encyclopedia of caves**, [*s.l.*]: Academic Press, 2019. p. 399-406.

DECÚ, V.; JUBERTHIE, C. Coléoptères (généralités et synthèse): 1025-1030, en français. *In:* JUBERTHIE C.; DECU, V., **Encyclopedia Biospeologica**, [*s.l.*]: Société de Biospéologie, v.2, 4e trimestre, 1998. ISSN 0398-7973.

FAILLE, A.; BOURDEAU, C.; DEHARVENG, L. Weak impact of tourism activities on biodiversity in a subterranean hotspot of endemism and its implications for the conservation of cave fauna. **Insect Conservation and Diversity**, [*s.l.*], v. 8, n. 3, p. 205-215, 2014. DOI 10.1111/icad.12097.

FAILLE, A. Beetles. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T., **Encyclopedia of caves**. [*s.l.*]: Academic Press, 2019. Chapter 14, p. 102-108.

FIšER, C. Adaptation: morphological. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T., **Encyclopedia of caves**. [S.*l.*]: Academic Press, 2019. Chapter 5, p. 33-39.

FERNANDES, C. S.; BATALHA, M. A.; BICHUETTE, M. E. Does the cave environment reduce functional diversity?. **PloS One**, [*s.l.*], v. 11, n. 3, 2016. DOI 10.1371/journal.pone.0151958.

FERREIRA, R. L.; OLIVEIRA, M. P. A.; SILVA, M. S. Subterranean biodiversity in Ferruginous Landscapes. *In*: MOLDOVAN, O.; KOVÁČ, Ľ.; HALSE, S. (ed.) **Cave ecology: ecological studies**. [*S.l.*]: Springer, Cham., 2018. (Analysis and Synthesis, 235). DOI 10.1007/978-3-319-98852-8_21.

FERREIRA. R. L. Biologia subterrânea: conceitos gerais e aplicação na interpretação e análise de estudos de impacto ambiental. *In*: CRUZ, J. B.; PILÓ, L. B. **Espeleologia e licenciamento ambiental**. [S.*l.*]: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2019. Cap. 5, 262 p.

FERREIRA, V. S.; COSTA, C. An online database of the immatures of Coleoptera (Arthopoda, Insecta) described from Brazil. **Biodiversity Data Journal**, [*s.l.*], v. 5, p. 1-6, 2017. DOI 10.3897/BDJ.5.e12252.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 746, p. 1-23, 2018. DOI 10.3897/zookeys.746.15140.

GIBERT, J. Ecologie d'un systeme karstique jurassien. Hydrogéologie, dérive animale, transits de matières, dynamique de la population de Niphargus (Crustacé Amphipode). **Memoires de Biospeologie**, v. 13, p. 1–379, 1986.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista Brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 38, n. 3, p. 549-584, 1994.

GNASPINI, P.; VANIN, S. A.; GODOY, N. M. A new genus of troglobitic carabid beetle from Brazil (Coleoptera, Carabidae, Zuphiini). **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 40, p. 297-309, 1998.

GODOY, N. M.; VANIN, S. A. *Parazuphium tessai*, sp. n., a new Cavernicolous Beetle from Bahia, Brazil (Coleoptera, Carabidae, Zuphiini). **Revista Brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 34, p. 795-799, 1990.

HLAVÁČ, P.; PERREAU, M.; ČEPLÍK, D. **The Subterranean Beetles of the Balkan Peninsula. Carabidae, Leiodidae, Staphylinidae, Scarabaeidae, Bothrideridae, Zopheridae, Salpingi-**

dae, Brachyceridae, Curculionidae. Praha, Czech Republic: Czech University of Life Sciences, 2017. 267 p.

HUNT, T.; BERGSTEN, J.; LEVKANICOVA, Z. *et al.* A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. **Science**, [*s.l.*], v. 318, n. 5858, p. 1913-1916, 2007. DOI 10.1126/science.1146954.

HUNT, M.; MILLAR, I. **Cave invertebrate collecting guide**. [*S.l.*]: Department of Conservation, 2001. 29 p.

IANNUZZI, L.; LIBERAL, C. N.; SOUZA, T. B.; PELLEGRINI, T. G.; CUNHA, J. C. S.; KOROIVA, R.; ALBUQUERQUE, L. S. C.; COSTA, F. C.; SALOMAO, R. P.; MAIA, A. C. D.; LEIVAS, F. W. T. Sampling Methods for Beetles (Coleoptera). *In*: SANTOS, J. C.; FERNANDES, G. W. (org.). **Measuring Arthropod Biodiversity**. [*S.l.*]: Springer, Cham. 2021. p. 125-185. DOI 10.1007/978-3-030-53226-0_6.

JEAN, A.; TELLES, N. D.; GIBSON, J. R.; FOLEY, D.; MILLER, K. B. Description of a new genus and species of stygobiontic diving beetle, *Psychopomporus felipi* Jean, Telles, and Miller (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae), from the Edwards-Trinity aquifer system of Texas, USA. **The Coleopterists Bulletin**, v. 66, n. 2, p. 105–110, 2012. DOI: 10.1649/072.066.0202.

JUBERTHIE, C.; DELAY, B.; BOUILLON, M. Extension du milieu souterrain en zone non-calcaire, description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les coléoptères troglobies. **Mém Biospéol**, [*s.l.*], v. 7, p. 19-52, 1980.

KOZEL, P.; PIPAN, T.; ŠAJNA, N.; POLAK, S.; NOVAK, T. Mitigating the conflict between pitfall-trap sampling and conservation of terrestrial subterranean communities in caves. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 46, n. 3, p. 359-368, 2017.

LÓPEZ, H.; OROMÍ, P. A type of trap for sampling the mesovoid shallow substratum (MSS) fauna. **Speleobiology Notes**, [*s.l.*], v. 2, p. 7-11, 2010.

MAMMOLA, S.; GIACHINO, P. M.; PIANO, E.; JONES, A.; BARBERIS, M.; BADINO, G.; ISAIA, M. Ecology and sampling techniques of an understudied subterranean habitat: the Milieu Souterrain Superficiel (MSS). **The Science of Nature**, [*s.l.*], v. 103, n. 88, p. 11-12, 2016. DOI 10.1007/s00114-016-1413-9.

MARTINS, V. M.; FERREIRA, R. L. Limiting similarity in subterranean ecosystems: a case of niche differentiation in Elmidae (Coleoptera) from Epigean and Hypogean environments. **Hydrobiologia**, [*s.l.*], v. 847, n. 2, p. 593-604, 2020.

MENDONÇA, D. R. M.; SILVA, T. C.; RODRIGUES, F. P.; FERREIRA, R. L. Nova abordagem na caracterização ecológica da fauna subterrânea associada aos canalículos em formação ferrífera no sudeste do estado do Pará. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 35, Bonito. **Anais** [...], SBE, 2019. p. 590-598. Disponível em: http://www.cavernas.org.br/anais35cbe/35cbe_590-598.pdf. Acesso em: 25 set .2020.

NISHIDA, G. M. Museums and display collections *In:* **ENCYCLOPEDIA OF INSECTS**. 2nd ed. [*S.l.: s.n.],* 2009. p. 680-684. DOI 10.1016/B978-0-12-374144-8.00185-5.

OLIVEIRA, M. P. A. **Os métodos de coleta utilizados em cavernas são eficientes para a amostragem da fauna subterrânea?**. 2014. (Dissertação) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2014.

ORTUÑO, V. M.; GILGADO, J. D.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; SENDRA, A.; PÉREZ-SUÁREZ, G.; HERRERO-BORGOÑÓN, J. J. The "alluvial mesovoid shallow substratum", a new subterranean habitat. **PLoS One**, [*s.l.*], v. 8, n. 10, e76311, 2013.

ORTUNO, V. M.; CUESTA, E.; GILGADO, J. D.; LEDESMA, E. A new hypogean *Trechus Clairville* (Coleoptera, Carabidae, Trechini) discovered in a non-calcareous superficial subterranean habitat of the Iberian system (Central Spain). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3802, n. 3, p. 359-372, 2014.

ORTUÑO, V. M.; LEDESMA, E.; JIMÉNEZ–VALVERDE, A.; PÉREZ–SUÁREZ, G. Studies of the mesovoid shallow substratum can change the accepted autecology of species: the case of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Sierra de Guadarrama National Park (Spain). **Animal Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 42, n. 2, p. 213-226, 2019. DOI 10.32800/abc.2019.42.0213.

PAPAVERO, N. **Fundamentos práticos de taxonomia zoológica**. 2 ed. São Paulo: Editora da Universidade Estadual Paulista, 1994. p. 285 (Coleções, Bibliografia, Nomenclatura).

PAPI, F. Ecological studies of epikarst communities in Alpine and pre-Alpine caves. 2016. Dissertation (Doctoral Dissertation) – University of Nova Gorica, Slovenia, 2016.

PAQUIN, P.; PROVOST, P. Modification of the mouth aspiration for collection of cave arthropods. **Speleobiology Notes**, v. 2, p. 1–3, 2010.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Ultrastructural analysis *of Coarazuphium formoso* (Coleoptera: Carabidae Zuphiini), a new Brazilian troglobitic beetle. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 2866, p. 39-49, 2011a. DOI 10.11646/zootaxa.2866.1.2.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. *Coarazuphium tapiaguassu* (Coleoptera: Carabidae Zuphiini), a new Brazilian troglobitic beetle with ultrastructural analysis and ecological considerations. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3116, p. 47-58, 2011b. DOI 10.11646/zootaxa.3116.1.3.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Metodologias diferenciadas aumentam a eficiência de inventários faunísticos em cavernas?. **Arquivos do Museu de História Natural e Jardim Botânico da UFMG**, [*s.l.*], v. 21, n. 1, p. 111-121, 2012a.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, L. R. Management in a neotropical show cave: planning for invertebrates conservation. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 41, n. 2, p. 359-366, 2012b. DOI 10.5038/1827-806X.41.2.19.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Structure and interactions in a cave guano–soil continuum community. **European Journal of Soil Biology**, [*s.l.*], v. 57, p. 19-26, 2013. DOI 10.1016/j.ejsobi.2013.03.003.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Ultrastructural analysis in *Coarazuphium caatinga* (Coleoptera: Carabidae Zuphiini), a new Brazilian troglobitic beetle. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3765, n. 6, p. 526-540, 2014. DOI 10.11646/zootaxa.3765.6.2.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Two new troglobitic *Coarazuphium* Gnaspini, Godoy & Vanin 1998 species of ground beetles from iron ore Brazilian caves (Coleoptera: Carabidae: Zuphiini). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4306, n. 4, p. 551-566, 2017. DOI 10.11646/zootaxa.4306.4.6.

PELLEGRINI, T. G.; POMPEU, P. S.; FERREIRA, R. L. Cave benthic invertebrates in south-eastern Brazil: are there 'key' factors structuring such communities?. **Marine and Freshwater Research**, [*s.l.*], v. 69, n. 11, p. 1762-1770, 2018. DOI 10.1071/MF18025.

PELLEGRINI, T. G.; FARIA, L. D. B.; FERREIRA, R. L. Temporal diversity patterns of benthic insects in subterranean streams: a case study in Brazilian quartzite caves. **Hydrobiologia**, [*s.l.*], v. 847, n. 11, p. 2417-2431, 2020a.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L.; ZAMPAULO, R. A.; VIEIRA, L. *Coarazuphium lundi* (Carabidae: Zuphiini), a new Brazilian troglobitic beetle, with the designation of a neotype for *C. pains* Álvares & Ferreira, 2002. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4878, n. 2, p. 287-304, 2020b. DOI 10.11646/zootaxa.4878.2.4.

PELLEGRINI, T. G.; BICHUETTE, M. E.; VIEIRA, L. *Coarazuphium auleri* sp. n. (Carabidae: Zuphiini), a new troglobitic ground-beetle in Central-Western Brazil. Studies on **Neotropical Fauna and Environment**, 1-10, 2021. DOI 10.1080/01650521.2021.2010975

PELLEGRINI, T. G.; BICHUETTE, M. E.; VIEIRA, L. *Coarazuphium bambui* (Carabidae: Zuphiini), a new cave-dwelling beetle from the threatened region of Serra do Ramalho, Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 5129, p. 557-568, 2022a. DOI: 10.11646/zootaxa.5129.4.5.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L.; VIEIRA, L. The first troglobitic species of *Perigona* Castelnau, 1835 endemic to Southeastern Brazil (Carabidae, Perigonini). **European Journal of Taxonomy,** v. 806, n. 1, p. 113-127, 2022b. DOI 10.5852/ejt.2022.806.1707.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L.; ZAMPAULO, R. A.; VIEIRA, L. Three new troglobitic *Coarazuphium* (Coleoptera, Carabidae, Zuphiini) species from a Brazilian hotspot of cave beetles: exploring how the environmental attributes of caves drive ground-beetle niches. **Subterranean Biology**, v. 43, p. 97-126, 2022c. DOI: 10.3897/subtbiol.43.73185.

PIPAN, T.; CULVER, D. C. Estimating biodiversity in the epikarstic zone of a West Virginia cave. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 67, n. 2, p. 103-109, 2005.

PIPAN, T.; HOLT, N.; CULVER, D. C. How to protect a diverse, poorly known, inaccessible fauna: identification and protection of source and sink habitats in the epikarst. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, [*s.l.*], v. 20, n. 7, p. 748-755, 2010.

PIPAN, T.; LOPEZ, H.; OROMI, P.; POLAK, S.; CULVER, D. C. Temperature variation and the presence of troglobionts in terrestrial shallow subterranean habitats. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 45, n. 3-4, p. 253-273, 2010. DOI 10.1080/00222933.2010.523797.

PIPAN, T.; CULVER, D. C.; PAPI, F.; KOZEL, P. Partitioning diversity in subterranean invertebrates: the epikarst fauna of Slovenia. **PLoS One**, [*s.l.*], v. 13, n. 5, 2018. e0195991.

RACOVIŢĂ, E. G. Essai sur les problèmes biospéologiques. **Archives de Zoologie Expérimentale et Générale (Biospéologica I),** [*s.l.*], 4e ser., 6, p. 371-488, 1907.

RAFAEL, J. A.; MELO, G. A. R.; CARVALHO, C. J. B. DE; CASARI, S. A.; CONSTANTINO, R. **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia**. Ribeirão Preto: Holos Editora, 2012. 810 p.

RENDOŠ, M.; MOCK, A.; JÁSZAY, T. Spatial and temporal dynamics of invertebrates dwelling karstic mesovoid shallow substratum of Sivec National Nature Reserve (Slovakia), with emphasis on Coleoptera. **Biologia**, [*s.l.*], v. 67, n. 6, p. 1143-1151, 2012. DOI: 10.2478/s11756-012-0113-y.

ROMERO, A. **Cave biology: life in darkness**. [S.*l.*]: Cambridge University Press, 2009, 291p.

SHARRATT, N. J.; PICKER, M. D.; SAMWAYS, M. J. The invertebrate fauna of the sandstone caves of the Cape Peninsula (South Africa): patterns of endemism and conservation priorities. **Biodiversity & Conservation**, [*s.l.*], v. 9, n. 1, p. 107-143, 2000. DOI 10.1023/A:1008968518058.

SHORT, A. E. Z.; DIKOW, T.; MOREAU, C. S. Entomological collections in the Age of Big Data. **Annual Review of Entomology**, [*s.l.*], v. 63, n. 1, p. 513-530, 2017.

SNYDER, B. A.; DRANEY, M. L.; SIERWALD, P. Development of an optimal sampling protocol for millipedes (Diplopoda). **Journal of Insect Conservation**, [*s.l.*], v. 10, n. 3, p. 277, 2006. DOI 10.1007/s10841-006-6699-z.

SOUZA SILVA, M.; MARTINS, R. P.; FERREIRA, R. L. Cave lithology

determining the structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 20, n. 8, p. 1713-1729, 2011. DOI 10.1007/s10531-011-0057-5.

SOUZA SILVA, M.; FERREIRA, R. L. The first two hotspots of subterranean biodiversity in South America. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 19, p.1-21, 2016.

TOBIN, B. W.; HUTCHINS, B. T.; SCHWARTZ, B. F. Spatial and temporal changes in invertebrate assemblage structure from the entrance to deep-cave zone of a temperate marble cave. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 42, n. 3, p.203-214, 2013. DOI 10.5038/1827-806X.42.3.4.

TRAJANO, E.; GNASPINI-NETTO, P. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 7, n. 3, p. 383-407, 1990. DOI 10.1590/S0101-81751990000300017.

TRAJANO, E. **Sistema Areias: 100 anos de estudos.** São Paulo: Redespeleo Brasil, 2007. 121p.

TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. **Estudo dos insetos**. São Paulo: Cengage Learning, 2011. 809p.

VAZ DE MELLO, F. Z. Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira (SIBBR). **Dataset/Occurrence**. 2017. (Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso: setor de Entomologia (CEMT) – Scarabaeoidea, v.1. Disponível em: https://ipt.sibbr.gov.br/sibbr/resource?r=scarabaeoidea&v=1.0.

WEINSTEIN, P.; SLANEY, D. Invertebrate faunal survey of Rope Ladder Cave, Northern Queensland: a comparative study of sampling methods. **Australian Journal of Entomology**, [*s.l.*], v. 34, p. 3, p. 233-236, 1995. DOI 10.1111/j.1440-6055.1995.tb01329.x.

WHITEHEAD, D. R. Classification, phylogeny, and zoogeography of *Schizogenius* Putzeys (Coleoptera: Carabidae: Scaritini). **Quaestiones Entomologicae**, [*s.l.*], v. 8, n. 3, p. 131-348, 1972.

WYNNE, J. J.; SOMMER, S.; HOWARTH, F. G.; DICKSON, B. G.; VOYLES, K. D. Capturing arthropod diversity in complex cave systems. **Diversity and Distributions**, [*s.l.*], v. 24, n. 10, p. 1478-1491, 2018. DOI 10.1111/ddi.12772.

ZEPON, T.; BICHUETTE, M. E. Influence of substrate on the richness and composition of Neotropical cave fauna. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [*s.l.*], v. 89, n. 3, p. 1615-1628, 2017. DOI 10.1590/0001-3765201720160452.

ZEPON, T.; RABELLO, G. C.; BICHUETTE, M. E. Histórico sobre estudos ecológicos com foco na fauna aquática subterrânea brasileira. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 35, 2019. Bonito. **Anais** [...]. Campinas: SBE, 2019. p. 662-677. Disponível em: http://www.cavernas.org.br/anais35cbe/35cbe_662-677.pdf. Acesso em: 22 set. 2020.

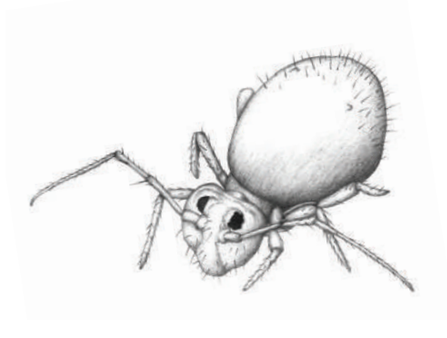
Sminthurinae sp.
Lucas Mendes Rabelo

11

Collembola

ESTEVAM CIPRIANO ARAÚJO DE LIMA
Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ

DOUGLAS ZEPPELINI
Universidade Estadual da Paraíba – UEPB



Introdução geral

A classe Collembola (Arthropoda, Hexapoda) é um táxon basal de Hexapoda constituído de pequenos animais terrestres que, geralmente, medem entre 0,1mm e 2mm de comprimento (HOPKIN,1997), sem asas e com peças bucais (mandíbula e maxila) dentro da cápsula cefálica (ZEPPELINI; BELLINI, 2004).

Eles são semelhantes aos insetos por terem três tagmas (cabeça, tórax e abdômen), um par de antenas e três pares de pernas torácicas, mas diferem pela presença de três apêndices abdominais: tubo ventral (colóforo), tenáculo e fúrcula (manubrio + dente + mucro) (Figura 1). Estes apêndices são considerados sinapomorfias do táxon, sendo que o tenáculo e a fúrcula podem estar ausentes em alguns membros desta classe (CIPOLA *et al.*, 2018; HOPKIN, 1997).

Todos os Collembola têm um tubo ventral (colóforo) consistindo em vesículas reversíveis derivadas de um par de apêndices no primeiro segmento abdominal. Este órgão é extremamente importante para absorver água, transporte de Na+, K+, Cl-, H+ e NH4+ (KONOPOVÁ *et al.* 2019) e, ainda, pode funcionar como um apêndice pegajoso permitindo que o animal consiga se prender a superfícies escorregadias (HOPKIN 1997). Em algumas espécies, as vesículas ventrais podem estender-se para mais do que o dobro do comprimento do corpo e podem ser usadas para autoestabilização após um salto (BRACKENBURY, 1990).

Os colêmbolos estão presentes e são abundantes em quase todos os ecossistemas terrestres, das regiões polares às florestas tropicais e desertos. Vivem em uma variedade de habitats, como em copa das árvores, no solo, em cavernas e até mesmo em habitats marinhos, em zona intertidal e em água superficial. Além de serem muito abundantes, são interessantes devido a vários fenômenos peculiares: (1) a capacidade de sobreviver a temperaturas abaixo de zero permite-lhes colonizar até mesmo em ambientes com clima frio, como a Antártica e são ativos na neve em clima temperado; (2) a reprodução sincronizada em condição e clima favoráveis, às vezes, leva à formação de enxames de Collembola, um fenômeno impressionante onde muitas vezes vários milhões de indivíduos agregam-se em grandes densidades em uma pequena superfície; (3) são altamente diversificados em habitats subterrâneos em todo o mundo (LUKIĆ, 2019).

Eles geralmente alimentam-se de bactérias, fungos, algas e mixomicetos e são hexápodes numericamente dominantes, especialmente no solo e serapilheira, onde desempenham um

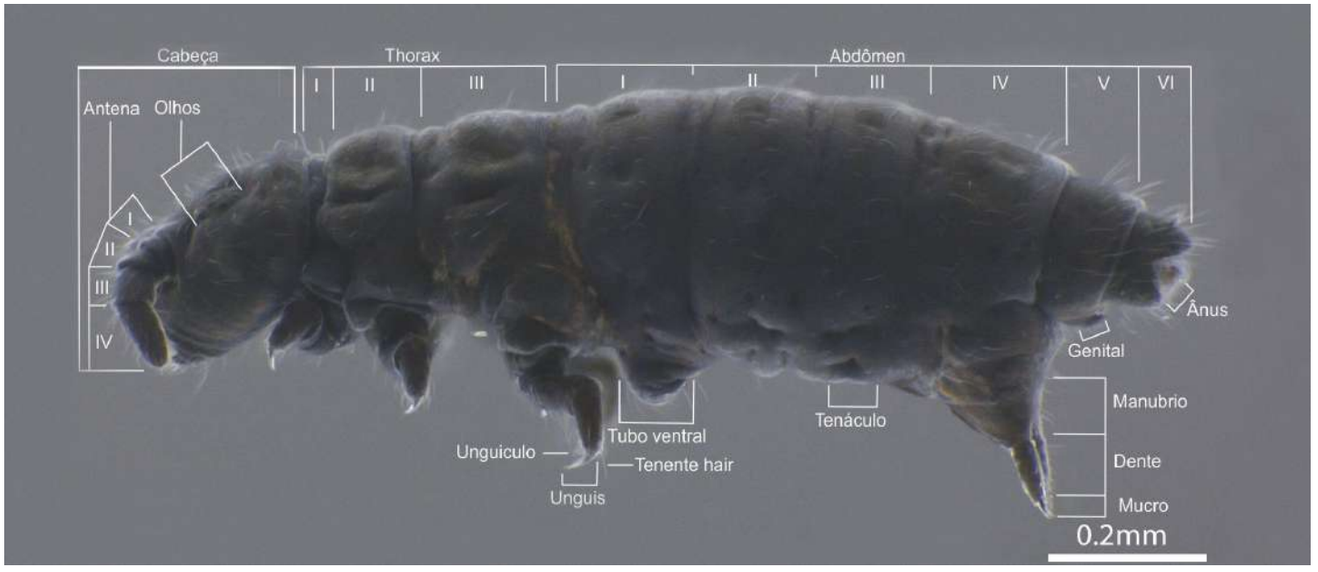


Figura 1. Morfologia externa de Collembola. Modificado de Cipola (2020).

papel importante na decomposição da matéria orgânica e na cadeia alimentar. Em habitats subterrâneos, os Collembola são muito abundantes estando na base da teia alimentar. Desenvolvem-se na matéria orgânica desses ambientes, incluindo o guano. Eles estão presentes em diferentes habitats subterrâneos, desde o "Shallow Subterranean Habitats" - Habitat Subterrâneo Superficial (HSS) (CULVER; PIPAN, 2014), até em ambientes mais profundos como as cavernas. Espécies troglóbias (eutroglófilos) são muito comuns e abundantes em várias cavernas. Além disso, algumas espécies que habitam os depósitos de guano podem estar restritas a este tipo de substrato, sendo classificadas como guanóbios (GNASPINI; TRAJANO, 2000).

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Collembola corresponde aos mais antigos invertebrados terrestres, cujos registros fósseis são de aproximadamente 400 milhões de anos (CHRISTIANSEN; PIKE, 2002). A classe é dividida em quatro ordens e 33 famílias (Tabela 1): Poduromorpha Börner, 1913 (11 famílias); Neelipleona Massoud, 1971 (apenas uma família); Entomobryomorpha Börner, 1913 (11 famílias) e Symphypleona Börner, 1901 (10 famílias).

Existem, atualmente, cerca de 9.000 espécies de Collembola descritas no mundo (BELLINGER *et al.* 2020). No entanto, esta riqueza substancial de espécies, provavelmente representa apenas uma pequena parcela da real diversidade da classe que pode exceder a 50.000 espécies (CICCONARDI *et al.*, 2013; CIPOLA *et al.*, 2018; DEHARVENG *et al.*, 2008; HOPKIN, 1997). No Brasil, são reconhecidas 444 espécies, distribuídas em 117 gêneros e 20 famílias (ZEPPELINI *et al.*, 2020).

Os colêmbolos representam um dos grupos mais ricos entre todos os artrópodes cavernícolas. Recorrentes nestes ambientes, eles são um dos grupos de maior sucesso na colonização dos ambientes subterrâneos, com espécies troglóbias registradas nas mais diferentes regiões cársticas do mundo e uma expressiva diversificação de grupos e de espécies. Na tabela 1 são apresentadas as ordens e famílias de Collembola existentes no mundo, das quais cinco possuem espécies troglóbias descritas para o Brasil:

Tabela 1. Ordens e Famílias da classe Collembola de acordo com Bellinger *et al.* (2020).

Ordem	Família
Poduromorpha Börner, 1913	Brachystomellidae Stach, 1949
	Gulgastruridae Lee & Thibaud, 1998
	Hypogastruridae Börner, 1906*
	Isotogastruridae Thibaud & Najt, 1992
	Neanuridae Börner, 1901
	Odontellidae Massoud, 1967
	Onychiuridae Lubbock, 1913
	Pachytullbergiidae Stach, 1954
	Paleotullbergiidae Stach, 1954
	Poduridae Latreille, 1804
	Tullbergiidae Bagnall, 1935
Neelipleona Massoud, 1971	Neelidae Folsom, 1896

Entomobryomorpha Börner, 1913	Actaletidae Börner, 1902
	Coenaletidae Bellinger, 1985
	Entomobryidae Schäffer, 1896*
	Isotomidae Schäffer, 1896
	Oncobryidae Christiansen, 2002
	Oncopoduridae Carl & Lebedinsky, 1905
	Orchesellidae Börner, 1906
	Paronellidae Börner, 1906*
	Praentomobryidae Christiansen, 2006
	Protentomobryidae Folsom, 1937
	Tomoceridae Schäffer, 1896
Symphypleona Börner, 1901	Arrhopalitidae Stach, 1956*
	Bourletiellidae Börner, 1913
	Collophoridae Bretfeld, 1999
	Dicyrtomidae Börner, 1906
	Katiannidae Börner, 1913
	Mackenziellidae Yosii, 1961
	Sminthuridae Lubbock, 1862*
	Sminthurididae Börner, 1906
	Spinothecidae Delamare Deboutteville, 1961
	Sturmiidae Bretfeld, 1994

* Famílias com espécies troglóbias registradas no Brasil.

Principais troglomorfismos

Traços troglomórficos são bem documentados entre diferentes táxons mas, dentro de Collembola, eles são excepcionalmente diversos (Tabela 2). Algumas das características são compartilhadas com outros artrópodes, enquanto outras são restritas à Collembola, dentre elas a regressão do "*Tenent hair*" tibiotársico e alongamento do mucro.

A morfologia da garra tarsal de Collembola é provavelmente um dos troglomorfismos de caráter adaptativo mais bem estudados. Em espécies de cavernas, o únguis geralmente é alongado e mais delgado, os dentes internos e laterais são geralmente reduzidos ou ausentes, enquanto o par basal de dentes é deslocado mais proximal ou, em casos extremos, completamente reduzido (Figura 2B). Esta adaptação facilita a locomoção das espécies em ambientes muito úmidos como o interior das cavernas.

Quase todas as famílias de Collembola têm espécies troglo-

Tabela 2. Principais características troglomórficas de Collembola. Fonte: Deharveng (1988); Christiansen (2012); Lukic (2019).

Maior tamanho do corpo
Alongamento de apêndices locomotores
Alongamento e subsegmentação de antenas
Especialização de cerdas sensoriais (sensilas) nas antenas e corpo
Deslocamento basal e regressão dos dentes internos e laterais do únguis
Alongamento do complexo empodial
Alongamento da cerda rastreadora (tenent hair)
Alongamento do mucro e dente distal
Redução de olhos
Redução da pigmentação

mórficas significativamente modificadas nas cavernas europeias (DEHARVENG; BEDOS, 2012) com exemplos notáveis de Entomobryidae, além de espécies de Paronellidae do Sudeste Asiático (DEHARVENG *et al.*, 2018; JANTARIT *et al.*, 2019). Olhos reduzidos e despigmentação, que também são observados em Collembola não troglóbios (como Anurophorinae e Cyphoderinae), geralmente são muito frequentes em espécies troglóbias, sendo as características mais comuns entre os colêmbolos subterrâneos brasileiros.

Diversidade de espécies troglóbias

Mais de 400 espécies de Collembola troglóbios são conhecidas no mundo (DEHARVENG; BEDOS, 2012) Em ambientes cavernícolas terrestres, Collembola geralmente dominam as comunidades de invertebrados em abundância: Entomobryidae e Paronellidae em cavernas tropicais; Hypogastruridae, Onychiuridae e Entomobryidae em cavernas temperadas.

Apesar do primeiro registro de Collembola no Brasil datar do século XIX, *Seira musarum* Ridley, 1890, os primeiros registros de Collembola troglóbios foram feitos somente um século mais tarde por Yoshii (1988), com a descrição de duas espécies, *Trogolaphysa aelleni* Yoshii, 1988, da Gruta das Areias, no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR em Iporanga (São Paulo) e *T. hauseri* Yoshii, 1988, da Gruta da Tapagem (Caverna do Diabo), no Parque Estadual de Jacupiranga (atual Parque Estadual Caverna do Diabo) em Eldorado (São Paulo). Quatro anos mais tarde foi descrita a espécie *Acherontides eleonorae* Palacios-Vargas & Gnaspini-Netto, 1992, espécie que conta atualmente com registros em seis cavernas no PETAR. Tais espécies foram observadas sempre associadas a guano de morcegos (PALACIOS-VARGAS; GNASPINI-NETTO, 1992). Posteriormente outras 10 espécies troglóbias foram descritas no Brasil (*Troglobius brasiliensis* Palacios-Vargas & Zeppelini, 1994; *Arrhopalites amorimi*, *A. gnaspinius, A. lawrencei* e *P. wallacei* Palacios-Vargas & Zeppelini, 1996; *P. papaveroi* Zeppelini & Palacios-Vargas, 1999; *A. alambariensis*, A. botuveraensis, *A. heteroculatus* e *A. paranaensis* Zeppelini, 2006). Vale ressaltar que, apesar da localidade tipo de *T. brasiliensis* ser a Caverna Limoeiro, em Medicilândia (Pará), na região Norte do Brasil, os parátipos vêm de uma localidade diferente no sudeste do país, (Gruta dos Paiva, Iporanga, Fazenda Intervales, São Paulo) longe da localidade-tipo. Algumas diferenças foram observadas entre os espécimes de ambas as localidades, conforme mencionado na descrição original de Palacios-Vargas e Zeppelini (1995) e, posteriormente, por Zeppelini *et al.* (2014). Isso sugere que o holótipo e o parátipo podem representar diferentes espécies, portanto, uma revisão detalhada do holótipo de *T. brasiliensis* é necessária (ZEPPELINI *et al.*, 2014).

Todas as espécies de colêmbolos troglóbios descritas até este momento são habitantes de macrocavernas, em sistemas cársticos bem desenvolvidos com alto grau de isolamento das populações. Entretanto, recentemente, estudos mais detalhados da fauna de cavernas superficiais e HSS em áreas ferruginosas demonstraram que esse tipo de ambiente também tem o potencial para o desenvolvimento de uma alta diversidade de espécies troglóbias (BRITO *et al.,* 2019; CIPOLA *et al.*, 2020; ZEPPELINI *et al.,* 2014; ZEPPELINI *et al.*, 2018a, 2018b; ZEPPELINI; BRITO, 2014), representando verdadeiros "*hotspot*[1]" para os gêneros *Pseudosinella*, *Pararrhopalites* e *Arrhopalites* nas áreas ferruginosas de Minas Gerais. Mesmo assim, o conhecimento sobre a diversidade de colêmbolos troglóbios no Brasil ainda pode ser considerado incipiente.

Até o momento, foram descritas 29 espécies troglóbias para o país (Tabela 3, Figura 2A e Figura 3), o que corresponde a aproximadamente 7% do total de espécies de Collembola troglóbios do mundo. Dentre estas espécies, estão representantes de cin-

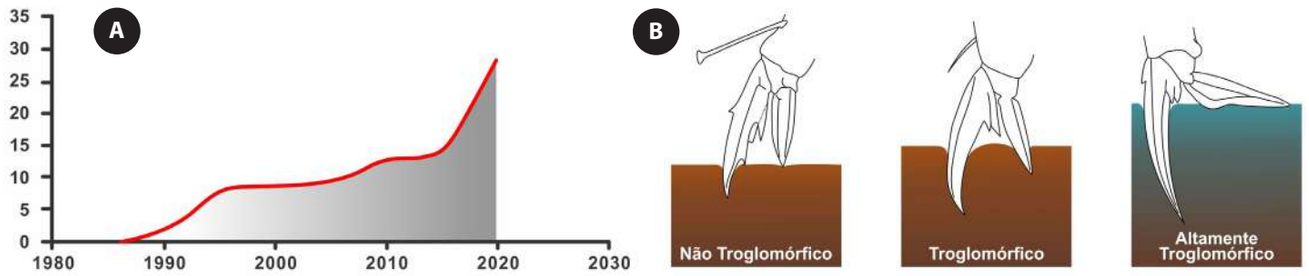


Figura 2. A) Curva de acumulação de espécies de colêmbolos troglóbios no Brasil; **B)** Modificação morfológica da garra observada no processo de adaptação ao ambiente cavernícola: i - penetração fraca no solo, típico das espécies não troglomórficas; ii - aumento da penetração que ocorre em espécies troglomórficas; iii - garra muito delgada e alongada que permite que espécies altamente troglomórficas andem sobre película superficial de água. Modificado de Christiansen (2012).

1 Termo criado por Myers (1988), refere-se a uma área de relevância ecológica com elevado endemismo e que se encontra criticamente ameaçada.

Tabela 3. Lista de espécies troglóbias descritas para o Brasil com seus respectivos estados de ocorrência.

Ordem	Família	Gênero	N	Espécies	UF
Symphypleona	Arrhopalitidae	*Arrhopalites*	1	*A. alambariensis* Zeppelini, 2006*	SP
			2	*A. amorimi* Palacios-Vargas & Zeppelini, 1996*	SP
			3	*A. botuveraensis* Zeppelini, 2006*	SC
			4	*A. gnaspinii* Palacios-Vargas & Zeppelini, 1996*	SP
			5	*A. heteroculatus* Zeppelini, 2006*	SP
			6	*A. lawrencei* Palacios-Vargas & Zeppelini, 1996*	SP
			7	*A. paranaensis* Zeppelini, 2006*	PR
			8	*A. glabrofasciatus* Zeppelini, Brito & Lima 2018*	MG
			9	*A. mendonceae* Brito, Lima & Zeppelini, 2019	MG
	Sminthuridae[2]	*Pararrhopalites*	10	*P. papaveroi* (Zeppelini & Palacios-Vargas, 1999)*	MS
			11	*P. wallacei* (Palacios-Vargas & Zeppelini, 1996)*	SP
			12	*P. queirozi* Brito, Lima & Zeppelini, 2019	MG
			13	*P. sideroicus* Zeppelini & Brito, 2014*	MG
			14	*P. ubiquum* Zeppelini, Lima & Brito, 2018	MG
Arthropleona	Entomobryidae	*Pseudosinella*	15	*P. alfanjeunguiculata* Bellini, Cipola & Souza, 2020	MG
			16	*P. brumadinhoensis* Cipola, 2020	MG
			17	*P. cearensis* Oliveira, Brito & Cipola, 2020	CE
			18	*P. guanhaensis* Zeppelini, Brito & Lima, 2018	MG
			19	*P. keni* Cipola, 2020	MG
			20	*P. mitodentunguilata* Bellini, Cipola & Souza, 2020	MG
			21	*P. neriae* Bellini, Cipola, & Souza, 2020	MG
			22	*P. phyllunguiculata* Oliveira, Lima & Cipola, 2020	MG
			23	*P. prelabruscervata* Oliveira, Lima & Cipola, 2020	MG
			24	*P. serpentinensis* Cipola, 2020	MG
	Paronellidae	*Troglobius*	25	*T. brasiliensis* Palacios-Vargas & Zeppelini, 1995*	PA
			26	*T. ferroicus* Zeppelini, Silva, & Palacios-Vargas, 2014*	MG
		Trogolaphysa	27	*T. aelleni* Yoshii, 1988*	SP
			28	*T. hauseri* Yoshii, 1988*	SP
Poduromorpha	Hypogastruridae	*Acherontides*	29	*A. eleonorae* Palacios-Vargas & Gnaspini-Netto,1992*	MG

*Representa as espécies que estão no livro vermelho de espécies ameaçada de extinção (ICMBio/MMA, 2018).

co famílias (Arrhopalitidae, Entomobryidae, Hypogastruridae, Paronellidae e Sminthuridae) e seis gêneros (*Arrhopalites, Pararrhopalites, Pseudosinella, Troglobius, Trogolaphysa* e *Acherontides*). Destas 29 espécies, 16 estão listadas no Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (ICMBio/MMA 2018) (Tabela 3). O estado brasileiro com o maior número de espécies de Collembola troglóbios registradas é Minas Gerais, com 16 espécies, seguido por São Paulo, com oito, e os estados do Ceará, Mato Grosso do Sul, Pará, Paraná e Santa Catarina, com apenas uma espécie em cada estado (Figura 3). Apesar de uma diversidade representativa no contexto mundial, é pouco expressiva quanto a algumas regiões. Na Europa, por exemplo, existem mais de 240 espécies descritas restritas a ambientes subterrâneos (CULVER; PIPAN, 2009).

No Brasil, além das espécies descritas, muitas outras espécies têm sido coletadas e aguardam por descrições taxonômicas. Este cenário evidencia a defasagem no conhecimento da diversidade da fauna de colêmbolos cavernícolas no país. No entanto, quando

2 Um novo gênero e espécie de colêmbolo troglóbio (*Troglobentosminthurus luridus* Souza, Medeiros & Bellini, 2022) foi descrito após a elaboração deste capítulo.

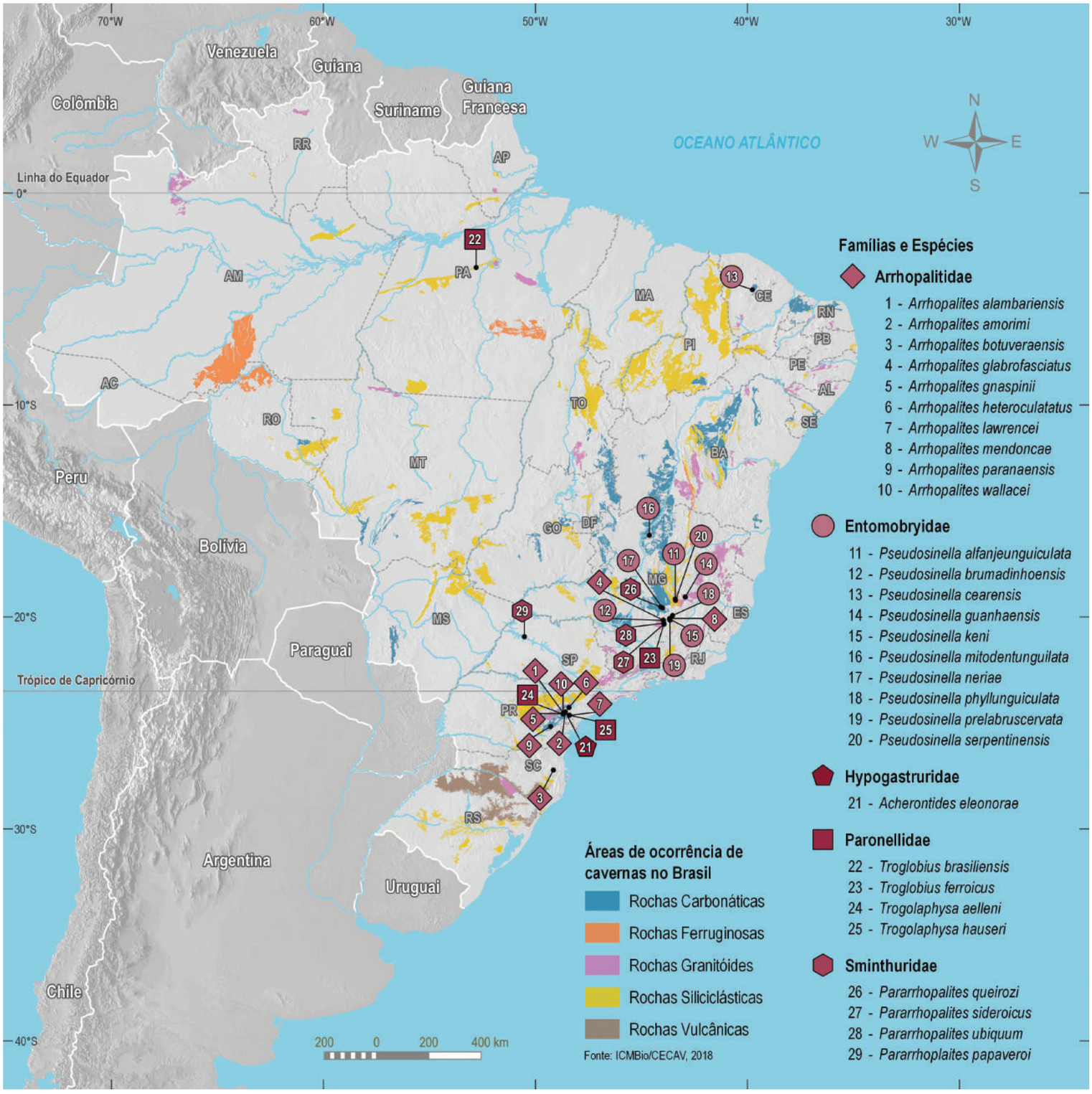


Figura 3. Mapa com a localidade-tipo das espécies de colêmbolos troglóbios descritos para o Brasil.

comparada à Europa e à América do Norte, onde a espeleologia é historicamente mais desenvolvida, é necessário ressaltar que estudos sobre a fauna cavernícola no Brasil são recentes, com os primeiros trabalhos publicados no início da década de 1980 (DESSEN *et al.*, 1980), sendo estes relativos à composição e à caracterização preliminar da fauna destes ambientes.

Apesar dos avanços recentes, a curva de acumulação de espécies (Figura 2A) mostra um crescimento exponencial de novas espécies troglóbias, indicando que a diversidade de colêmbolos troglóbios brasileiros ainda está subamostrada e não representa uma estimativa aceitável da realidade.

Principais métodos de coleta e conservação

Diversas técnicas podem ser empregadas para a captura de Collembola e devem ser escolhidas levando em consideração o tipo de ambiente e de estudo que se pretende desenvolver. Em ambientes cavernícolas, geralmente a coleta manual é uma das técnicas mais empregadas. Essa coleta direta de exemplares pode ser feita com o auxílio de um pincel fino umedecido em álcool e os exemplares acondicionados em tubos de vidro ou de plástico. Além dessa técnica, aspiradores entomológicos, funil de Berlese-Tullgren e armadilha tipo pit-fall também podem ser empregados.

Em laboratório, nas coleções, os colêmbolos podem ser acondicionados em pequenos tubos de vidro ou de plástico do tipo eppendorfs ou em lâminas semipermanentes (que possibilitam nova fixação posterior). Nestes casos, geralmente utiliza-se etanol entre 70 e 95%. As lâminas semipermanentes são utilizadas para análise morfológica em microscópio ótico e são fixadas geralmente em líquido de Royer após processo de diafanização e clareamento dos espécimes.

Chave de identificação

A seguir é apresentada uma chave de identificação para todas as espécies troglóbias descritas até o momento para o Brasil:

1 - corpo globoso, segmentos torácicos e abdominais fundidos (Figura 4A-C)..... **Symphypleona 2**

1'- corpo alongado, segmentos claramente articulados..... **15**

2 - Espinha metatrocanteral presente (Figura 5A), órgão metatrocanteral ausente, cerdas posteriores no dente da fúrcula Ie e Ii normais, mps1-3 normal, valva anal sempre lisa (Figura 5B) sem espinhas cuticulares.....Sminthuridae... ***Pararrhopalites* 3**

2'- Espinha metatrocanteral ausente, órgão metatrocanteral alongado (Figura 5C), cerdas no dente da fúrcula Ie e Ii espiniformes (Figura 5D), mps 1-3 geralmente lamelada (Figura 5E), valva anal com espinhas cuticulares..... Arrhopalitidae.... ***Arrhopalites* 7**

3 - Olhos ausentes **4**

3'- Olhos presentes **6**

4 - Ant. IV com 10 subsegmentos, únguis I sem dente interno (Figura 5F), apêndice subanal da fêmea acuminado, tamanho reduzido (450µm)..... ***Pararrhopalites papaveroi***

4'- Ant. IV com 9 ou 11 subsegmentos, únguis I com dente interno (Figura 5G), tamanho maior que 700 µm..... **5**

5 - Dente empodial ausente nos unguiculi I-III, apêndice subanal da fêmea filamentoso no terço apical, tamanho ~1000µm .. .. ***P. sideroicus***

5'- Dentes empodiais presentes, apêndice subanal da fêmea acuminado, tamanho ~700-750µm ..... ***P. ubiquum***

6 - Ant. IV com 13 subsegmentos, ungues I-III com dente interno, 10 cerdas na face anterior do dente da fúrcula, apêndice subanal da fêmea franjado unilateralmente..... ***P. queirozi***

6'- Ant. IV 11 subsegmentos, ungues I-III sem dente interno, 11-12 cerdas na face anterior do dente da fúrcula, apêndice subanal da fêmea acuminado..... ***P. wallacei***

7 - Olhos ausentes, área lisa sem ornamentação cuticular em frente às antenas (Figura 5H) ..... ***Arrhopalites glabrofasciatus***

7'- Olhos 1+1 ou 2+2, ornamentação cuticular contínua na região antenal..... **8**

8 - Olhos 2+2 ..... **9**

8'- Olhos 1+1 ..... **10**

9 - Olhos simétricos, túnica presente no únguis I, ms1 na valva anal lamelada, tamanho corporal ~1000µm ..... ***A. amorimi***

9'- Olhos assimétricos, únguis I sem túnica, ms1 na valva anal alargada na base, tamanho corporal ~520 µm .... ***A. heteroculatus***

10 - Ant. IV simples, túnica presente no únguis I..... ***A. alambariensis***

10'- Ant. IV subdividido, únguis I sem túnica..... **11**

11 - Ant. IV com 5 subsegmentos..... **12**

11'- Ant. IV com 6 subsegmentos..... **14**

12 - Túnica ausente, ms1 da valva anal lisa..... ***A. mendonceae***

12'- Túnica presente, ms1 da valva anal lamelada..... **13**

13 - Únguis III com dente interno diminuto ou ausente, filamento apical do unguículus presente, ultrapassando o ápice do únguis (Figura 5G)..... ***A. botuveraensis***

13'- Únguis III com dente interno bem desenvolvido, filamento apical do unguículus ausente ..... ***A. gnaspinii***

14 - Cerda ms1 da valva anal alargada na base ..... ***A. lawrencei***

14'- Cerda ms1 da valva anal lamelada ..... ***A. paranaensis***

15 - Pró tórax presente com cerdas (Figura 5I), segmentos abdominais uniformes em tamanho..... Poduromorpha (Figura 4D—F)..... Hypogastruridae (Figura 4F) ..... ***Acherontides eleonorae***

15'- Pró tórax reduzido sem cerdas (Figura 5J), Abd. IV mais de 2× o comprimento do Abd III na linha medial dos segmentos..... Entomobryomorpha (Figura 4G—L)..... **16**

16 - Dentes da fúrcula lisos, mucro com mais de 2 dentes (Figura 5K)..... **Paronellidae 17**

16'- Dentes da fúrcula crenulados, mucron com 2 dentes (Figura 5L)..... Entomobryidae.... ***Pseudosinella* 20**

17 - Mucro alongado e serrilhado..... ***Troglobius* 18**

17'- Mucro sub quadrado com 4-5 dentes ..... ***Trogolaphysa* 19**

18 - Únguis com dois dentes apicais ímpares, mucro com as duas lamelas serrilhadas, menos de 2mm de comprimento total do corpo do adulto (~1,5mm), antenas 1,8× o comprimento da cabeça..... ***Troglobius brasiliensis***

18'- Únguis com um dente apical ímpar, lamela interna do mucro lisa e externa serrilhada, mais de 2mm de comprimento total do corpo do adulto (~2,3mm), antenas 2,3× o comprimento da cabeça..... ***T. ferroicus***

19 - Olhos 2+2, únguis com um dente apical ímpar pequeno..... ***Trogolaphysa aelleni***

19'- Olhos 0+0, únguis alongado sem dente apical ímpar, dente pareado basal pequeno ..... ***T. hauseri***

20 - Cerdas pré labrais (PL) bífidas (Figura 6A)..... **21**

20'- Cerdas pré labrais simples (Figura 6B) **22**

21 - Cerdas PL não ramificadas, macrochaeta M2 cefálica presente (Figura 6A), mesotórax com microchaetae somente, macrochaetas ausentes..... ***Pseudosienlla phyllunguiculata***

21'- Cerdas PL ramificadas, macrochaeta M2 cefálica ausente (Figura 6C), mesotórax com uma macrochaeta (p3)..... ***P. prelabruscervata***

22 - Lamela externa do unguículus (pe) com um dente grande (Figura 6D) **23**

22'- Lamela externa do unguículus (pe) acuminada (Figura 6E)..... **26**

23 - Cabeça com macrochaetae Pa5 e A2 (Figura 7A), manúbrio e base do dente da fúrcula com cerdas lisas, tenent hair capitado..... ***P. guanhaensis***

23'- Cabeça com microchaetae Pa5 (Figura 7B), todas as cerdas do manúbrio e dente ciliados, tenent hair

variável..... **24**

24 - Mesotórax e metatórax com duas macrochaetae cada (Figura 7C), cerdas labrais lisas, tenent hair acuminado..... ***P. brumadinhoensis***

24'- Mesotórax sem macrochaetae (Figura 7D)..... **25**

25 - Cerda M2 cefálica presente como microchaetae, dente basal do únguis com pequena subdivisão..... ***P.keni***

25'- Cerda M2 cefálica presente como macrochaetae, dente basal do únguis simples sem divisão..... ***P. serpentinensis***

26 - Macrochaetae presentes no mesotórax, cerdas labrais a1-2 ramificadas..... **27**

26'- Somente microchaetae presentes no mesotórax, cerdas labrais simples..... **28**

27 - Cerdas PL e labrais p0-2 finamente ciliadas, cerdas labiais multiciliadas, Abd IV com uma macrochaeta B5..... ***P. cearensis***

27'- Cerdas PL e labrais p0-2 lisas, cerdas labiais lisas ou finamente ciliadas, Abd IV com três macrochaetae (B5-6 e C1)..... ***P. mitodentunguilata***

28 - Cerdas PL lisas, únguis alongado, dente apical do únguis ausente, unguículus alongado sem dente empodial..... ***P. alfanjeunguiculata***

28'- Cerdas PL ciliadas, únguis com dente apical ímpar e basal par, unguículus lanceolado com lamela externa serrilhada..... ***P. neriae***

Principais coleções do Brasil

No Brasil são conhecidas cinco coleções biológicas que possuem uma quantidade mais expressiva de espécimes de Collembola: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP, Museu Paraense Emílio Goeldi e a Coleção de Referência da Fauna de Solo da Universidade Estadual da Paraíba – CRFS/UEPB.

A primeira coleção de Collembola no Brasil começou com o pesquisador Dr. Roger Hipolyte Pierre Arlé (1909-2001), em 1932, na coleção do MNRJ. Segundo a Dra. Maria Cleide de Mendonça, atual curadora da Coleção de Collembola no Museu, durante a gestão do Dr. Arlé existiam 4.000 lotes. Posteriormente, foram acrescidos cerca de 3.200 lotes na gestão da Dra. Mendonça, iniciada em 1980. No MNRJ constava um acervo de 70 espécies tipo depositadas, sendo uma das maiores coleções de Collembola da América do Sul. Infelizmente, todo este acervo foi destruído na noite de 2 de setembro de 2018, em decorrência de um grande incêndio que afetou as instalações desta importante instituição.

No INPA, a coleção de Collembola teve início por volta de 1970 e, atualmente, possui cerca de 58 espécies-tipo, das quais 48 são holótipos e 50 são parátipos (CIPOLA; ALMEIDA, 2018; RIBEIRO *et al.*, 2008).

O MZUSP e o Museu Paraense Emílio Goeldi possuem uma grande quantidade de amostras depositadas, mas pouco do material foi analisado por especialistas em Collembola.

A Coleção de Referência de Fauna de Solo (CRFS) da Universidade Estadual da Paraíba (CRFS - UEPB) é uma das mais recentes coleções de Collembola do Brasil, tendo sido fundada em junho de 2013, com o objetivo de formar uma base de material de referência de espécies registradas em cavernas, sendo a mais relevante no país em relação ao material oriundo destes ecossistemas. Futuramente, a CRFS pretende desenvolver uma plataforma de dados com acesso e navegação virtuais, disponibilizando a identificação das espécies de Collembola do acervo, os dados de coleta e as imagens de microscopia ótica e eletrônica. A CRFS é constituída de exemplares biológicos de vários países como Brasil, Canadá, Eslováquia, Espanha (Ilhas Canárias), Estados Unidos da América, Irã e Polônia. Este material é oriundo de diversos ecossistemas, como florestas tropicais sazonalmente secas, florestas pluviais tropicais, floresta amazônica, mangues, áreas litorâneas, ilhas oceânicas, cavernas e Antártida. Além disso, a CRFS possui testemunhos da fauna provenientes das mais importantes regiões de mineração do Brasil, como o Quadrilátero Ferrífero (Minas Gerais) e Carajás (Pará), além de diferentes regiões carbonáticas. O acervo está organizado em laminários e em álcool, possuindo mais de 16 mil lâminas datadas a partir de 1961, e pouco mais de 300 lotes em via úmida contendo os espécimes de Collembola organizados em números de tombos. A CRFS atualmente possui o maior acervo de Collembola troglóbios do Brasil.

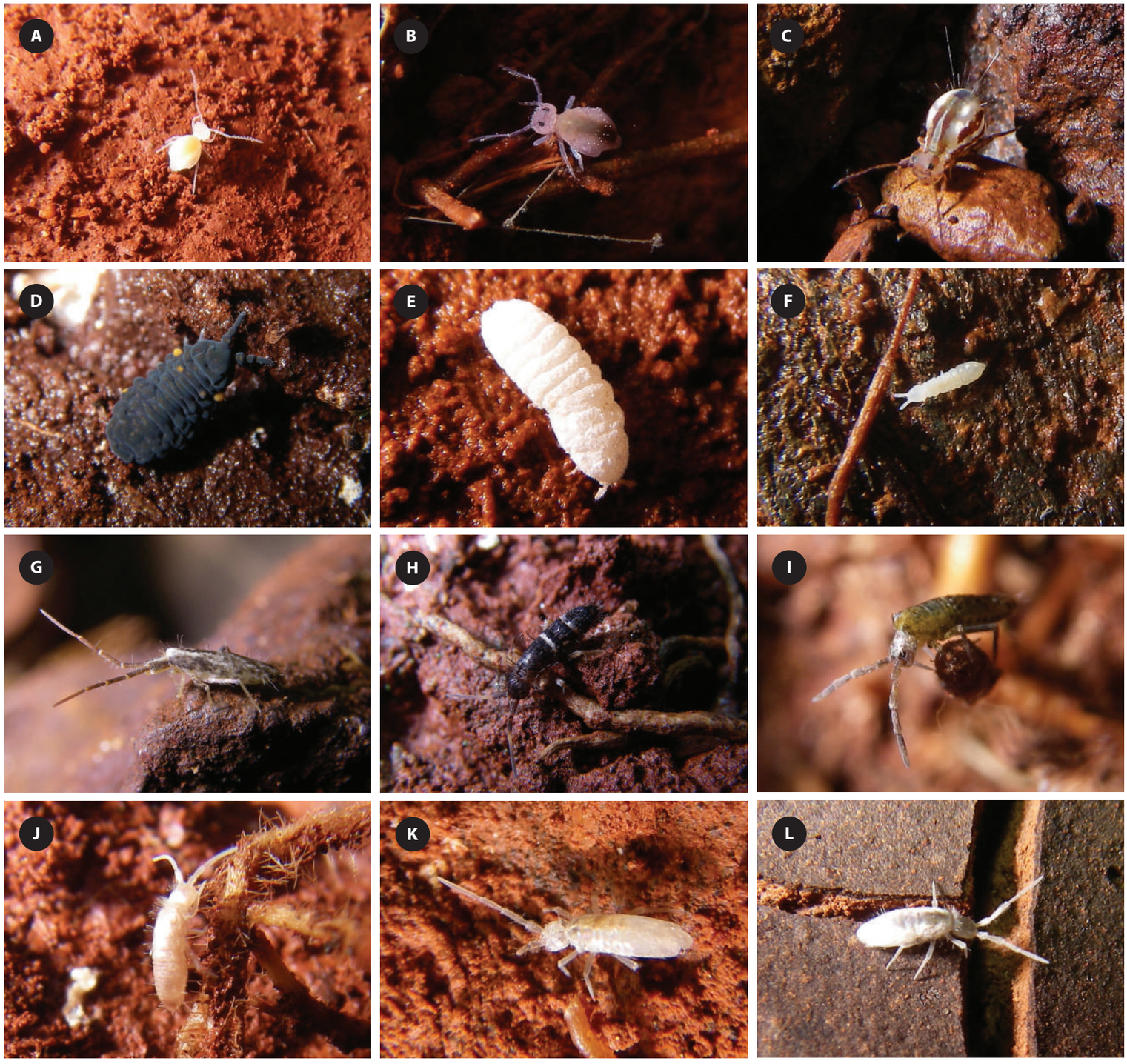


Figura 4. Espécies de Collembola fotografados em cavernas. **A-C)** Symplypleona; **D-F)** Poduromorpha; **G-L)** Entomobryomorpha. Fotos: (Robson de A. Zampaulo).

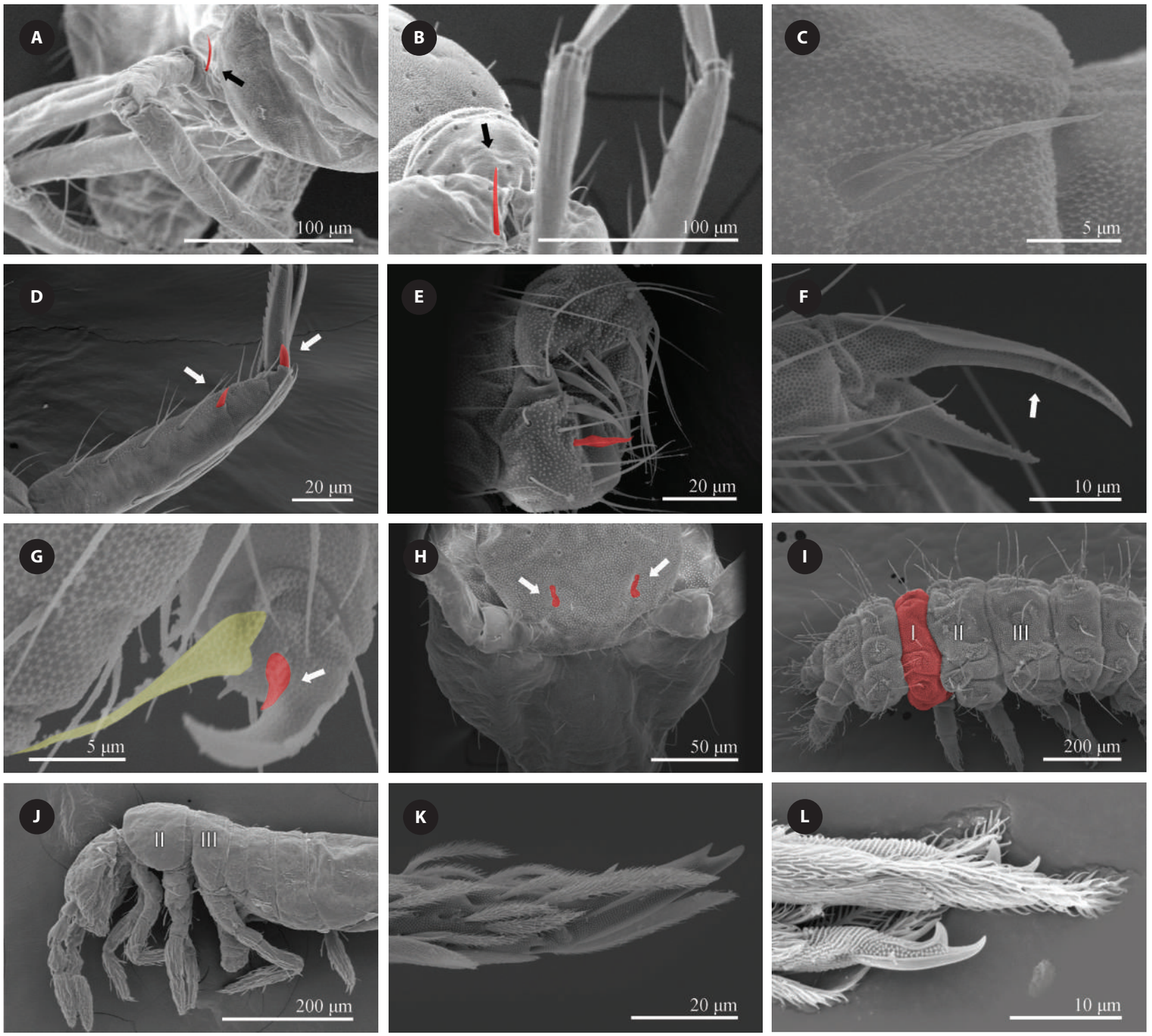


Figura 5. Estruturas morfológicas de Collembola fotografadas em microscópio eletrônico de varredura (MEV). **A)** *Pararrhopalites* sp., espinha metatrocanteral em destaque; **B)** *Pararrhopalites* sp., valva anal lisa em destaque; **C)** *Arrhopalites* sp., órgão metatrocanteral; **D)** *Arrhopalites* sp., cerdas espiniformes do dente da furcula; **E)** *Arrhopalites* sp., cerdas lameladas no abdômen VI; **F)** *Pararrhopalites* sp., seta indica únguis sem dente interno; **G)** *Arrhopalites* sp., em vermelho únguis com dente interno e em amarelo unguiculos filamentoso ultrapassando o únguis; **H)** *Arrhopalites* sp., em destaque cabeça com área lisa sem ornamentação cuticular em frente às antenas; **I)** Poduromorpha, em destaque pró-tórax presente com cerdas; **J)** Entomobryomorpha, pró tórax reduzido sem cerdas e tórax II e III desenvolvidos; **K)** Paronellidae, mucro com mais de dois dentes; **L)** Entomobryidae, mucro com dois dentes.

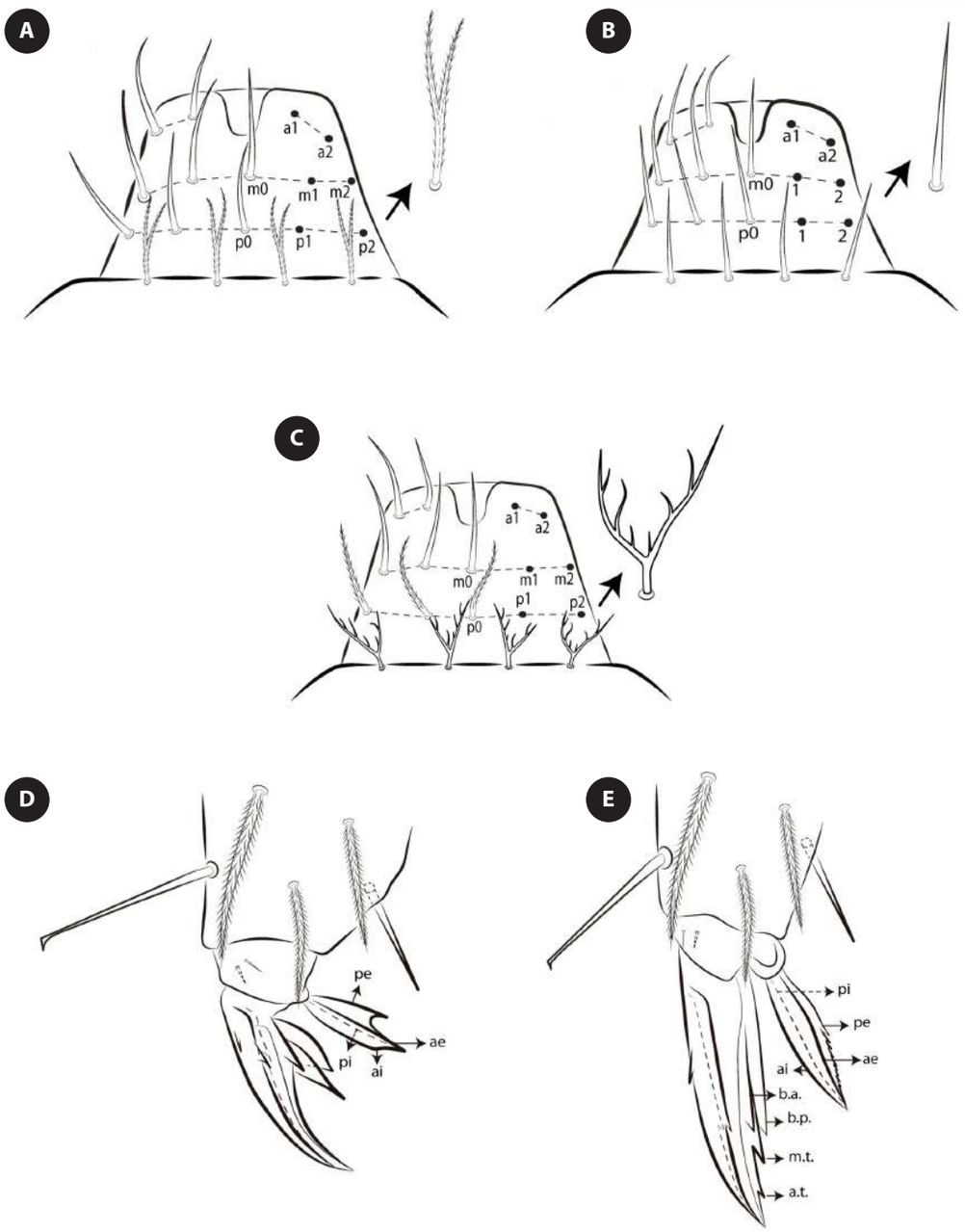


Figura 6. *Pseudosinella* sp., cerdas prélabrais e lamelas externas do unguículus. **A)** *P. phyllunguiculata,* seta indica pré-labrais bífidas; **B)** *P. paraensis,* seta indica pré labrais simples; **C)** *P. prelabruscervata*, seta indica pré-labrais bífidas e ramificadas; **D)** *P. guanhaensis,* unguículus com um dente grande (pe); **E)** *P. cearensis,* dente grande ausente. Figuras modificadas de Cipola *et al.* (2020).

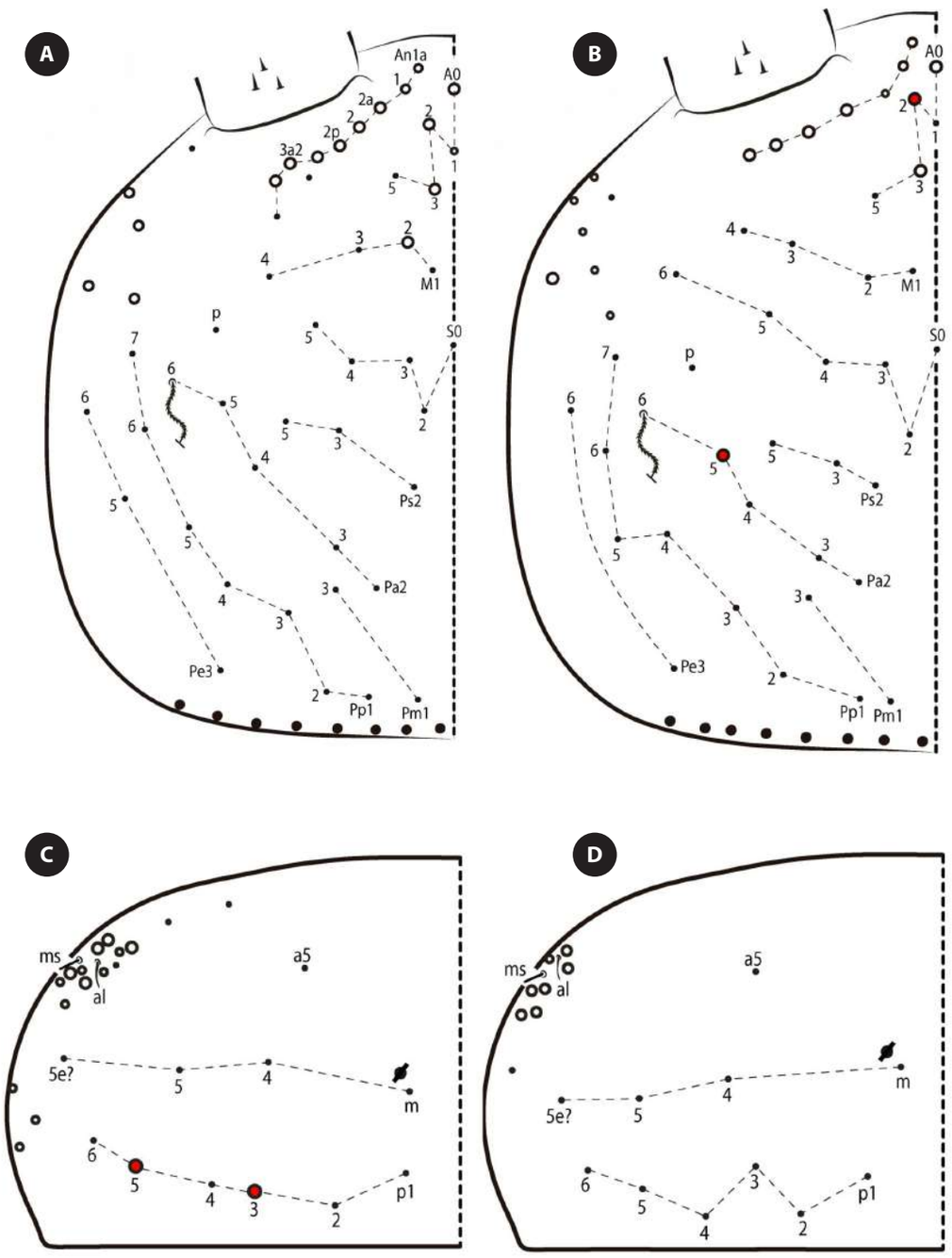


Figura 7. *Pseudosinella* sp., quetotaxia cabeça e mesotórax. **A)** *P. guanhaensis*, em destaque macrochaetae Pa5 e A2 na cabeça; **B)** *P. brumadinhoensis*, Pa5 microchaetae; **C)** *P. brumadinhoensis,* em destaque macrochaetae p3 e p5 do mesotórax; **D)** *P. Keni*, ausência de macrochaetae. Figuras modificadas de Cipola *et al.* (2020).

Agradecimentos

À Vale pela oportunidade e convite para a elaboração deste capítulo. Ao Dr. Nikolas G. Cipola, ao Dr. Lucas Mendes Rabelo e ao Me. Robson de Almeida Zampaulo pelas imagens fornecidas.Lima, Estevam C. A. de Lima teve apoio da Fundação Parque Tecnológico da Paraíba – PaqtcPB e Zeppelin e D. do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (Process 301803/2012-9).

Referências

BELLINGER, P. F.; CHRISTIANSEN, K. A.; JANSSENS, F. **Checklist of the Collembola of the World**. [*S.l.*: *s.n.*], 2020. Disponível em: http:/ /www.collembola.org. Acesso em: 08 ago. 2020.

BRACKENBURY, J. A novel method of self-righting in the springtail *Sminthurus viridae* (Insecta, Collembola). **Journal of Zoology**, [*s.l.*], v. 222, p. 1-19, 1990.

BRITO, R. A.; LIMA, E. C. A.; ZEPPELINI, D. Three new species of Collembola (Arthropoda: Hexapoda) from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4700, n. 4, p. 401-430, 2019.

CHRISTIANSEN, K.; PIKE, E. Cretaceous Collembola (Arthropoda, Hexapoda) from the Upper Cretaceous of Canada. **Cretaceous Research**, [*s.l.*], v. 23, p. 165-188, 2002.

CHRISTIANSEN, K. Morphological adaptations. *In*: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (ed.), **Encyclopedia of Caves**. 2nd ed. [*S.l.*]: Academic Press, 2012.

CICCONARDI, F.; FANCIULLI, P. P.; EMERSON, B. C. Collembola, the biological species concept and the underestimation of global species richness. **Molecular Ecology**, [*s.l.*], v. 22, p. 5382-5396, 2013.

CIPOLA, N. G.; ALMEIDA, T. M. Type species of Collembola (Hexapoda) from Collection of Invertebrates of Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brazil. *In*: CONGRESSO COLOMBIANO DE ZOOLOGIA, 5; SIMPOSIO DE COLECCIONES ZOOLÓGICAS, 2, 2018, Bogotá. **Anais** [...], Bogotá: [*s.n.*], 2018.

CIPOLA, N. G.; SILVA, D. D.; BELLINI, B. C. Class Collembola. *In*: HAMADA, N.; THORP, J. H.; ROGERS, D. C. (ed.). **Keys to Neotropical Hexapoda-Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates**. 4th ed. London, UK: Elsevier Academic Press, 2018. p. 11-55.

CIPOLA, N. G. New species from the nivicola group of Hypogastrura Bourlet, 1839 (Collembola, Poduromorpha, Hypogastruridae) from Canada. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4786, p. 199-220, 2020.

CIPOLA, N. G.; OLIVEIRA, J. V. L.; BELLINI, B. C.; FERREIRA, A. S.; LIMA, E. C. A.; BRITO, R. A. ; STIEVANO, L. C. ; SOUZA, P. G. C.; ZEPPELINI, D. Review of Eyeless *Pseudosinella* Schäffer (Collembola, Entomobryidae, and Lepidocyrtinae) from Brazilian Caves. **INSECTS**, [*s.l.*], v. 11, p. 194-333, 2020.

CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats**. Oxford: Oxford University Press, 2009.

CULVER, D. C.; PIPAN, T. **Shallow Subterranean Habitats. Ecology, Evolution and Conservation**. Oxford: Oxford University Press, 2014.

DEHARVENG, L. Collemboles cavernicoles. VII: *Pseudosinella bessoni* n. sp. et note sur l' evolution morphologique de la griffe chez les *Pseudosinella*. **Revue Suisse de Zoologie**, [*s.l.*], v. 95, p. 203-208, 1988.

DEHARVENG, L., BEDOS, A. Diversity patterns in the tropics. *In*: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (ed.), **Encyclopedia of Caves**. 2nd ed. [*S.l.*]: Academic Press, 2012.

DEHARVENG, L.; D'HAESE, C.; BEDOS, A. Global diversity of springtails (Collembola; Hexapoda) in freshwater. **Hydrobiologia**, [*s.l.*], v. 595, p.329-338, 2008.

DEHARVENG, L.; JANTARIT, S.; BEDOS, A. Revisiting *Lepidonella* Yosii (Collembola: Paronellidae): character overview, checklist of world species and reassessment of *Pseudoparonella doveri* Carpenter. **Annales de la Société entomologique de France (N.S.)**, [*s.l.*], v. 54, p. 381-400, 2018.

DESSEN, E. M. B.; ESTON, V. R.; SILVA, M. S.; TEMPERINI-BECK, M. T.; TRAJANO, E. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. **Ciência e Cultura**, [*s.l.*], v. 32, p. 714-725, 1980.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Guano communities in tropical caves. *In*: WILKINS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (ed.). **Subterranean Ecosystems**. [*S.l.*]: Elsevier, 2000.

HOPKIN, S. P. **Biology of Springtails: Collembola (Insecta)**. Oxforf: Oxford Universit Press, 1997.

ICMBIO/MMA. **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção**. Brasília, DF: [*s.n.*], 2018. 492 p. v.1.

JANTARIT, S.; SATASOOK, C.; DEHARVENG, L. *Coecobrya sirindhornae* sp. n., the most highly troglomorphic Collembola in Southeast Asia (Collembola, Entomobryidae). **Zookeys**,

[*s.l.*], v. 824, p. 21-44, 2019.

KONOPOVÁ, B.; KOLOSOV, D.; O'DONNELL, M. J. Water and ion transport across the eversible vesicles in the collophore of the springtail *Orchesella cincta*. **Journal of Experimental Biology**, [*s.l.*], v. 222, p. 1-9, 2019.

LUKIĆ, M. Collembola. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T. (ed.). **Encyclopedia of Caves**, 3th ed. London, UK: Elsevier Academic Press, 2019. p. 308-319.

PALACIOS-VARGAS, J. G.; GNASPINI-NETTO, P. A new Brazilian species of *Acherontides* (Collembola: Hypogastruridae), with notes on its ecology. **Journal of the Kansas Entomological Society**, [*s.l.*], v. 65, p. 443-447, 1992.

PALACIOS-VARGAS, J. G.; ZEPPELINI, D. A new species of *Troglobius* (Collembola, Paronellidae) from Brazil. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 23, p. 173-177, 1994.

PALACIOS-VARGAS, J. G.; ZEPPELINI, D. Seven new *Arrhopalites* (Hexapoda: Collembola) from Brazilian and Mexican caves. **Folia Entomológica Mexicana**, [*s.l.*], v. 93, p. 7-23, 1996.

RIBEIRO, J. M. F.; MAGALHÃES, C.; RAFAEL, J. A.; HENRIQUES, A. L. Catalogue of type specimens of invertebrates in the collection of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brazil. II. Hexapoda: Collembola, Diplura, Archaeognatha, Ephemeroptera and Blattaria. **Revista Brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 52, p. 595-598, 2008.

RIDLEY, H. N. Notes on the zoology of Fernando Noronha; Thysanura and Collembola. **Journal of the Linnean Society of London, Zoology**, [*s.l.*], v. 20, p. 556-559, 1890.

SILVA, D. D.; BELLINI, B. C. *Trogolaphysa formosensis* sp. nov. (Collembola: Paronellidae) from Atlantic Forest, Northeast Region of Brazil. **Zoologia**, [*s.l.*], v. 32, p. 53-58.

SOUZA, P.G.C.; MEDEIROS, G.S.; FERREIRA, R. L.; SOUZA-SILVA, M.; BELLINI, B. C. A Highly Troglomorphic New Genus of Sminthuridae (Collembola, Symphypleona) from the Brazilian Semiarid Region. **Insects**, [*s.l.*], v.13, 650, 2022.

YOSHII, R. Paronellid Collembola from Caves of Central and South America collected by P Strinati. **Revue suisse de Zoologie**, [*s.l.*], v. 95, p. 449-459, 1988.

ZEPPELINI, D.; PALACIOS-VARGAS, J. G. A. New Troglomorphic species of *Arrhopalites* (Collembola: Arrhopalitidae) from Brazil. **Journal of the New York Entomological Society**, [*s.l.*], v. 107, p. 78-81, 1999.

ZEPPELINI, D. The genus *Arrhopalites* Börner, 1906 (Collembola, Appendiciphora, Arrhopalitidae) in the Neotropical Region, with description of four new cave species from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 1124, p. 1-40, 2006.

ZEPPELINI, D.; BRITO, R. Two new species of *Pararrhopalites* (Collembola: Symphypleona: Sminthuridae) in Brazil. **Florida Entomologist**, [*s.l.*], v. 97, p. 1733-744, 2014.

ZEPPELINI, D. F.; BELLINI, B. C. **Introdução ao estudo dos Collembola**. João Pessoa: Editora Universitária da UFPB, 2004.

ZEPPELINI, D.; QUEIROZ, G. C., BELLINI, B. C. Collembola. *In*: **CATÁLOGO Taxonômico da Fauna do Brasil**. Disponível em: http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/379. Acesso em: 28 maio 2020.

ZEPPELINI, D.; BRITO, R. A.; LIMA, E. C. A. Three new species of Collembola (Arthropoda: Hexapoda) from Central Brazilian shallow caves: Side effects of long term application of environmental law on conservation. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4500, p. 59-81, 2018.

ZEPPELINI, D.; LIMA, E. C. A.; BRITO, R. A.; SOARES, G. A. A New Species of *Pararrhopalites* Bonet & Tellez (Collembola, Symphypleona, Sminthuridae) from Iron Caves in Brazil. **Neotropical Entomology**, [*s.l.*], v. 47, p. 492-501, 2018.

ZEPPELINI, D.; SILVA, D. D.; PALACIOS-VARGAS, J. G. A new species of *Troglobius* (Collembola, Paronellidae, Cyphoderinae) from a Brazilian iron cave. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 14, p. 1-13, 2014.

Rodrigo Lopes Ferreira

Robson de Almeida Zampaulo

Robson de Almeida Zampaulo

Pseudonannolene lundi
Lucas Mendes Rabelo

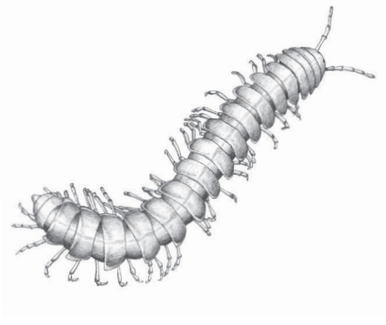
12

Diplopoda

LUIZ F. MORETTI INIESTA
Laboratório de Coleções Zoológicas, Instituto Butantan
Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo - USP

RODRIGO S. BOUZAN
Laboratório de Coleções Zoológicas, Instituto Butantan
Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo - USP

CLÁUDIO A. R. DE SOUZA
Laboratório de Coleções Zoológicas, Instituto Butantan



Introdução geral

A Classe Diplopoda é composta de aproximadamente 12.000 espécies descritas (ENGHOFF *et al.*, 2015). Apesar de pouco explorada, ocupa o patamar de terceiro maior grupo entre os artrópodes terrestres, ficando atrás apenas de Insecta e Arachnida. Os diplópodes estão distribuídos em todos os continentes, excetuando a Antártida, ocorrendo em florestas tropicais, subtropicais, temperadas, tundras, taigas e regiões desérticas (GOLOVATCH; KIME, 2009). Uma riqueza significativa de espécies ocorre em afloramentos cársticos e em macro e micro cavernas (ENGHOFF, 2015; GOLOVATCH; KIME, 2009; SHEAR, 1973). Diplópodes apresentam baixa vagilidade (i.e., capacidade de deslocamento), ocasionando alto grau de endemismo em pequenas áreas de ocorrência.

No Brasil, os diplópodes são conhecidos como piolhos-de-cobra, embuás ou gongolos. São animais pacíficos, caracterizados por movimentos lentos e hábitos crípticos. Grande parte das espécies do grupo podem liberar secreções com base em fenóis ou quinonas para proteção de possíveis predadores. Estas secreções, quando entram em contato com a pele humana, podem causar eritema, leve inchaço ou prurido local e não são conhecidos casos com alguma evolução para quadros clínicos moderados ou graves. Atualmente, os estudos são focados no potencial biotecnológico do grupo em relação à secreção de quinonas, como por exemplo, as hidrobenzoquinonas (SHEAR, 2015). Os diplópodes ocorrem em todos os estratos do solo, desde estruturas superficiais (pedras e troncos de árvores caídas) até em camadas mais profundas da serrapilheira. Neste cenário, destaca-se a importância das espécies na ciclagem de nutrientes orgânicos e fragmentação da serrapilheira (DAVID, 2015).

Embora não haja uma lista atualizada de espécies dessa classe no Brasil, atualmente são reconhecidas pouco mais de 600 espécies. Em grande parte, essas espécies estão concentradas na região Sudeste, principalmente nos estados de São Paulo e Rio de Janeiro (BOUZAN *et al.*, 2021), devido ao maior volume de levantamentos faunísticos e estudos taxonômicos feitos por pesquisadores europeus na região no início do século XX.

Estudos morfológicos e moleculares sugerem que Diplopoda seja grupo irmão da pequena classe de miriápodes Pauropoda, dentro do grupo Dignatha. Ambas as classes, junto de Symphyla, formam o clado denominado de Progoneata, grupo irmão de Chilopoda (FERNÁNDEZ *et al.*, 2018). Segundo classificações mais recentes, a classe Diplopoda é dividida em 16 ordens, no entanto, com suas relações evolutivas ainda em discussão (Figura 1).

Diplópodes são identificados pela presença de segmentos fundidos formando o anel corpóreo (= diplossegmento). De modo geral, os diplossegmentos (Figura 3A-B) correspondem àqueles a partir do quarto ou quinto anel corpóreo, enquanto os primeiros anéis poscefálicos são ápodes ou com apenas um par de apêndices locomotores (ENGHOFF *et al.*, 1993; KOCH, 2015). Todos anéis, incluindo o primeiro denominado de *collum*, são subdivididos em regiões chamadas de prozona e metazona. Comparativamente, cada anel é composto de um tergito, dois pleuritos e esternitos associados a pranchas espiraculares (ENGHOFF *et al.*, 1993, 2015; WESENER *et al.*, 2014). O gnatoquilário (Figura 3C-D) é composto por elementos dos podômeros da primeira maxila (KOCH, 2015). A relação da primeira maxila (e mandíbula), intimamente associada ao hábito alimentar, favorece o agrupamento entre Pauropoda e Diplopoda em Dignatha (FERNÁNDEZ *et al.*, 2018). Como arquitetura básica, o gnatoquilário é composto pelos cardos e estipes, delimitando o pós-mentum, mentum, pró-mentum e lamelas linguais. A variação na composição e morfologia dos escleritos do gnatoquilário ocorre entre ordens, famílias ou mesmo entre gêneros relacionados (HOFFMAN, 1980). Estudos filogenéticos têm demonstrado que a variação observada no gnatoquilário de alguns grupos pode ser fruto de diversos eventos independentes, além da própria ancestralidade comum de seus táxons (INIESTA *et al.*, 2020).

As principais características usadas na identificação de espécies correspondem às estruturas sexuais. Machos e fêmeas apresentam aberturas genitais pareadas na base do segundo par de pernas (KOCH, 2015). Em machos, a estrutura pode estar associada ao pênis (INIESTA *et al.*, 2020) ou gonapófise (BOUZAN *et al.*, 2020), enquanto nas fêmeas, correspondem às vulvas ou cifópodos (Figura 3F).

Para Diplopoda, as estruturas sexuais implicam evolução rápida e divergente em nível específico. No centro dessa discussão

sobre a variação genital estão os mecanismos evolutivos que determinam suas modificações, como o de chave e fechadura (gonópodos e vulvas), a seleção sexual por escolha da fêmea e a coevolução antagônica entre machos e fêmeas.

Os gonópodos (ou gonopódios), pernas modificadas em machos para função sexual, são majoritariamente usados para determinações de espécies. Em juvenis, ainda correspondem a pernas locomotoras funcionais (ENGHOFF *et al.*, 1993) e, à medida que ecdises acontecem, estas estruturas sofrem modificações de leves a abruptas, até a completa metamorfose. A massa espermática é liberada pelo gonóporo masculino e transferida para o feminino através de invólucros (em Penicillata) ou por meio dos gonópodos na cópula (em Chilognata). Estruturas secundárias também podem estar associadas aos gonópodos, como os peltogonópodos (com função acessória) ou paragonópodos (pernas anteriores e/ou posteriores modificadas).

A morfologia dos gonópodos varia entre grupos. Em Pentazonia, correspondem ao último par de pernas (assim denominados de telópodes). Em Helminthomorpha, estão no oitavo e/ou nono par de pernas. Os gonópodos são divididos em duas partes: gonocoxa, a parte mais proximal; e o telopodito, que extrai o fluído seminal do gonóporo e o injeta no receptáculo feminino (KOCH, 2015). Quando o canal seminal é observável na gonocoxa, recebe o nome de cânula, enquanto no telopodito corresponde ao sulco seminal. No ápice do telopodito desemboca-se o canal, sendo a região denominada de solenômero (Figura 3E). Modificações secundárias são observadas no gonópodo de inúmeros grupos, como macrocerdas, lamelas, tubérculos e outros processos secundários.

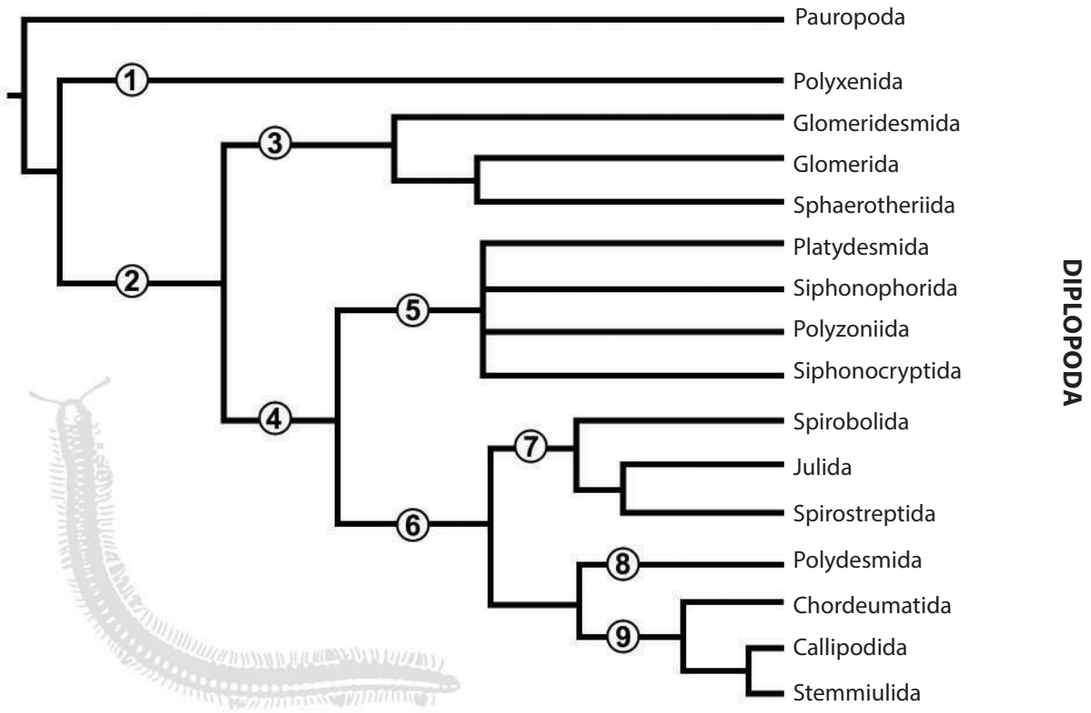


Figura 1. Relações entre as ordens de Diplopoda (modificado de SIERWALD; BOND, 2007). Clados: **1**, Penicillata; **2**, Chilognatha; **3**, Pentazonia; **4**, Helminthomorpha; **5**, Colobognatha; **6**, Eugnatha; **7**, Juliformia; **8**, Merochaeta; **9**, Nematophora.

A reprodução dos diplópodes ocorre por meio de fertilização interna, acompanhada de um processo de acasalamento (ou entrelaçamento, como em Helminthomorpha) que pode durar poucos minutos até 48 horas. Os ovos fertilizados são esféricos, com camada cerosa externa e reservas de nutrientes no vitelo. Estes são depositados em quantidades que variam de grupo a grupo, chegando até a 2.000 ovos postos em membros de Merochaeta. Para Juliformia, os ovos são individualizados e dispostos entremeados à serrapilheira ou ao húmus, ao passo que na ordem Polydesmida eles são protegidos sob uma câmara edificada pela fêmea formada de argila ou barro, de onde emergem os juvenis polidesmídeos com cutícula mais fina, esbranquiçada e de hábito recluso (Figura 2E).

A variação na arquitetura do corpo entre diferentes grupos pode ser explicada pela diferença de seus hábitos de vida (Figura 4). Espécies associadas às cascas de árvores apresentam corpo menor e exoesqueleto menos calcificado (Penicillata) (Figura 2C); as espécies encontradas entre estratos superficiais da serrapilheira apresentam corpo mais achatado dorso-ventralmente (Merochaeta) (Figura 2D, 6F); as de hábito escavador contam com corpo cilíndrico e anéis compactos (Juliformia) (Figura 2A); já nas espécies adaptadas à perfuração, o corpo é vermiforme e o gnatoquilário modificado (Colobognatha) e, por fim, há aquelas capazes de se conglobar, formando um esfera quase perfeita (Pentazonia) (GOLOVATCH; KIME, 2009).

Principais grupos encontradas em cavernas do Brasil

Uma parcela das espécies apresenta exoesqueleto compacto e rígido, principalmente pela adição de sais de cálcio (KOCH, 2015). Diplópodes possuem majoritariamente hábitos noturnos, têm preferência por ambientes relativamente úmidos, com disponibilidade de recursos orgânicos e relativa concentração de cálcio. Frente a este cenário, é evidente a relação de distribuição e riqueza da classe com regiões cársticas (GOLOVATCH; KIME, 2009).

Grande parte das informações disponíveis sobre diplópodes cavernícolas está concentrada em estudos no Holártico (CULVER; SHEAR, 2012). Atualmente, espécies troglóbias conhecidas no mundo integram as ordens Glomeridesmida, Glomerida, Polydesmida, Chordeumatida, Julida e Spirostreptida e estão distribuídas, principalmente, nos Alpes Dináricos, nos Pirineus, na América do Norte, no México e, mais recentemente, no Brasil e no Sudeste Asiático. Destaca-se que, embora a descrição de troglóbios seja foco de estudos recentes, muitas espécies permanecem ainda desconhecidas, tanto pela deficiência amostral, quanto pela falta de taxonomistas especializados. Recentemente, foram levantados questionamentos sobre algumas espécies cavernícolas de Chordeumatida na América do Norte, uma vez que exames de material genético sugerem possíveis espécies diferentes em populações morfologicamente idênticas (CULVER; SHEAR, 2012). O mesmo cenário pode ser observado para espécies troglóbias no Brasil, principalmente para as ordens Glomeridesmida, Polydesmida e Spirostreptida.

Estudos sobre a fauna cavernícola do grupo no Brasil tiveram início com descrições feitas pelo pesquisador alemão Otto Schubart, na metade do século XX. Posteriormente, uma importante parcela de informações foi obtida nos estudos de listagem de espécies. Cabe destacar o artigo publicado por Trajano *et al.,* (2000), que teve como foco a diversidade de espécies cavernícolas (troglóbias e não troglóbias) de diplópodes no país.

A diversidade de espécies em cavernas no Brasil reflete a riqueza do grupo em ambientes epígeos. Grupos mais recorrentes no ambiente cavernícola são das ordens Polydesmida (Chelodesmidae, Cyrtodesmidae, Cryptodesmidae, Fuhrmannodesmidae, Oniscodesmidae, Paradoxosomatidae e Pyrgodesmidae), Spirobolida (Rhinocricidae) e Spirostreptida (Spirostreptidae e Pseudonannolenidae).

Outras ordens, embora pouco frequentes, também podem ser encontradas em ambientes cavernícolas, como Glomeridesmida, Polyxenida, Siphonophorida e Stemmiulida. Espécies introduzidas também são observadas, como *Oxidus gracilis* (Koch, 1847) e *Orthomorpha coarctata* (Saussure, 1860) (Paradoxosomatidae). Espécies dos gêneros *Brasilodesmus* Brölemann, 1929, *Leptodesmus* deSaussure, 1859 (Chelodesmidae), *Pseudonannolene* Silvestri, 1895 (Pseudonannolenidae) e *Rhinocricus* Karsch, 1881 (Rhinocricidae) são comumente observadas em cavernas no país. De modo geral, a determinação de gêneros/espécies ocorre por meio de machos adultos para dissecação de diversas estruturas sexuais (e não apenas gonópodos) e para comparação com série-tipo, dado que muitos grupos ainda carecem de revisões taxonômicas. Para tanto, é extremamente recomendável a maior amostragem possível de machos, principalmente para o entendimento quanto à variação morfológica ou polimorfismo. Na grande maioria dos grupos não é possível a determinação precisa de espécies, gêneros, tribos ou mesmo famílias a partir de fêmeas e juvenis.

No que concerne à distribuição da Classe, as regiões carbonáticas dos grupos Bambuí e Açungui concentram cerca de 80% dos registros de diplópodes (Figura 5). Recentemente, a Floresta Nacional de Carajás (FLONA de Carajás) e as áreas adjacentes localizadas no sudeste do Estado do Pará têm se destacado pela riqueza encontrada (ver item Diversidade de

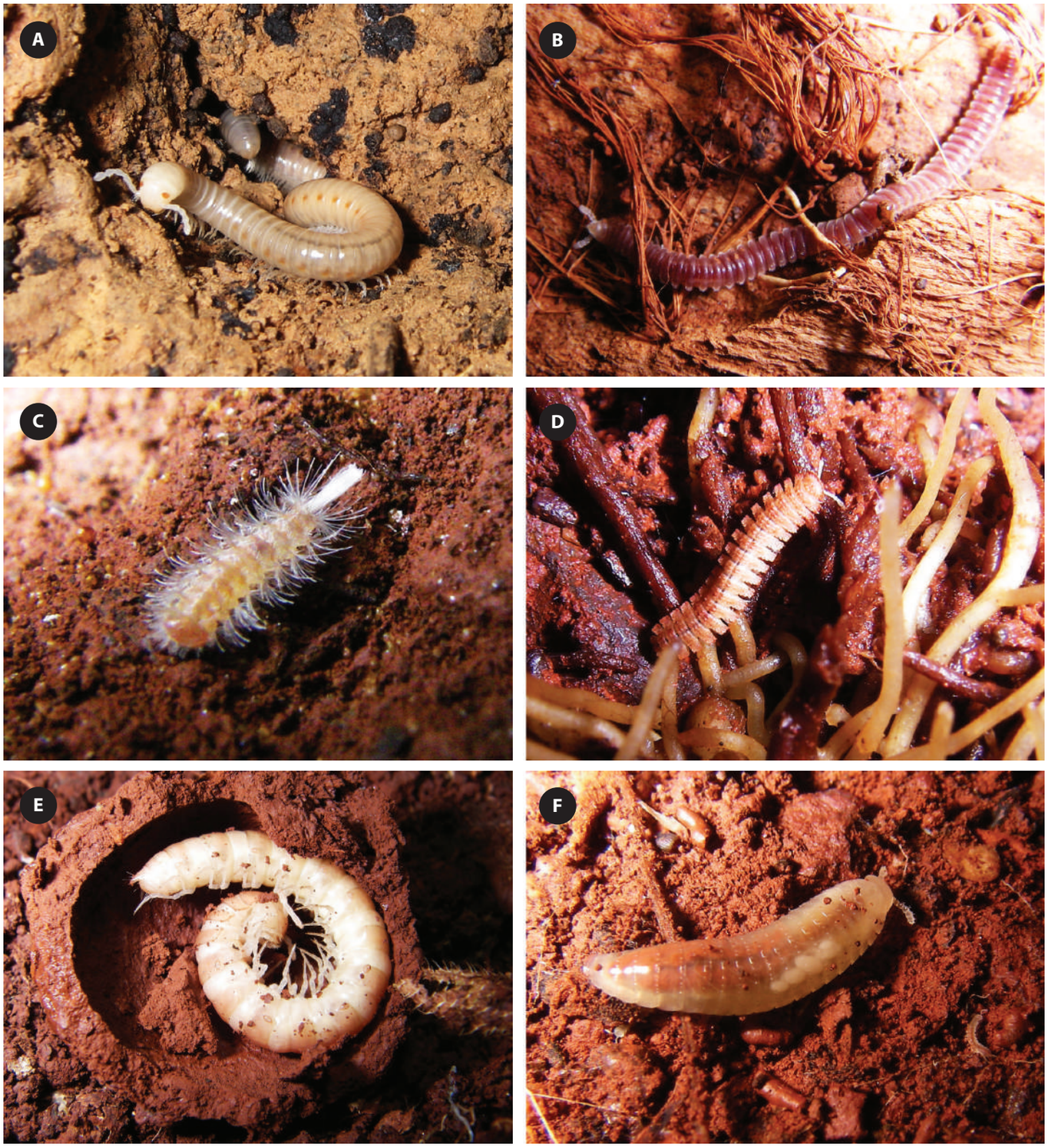


Figura 2. Exemplares de diferentes Ordens de diplópodes encontrados em cavernas do Brasil. **A)** Spirostreptida: *Pseudonannolene ambuatinga* (espécie troglóbia); **B)** Siphonophorida; **C)** Polyxenida; **D)** Polydesmida: Pyrgodesmidae; **E)** Polydesmida: Juvenil de Chelodesmidae; **F)** Glomeridesmida: *Glomeridesmus spelaeus* (espécie troglóbia). Fotos: (Robson de A. Zampaulo).

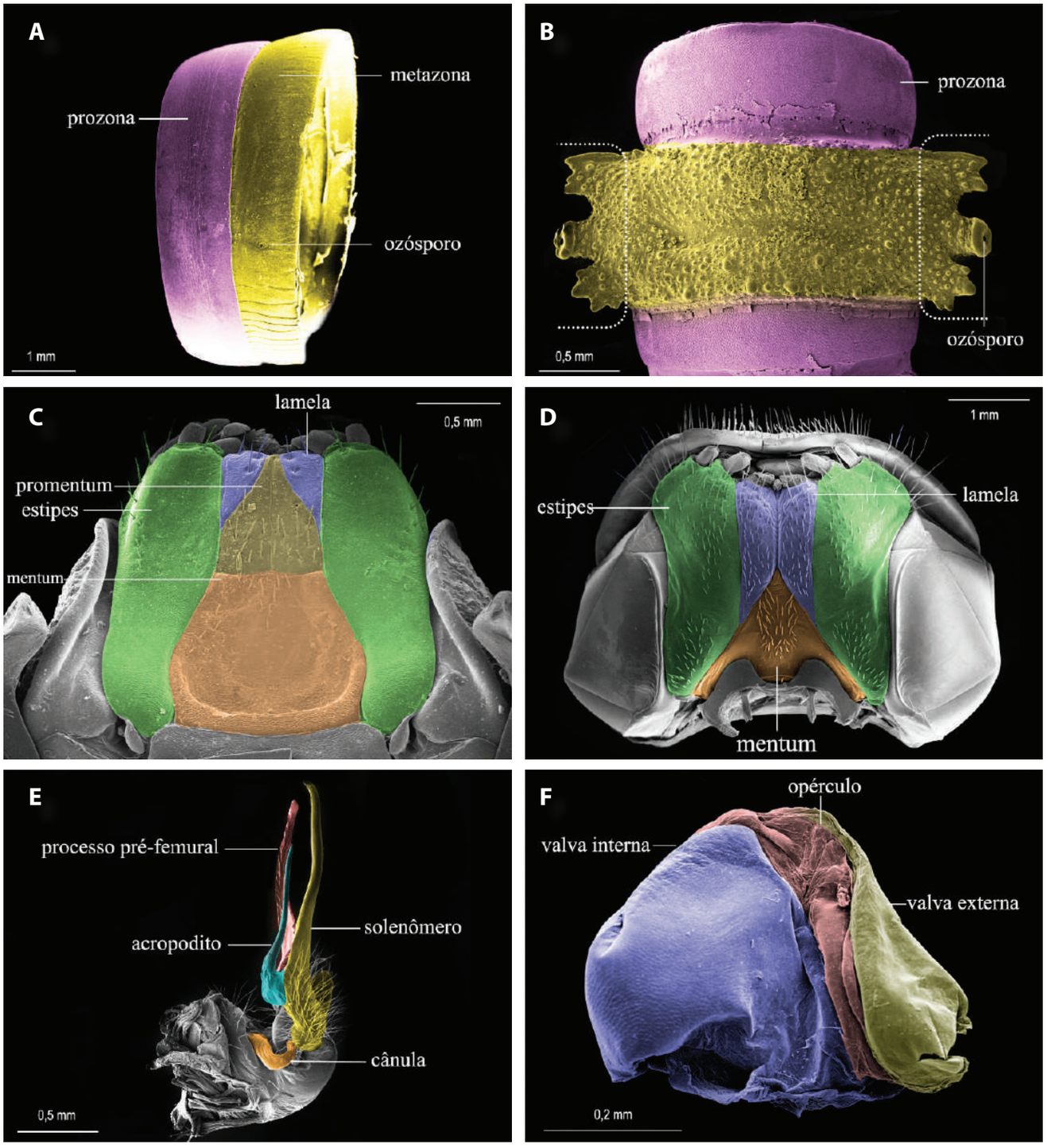


Figura 3. A) Anel corpóreo em Pseudonannolenidae, vista lateral; **B)** Anel corpóreo em Chelodesmidae, vista dorsal, linha pontilhada se refere ao paranoto; **C)** Gnatoquilário em Pseudonannolenidae, vista ventral; **D)** Gnatoquilário em Chelodesmidae, vista ventral; **E)** Gonópodo de *Parastenonia carajas* Bouzan & Iniesta, 2020 (Chelodesmidae), em vista mesal; **F)** Vulva direita de *Pseudonannolene microzoporus* Mauriés, 1987 (Pseudonannolenidae).

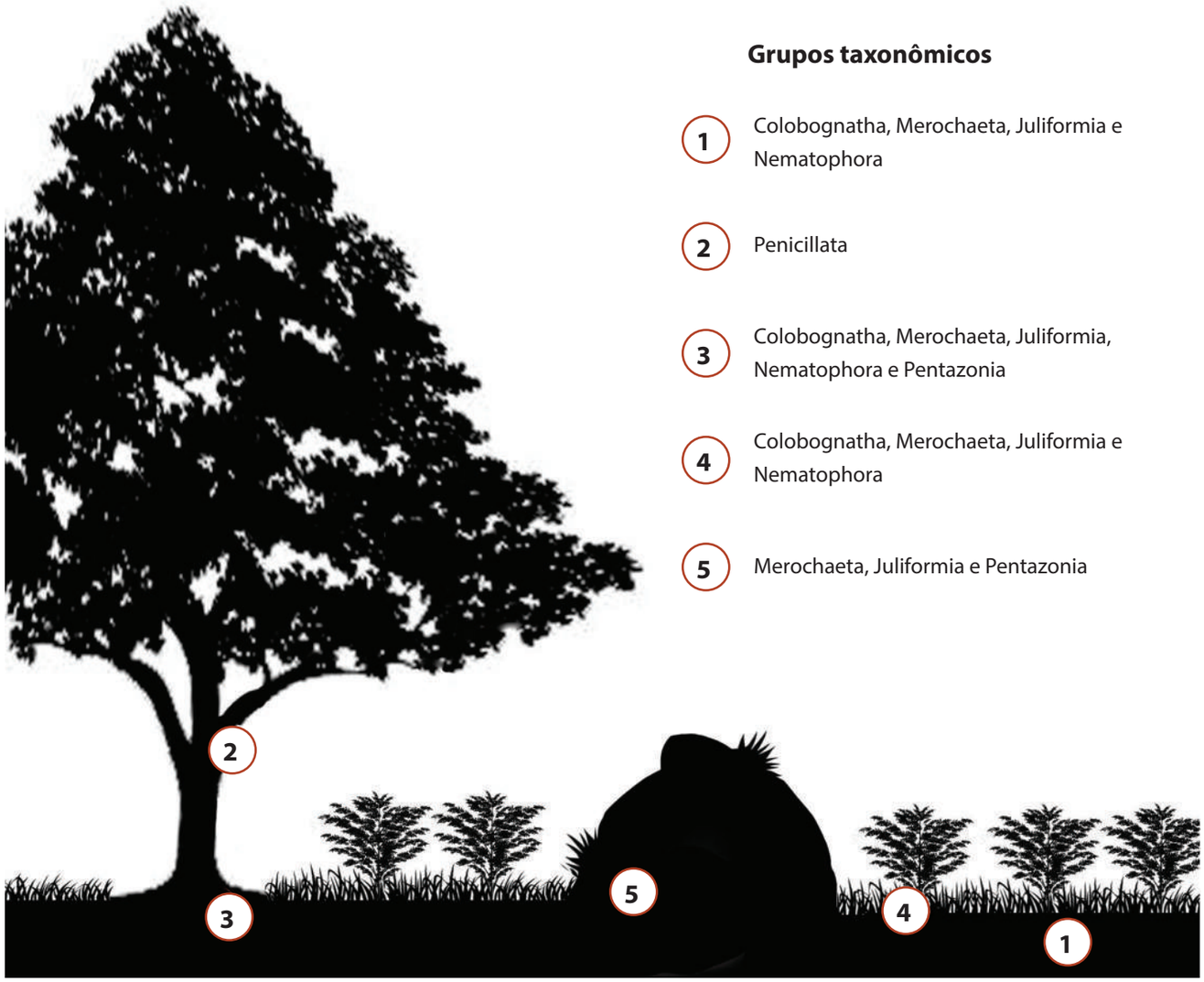


Figura 4. Representação da relação entre locais de ocorrência com os possíveis grupos de Diplopoda a serem observados. Os números representam os biótopos e seus respectivos grupos taxonômicos.

espécies troglóbias). Além disso, a FLONA de Carajás também destaca-se pela concentração de espécies troglóbias ou de grupos registrados unicamente para a região (INIESTA *et al.*, 2012; INIESTA; FERREIRA, 2013a).

Principais troglomorfismos

Características morfológicas de espécies que ocupam a serrapilheira e camadas subsuperficiais do solo propiciam condições favoráveis para que colonizem porções mais profundas do ambiente subterrâneo (SHEAR, 1973). Contudo, tais características podem se sobrepor àquelas apresentadas por indivíduos que habitam exclusivamente o ambiente subterrâneo (troglóbios), o que dificulta a delimitação assertiva de indivíduos não-troglomórficos e troglomórficos/troglóbios (TRAJANO *et al.*, 2000). Desta forma, a delimitação de espécies troglomórficas torna-se uma tarefa sobremaneira árdua.

Os troglomorfismos para membros da classe não seguem padrão bem definido. Há variações morfológicas de diferentes estruturas que podem evidenciá-los para determinados grupos, mas não para outros, inclusive em relação a grupos com proximidade taxonômica (SHEAR, 1973). Liu *et al.* (2017) destacaram que o tamanho do corpo, a despigmentação e o alongamento do fêmur e do tarso nas pernas foram eviden-

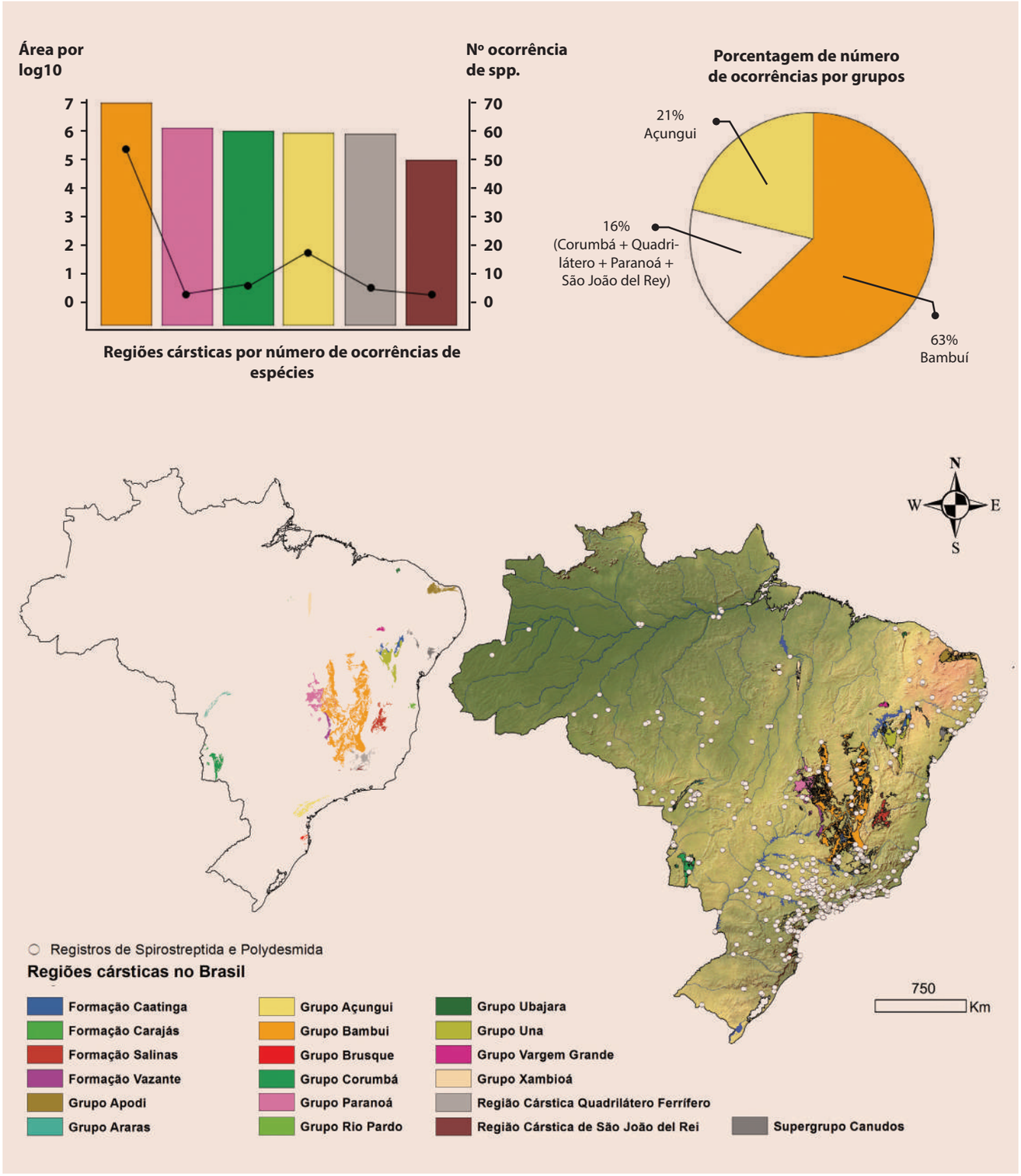


Figura 5. Mapa de distribuição e percentual de ocorrências (atualizados até 2019) das ordens Spirostreptida e Polydesmida em regiões cársticas no Brasil.

ciados para todos os grupos troglóbios (espécies de Glomerida, Polydesmida, Chordeumatida e Spirostreptida). Caracteres pouco relatados também podem indicar restrição ao ambiente subterrâneo, como modificações na epi-hipofaringe e espiráculos (ENGHOFF *et al.*, 1997), sensilas nas antenas (INIESTA; FERREIRA, 2013a), cones sensoriais e garras tarsais (REBOLEIRA; ENGHOFF, 2018).

De forma geral, os principais troglomorfismos observados nos diplópodes são a despigmentação (Figura 6A), a redução da espessura da cutícula (em Chilognatha), a redução ou a ausência de olhos para grupos não anoftálmicos (Figura 6C), o alongamento de apêndices e a redução (ou o aumento) do tamanho corpóreo, quando comparados às espécies epígeas relacionadas (Figura 6A) (INIESTA *et al.,* 2012; INIESTA; FERREIRA, 2013a; TRAJANO *et al.*, 2000). É importartante destacar que, embora tais características possam ser associadas à restrição ao ambiente cavernícola, a presença ou as variações dessas características não são pleno indicativo da condição troglóbia dessas espécies. Para tanto, torna-se altamente recomendável um estudo taxonômico mais aprofundado para confirmar o status da espécie, evitando possíveis enganos.

Os erros mais comuns na determinação de espécies troglóbias correspondem aos estágios de desenvolvimento (juvenis recém-eclodidos e subadultos). Em Spirostreptida, por exemplo, juvenis apresentam menor número de ocelos e frouxamente agrupados (Figura 6C-D), em razão de sucessivos processos de metamorfose ao longo de seu desenvolvimento. Um ponto importante é que a redução de ocelos pode não ser necessariamente indicativo de troglomorfismo, uma vez que espécies adultas não-troglóbias também podem apresentá-los em menor número (INIESTA *et al.*, 2020). Além disso, juvenis também podem apresentar a cutícula menos esclerificada (recém-eclosão ou processo recente de ecdise) (Figuras 2E, 6B e 6E) e pouco pigmentada, além da intensificação de hábitos mais crípticos para proteção contra possíveis predadores.

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

As primeiras descrições de espécies de invertebrados restritas às cavernas no Brasil foram do quelodesmídeo *Leodesmus yporangae* (Schubart, 1946) e do pirgodesmídeo *Yporangiella stygius* Schubart, 1946, da região do Alto do Ribeira, São Paulo. Grande parte das espécies troglóbias de diplópodes estão concentradas nas cavernas carbonáticas da região Sudeste e, mais recentemente, nas ferruginosas da Floresta Nacional de Carajás (Pará). Atualmente, as espécies *Strongylosomides troglobius* Golovatch, Bouzan & Gallo, 2022 (Chelodesmidae) e *Onciurosoma troglobium* Golovatch & Gallo, 2022 (Paradoxosomatidae) possuem seus status de restrição ao ambiente subterrâneo sob discussão. De modo geral, no Brasil são reconhecidas onze espécies troglóbias das ordens Polydesmida, Glomeridesmidae e Spirostreptida (Figura 8):

Leodesmus yporangae (Schubart, 1946)
(Polydesmida, Chelodesmidae)

A descrição original destaca tratar-se de espécimes frágeis, provavelmente fazendo referência à redução da espessura da cutícula associada às espécies cavernícolas. Segundo Mauriès e Geoffroy (2000), a espécie apresenta diferentes ecomorfótipos, em função da variação morfológica do gonópodo e do isolamento populacional, sem que haja sobreposição ou formas intermediárias ao longo da distribuição conhecida. A espécie *L. yporangae* é restrita a um conjunto de cavidades do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR).

Yporangiella stygius Schubart, 1946
(Polydesmida, Pyrgodesmidae)

O gênero foi descrito para acomodar *Y. stygius* e, desde então nenhuma outra espécie foi atribuída a ele. A taxonomia da família encontra-se bastante desorganizada, sendo necessária profunda revisão taxonômica para grupos Neotropicais. Na descrição de *Y. stygius* o único indício de troglomorfismo é a relativa despigmentação corpórea (SCHUBART, 1946). Até o momento, apenas o holótipo é conhecido e com suas estruturas sexuais fixadas em lâminas. Muitos registros de pirgodesmídeos de cavernas podem corresponder a espécies novas, mas seguem sem identificação refinada, devido à carência de taxonomistas no Brasil. A falta de especialistas, a taxonomia irresoluta e o tamanho corpóreo reduzido são fatores que corroboram para o conhecimento parco sobre esta espécie e outros membros da família. A localidade-tipo da espécie é a Gruta do Monjolinho, Iporanga, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo.

Peridontodesmella alba Schubart, 1957
(Polydesmida, Cryptodesmidae)

Do mesmo modo que há dificuldade de estudos relacionados à Pyrgodesmidae, também há falta de especialistas para as espécies Neotropicais de Cryptodesmidae. Até o momento, apenas um macho é conhecido para *P. alba* e com suas estru-

turas sexuais fixadas em lâminas (SCHUBART, 1957). O restante da série-tipo é composto por fêmea e juvenis. A localidade-tipo da espécie é a Gruta de Bethary, Iporanga, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo.

Phaneromerium cavernicolum
Golovatch & Wytwer, 2004
Phaneromerium troglopterygotum
Golovatch & Gallo, 2022
(Polydesmida, Fuhrmannodesmidae)

O gênero é composto por dez espécies distribuídas nos Andes, Amazônia Central e Cerrado (GOLOVATCH; WYTWER, 2004). A descrição de P. cavernicolum e P. troglopterygotum ampliaram a distribuição do gênero até a região nordeste do Brasil. Segundo as descrições, as espécies são consideradas troglomórfica em função do tronco despigmentado, apêndices claramente mais alongados e estreitos, longas cerdas nos tergitos e corpo relativamente maior em comparação às espécies congenéricas. Contudo, os próprios autores alertam que espécies Neotropicais de Fuhrmannodesmidae (= Trichopolydesmidae), que vivem sob serapilheira, são geralmente esbranquiçadas, com apêndices alongados e corpo relativamente grande em comparação a grupos próximos. A localidade-tipo de *P. cavernicolum* é a Gruta do Padre, Santana, Bahia, e a de *P. troglopterygotum* a Gruta Serra Verde, Coribe, Bahia.

Glomeridesmus spelaeus Iniesta & Wesener, 2012
(Glomeridesmida, Glomeridesmidae)

A espécie é a única representante da ordem no Brasil, embora outras possíveis novas espécies (troglóbias e não-troglóbias) sejam relatadas. Em função da simplicidade das características morfológicas do telópode, estudos moleculares são recomendados para futuros trabalhos taxonômicos, especialmente na distinção de possíveis espécies peripátricas. *Glomeridesmus spelaeus* (Figura 2F) e *G. sbordonii* Shear, 1973 (caverna Cocona, Tabasco, México) são as únicas espécies troglóbias conhecidas para a ordem, sendo caracterizadas pelo aumento do tamanho corpóreo, cutícula fina e despigmentação (INIESTA *et al.*, 2012; SHEAR, 1973). É importante destacar que fêmeas adultas são facilmente confundidas com machos, uma vez que apresentam alongados ovopositores na região anterior do corpo. *Glomeridesmus spelaeus* é a única espécie de Glomeridesmida com o genoma mitocondrial sequenciado (NUNES *et al.*, 2020). A espécie é restrita a um conjunto de cavernas ferruginosas de Serra Leste, Curionópolis, Pará.

Dobrodesmus mirabilis Shear, Ferreira & Iniesta, 2016 (Polydesmida, Dobrodesmidea, Dobrodesmidae)

Única espécie conhecida para a subordem, caracterizada principalmente pela morfologia do gonópodo e espineretes. A família é identificada pelo incomum número de anéis corpóreos: 39 + telson. As características observáveis na espécie dão a ela destaque em um cenário único para hipóteses evolutivas em Polydesmida (para mais detalhes, SHEAR *et al.*, 2016). Apenas um macho adulto e numerosos juvenis são conhecidos. A espécie ocorre apenas na Gruta da Mangabeira, Ituaçu, Bahia, um destino de extensas romarias (cerca de 100.000 peregrinos já foram relatados em um curto intervalo de visitas à caverna), que apresenta inúmeras modificações em seu interior e entorno (escadaria, altar na entrada da caverna, equipamentos de iluminação, entre outros).

Pseudonannolene spelaea Iniesta & Ferreira 2013
Pseudonannolene ambuatinga Iniesta & Ferreira 2013
Pseudonannolene lundi Iniesta & Ferreira 2015
Pseudonannolene canastra Gallo & Bichuette, 2020
(Spirostreptida, Pseudonannolenidae)

Gênero de maior riqueza da ordem no Brasil, tanto para espécies epígeas quanto hipógeas (INIESTA *et al.*, 2020). *Pseudonannolene spelaea* é a única espécie do gênero de ocorrência na região Amazônica, excetuando *P. rugosetta* Silvestri, 1897, de registro incerto para Guiana. As quatro espécies são caracterizadas pela despigmentação e menor tamanho corpóreo em comparação às espécies epígeas (GALLO; BICHUETE, 2020; INIESTA; FERREIRA, 2013a, b, 2015). Para o gênero (estendendo-se em parte também para Pseudonannolenidae, Spirostreptidae e Rhinocricidae) é importante destacar que indivíduos juvenis são confundíveis com possíveis troglóbios (ver item Principais troglomorfismos) e que a determinação é bastante dificultada em função da existência de formas intermediárias dos gonópodos. *Pseudonannolene spelaea* é distribuída em cavernas ferruginosas da Floresta Nacional de Carajás, Pará; *P. ambuatinga* (Figura 2A) em cavernas da região cárstica de Pains; *P. lundi* é restrita da Lapa Sem Fim, Luislândia e *P. canastra* de São Roque de Minas, as três últimas no estado de Minas Gerais.

Principais métodos de coleta e conservação

Diferenças em relação aos habitats espelham a grande diversidade morfológica do grupo (Figura 4). Determinadas ordens (em certos casos famílias e gêneros) apresentam

preferências quanto aos diferentes biótopos (VOIGTLÄNDER, 2011). Neste sentido, quanto mais diversificada forem as metodologias de coleta, independentemente da eficiência, maior a probabilidade de serem amostradas assembleias específicas. De maneira geral, métodos baseados em coletas manuais são recomendados como os melhores para atingir a maior riqueza de espécies (MEANS *et al.*, 2015) e, quando associados à extração em funis de Berlese-Tüllgren (SNYDER *et al.*, 2006) e armadilhas de queda ou de iscas (CULVER; SHEAR, 2012; OLIVEIRA *et al.*, 2019; TUF *et al.*, 2015), apresentam o melhor cenário na amostragem de diversidade entre grupos.

Coletas manuais podem ser feitas com auxílio de rastelo (MEANS *et al.*, 2015), pá de jardinagem para escavação ou apenas procurando espécimes em micro-habitats específicos (sob rochas, folhiços e cascas de árvores). Em cavernas, as coletas manuais são mais usuais, com atenção maior a micro-habitats e diferentes zoneamentos (como entradas, penumbra e zonas afóticas). Determinados grupos (*e.g.* Pyrgodesmidae e Furhmannodesmidae) necessitam de pincéis umedecidos para captura, enquanto outros (*e.g.* Chelodesmidae e Rhinocricidae) podem ser apanhados com pinças. Para estudos morfológicos, os espécimes podem ser fixados em campo em etanol 70 a 80% e, ao fim da expedição, deve-se realizar a imediata renovação do etanol, dado que o líquido repugnante liberado pelos exemplares no momento da coleta acelera o processo de putrefação dos exemplares ou degradação de DNA. Idealmente, cada espécime deve ser individualizado, fixado em etanol em pequenos sacos plásticos e com o tronco sustentado por hastes de madeira, a fim de evitar o entrelaçamento do corpo. Este método reduzirá a necessidade de quebrar o exemplar mais do que o necessário para analisar determinadas estruturas. Para estudos moleculares, o protocolo segue o mesmo à exceção da fixação, que neste caso ocorre com o emprego de álcool 96 GL (ou absoluto) e renovação posterior. Algumas otimizações podem ser feitas como, em vez de fixar todo o espécime em 96 GL pode-se destacar para molecular apenas a cabeça e os cinco primeiros anéis, não alcançando o primeiro ozósporo ou os últimos pares de pernas de um único lado do corpo. Nestes casos, o restante do corpo é fixado em etanol diluído. Estudos de transcriptoma, metaboloma e proteoma devem seguir seus protocolos usuais. Para estudos complementares, como os de líquidos repugnantes, diferentes protocolos são propostos na manutenção de espécimes vivos ou uso de fixadores específicos (SHEAR, 2015).

Chave de identificação

A seguir são apresentadas chaves de identificação de adultos para grupos introduzidos ou endêmicos no Brasil (adaptado de HOFFMAN *et al.*, 1996). Em razão da diversidade taxonômica, a chave é dividida entre ordens e famílias. Para refinamentos taxonômicos o aconselhado é a consulta direta nos respectivos trabalhos de revisão, quando disponíveis.

ORDENS

1a. Corpo pouco esclerificado; tergitos com tufos de cerdas; um par de longas cerdas na extremidade posterior do corpo..... **POLYXENIDA**

1b. Corpo rígido, em parte pela impregnação de cálcio; cerdas, quando presentes, não dispostas em tufos; mais de 13 anéis corporais..... **2**

2a. Ausência de ozóporos; órgão de Tömösvary grande e oval; collum pequeno em relação aos demais anéis; machos adultos com último par de pernas modificado; fêmeas adultas com ovipositor longo ..... **GLOMERIDESMIDA**

2b. Presença de ozóporos; órgão de Tömösvary ausente, ou quando presente pequeno; collum proporcional aos demais anéis; machos com o último par de pernas não modificados, gonóporo feminino na base do segundo par de pernas. **3**

3a. Região anterior da cabeça cônica, em forma de bico..... **4**

3b. Região anterior da cabeça arredondada. **5**

4a. Anoftálmicos; segmentos distais das antenas alargados; corpo em corte transversal formando um semicírculo .... **SIPHONOPHORIDA**

4b. Campo ocular disposto lateralmente, fórmula de ocelos variável (1+1, 2+2, 3+3, 4+4); corpo mais largo do que grosso; região dorsal convexa..... **POLYZONIIDA**

5a. Cabeça com até 2 pares de ocelos; quando dois pares presentes, um é maior que o outro; antenas alongadas, composta por oito antenômeros mais disco antenal; pernas compostas por oito podômeros distinguíveis..... **STEMMIULIDA**

5b. Anoftálmicos ou com mais do que dois pares de ocelos; antenas e pernas nunca alcançando oito artículos **6**

6a. Anoftálmicos (Figura 7F); com projeções laterais nos tergitos (= paranota) (Figura 3B). ..... **POLYDESMIDA**

6b. Campo ocular com inúmeros ocelos, acima de 4+4 (incluindo juvenis e troglóbios); ausência de paranota; escleritos formando anel completo..... **7**

7a. Cabeça, em vista frontal, com sutura mediana que se estende para cima a partir do labrum; antenas geralmente dispostas próximas à cabeça; gnatoquilário com mentum largo, alcançando margens laterais da estrutura..... **SPIROBOLIDA**

7b. Sutura mediana na cabeça não se estendendo para cima a partir do labrum; antenas de aspecto mais articulado em relação a cabeça; gnatoquilário variável em forma e composição. **8**

8a. Gnatoquilário com peças laterais (= estipes) conectadas em linha mediana na sua porção proximal, separadas distalmente por um promentum glabro. ..... **JULIDA**

8b. Gnatoquilário variável, mas peças laterais (= estipes) nunca em contato entre si (Figura 3C). ..... **SPIROSTREPTIDA**

POLYDESMIDA

1a. Adultos com o corpo composto de 40 anéis corporais..... **Dobrodesmidae**

1b. Adultos com o corpo composto de 18 a 22 anéis corporais..... **2**

2a. Corpo geralmente capaz de se enrolar sobre si, mas não formando esfera perfeita (Figura 7D); paranota do segundo anel hipertrofiada lateralmente, entalhada na margem posterior; collum reduzido **3**

2b. Corpo não modificado para enrolamento, no máximo capaz de formar uma espiral. Paranota dos anéis anteriores não aumentados, collum não reduzido..... **4**

3a. Antenômero 5 maior e mais largo do que o 6; cabeça podendo apresentar projeções frontais; tergitos microtuberculados, com sulcos posteriores rasos e transversais, geralmente com curtas cerdas em sua superfície. ..... **Oniscodesmidae**

3b. Antena de aspecto clavada; tergitos tuberculados; setoso, geralmente com regiões de inserção das cerdas visíveis; paranota dos anéis restantes direcionadas ventralmente ..... **Cyrtodesmidae**

4a. Collum aumentado, cobrindo grande parte da cabeça em vista dorsal..... **5**

4b. Collum não aumentado, proporcional aos anéis subsequentes..... **7**

5a. Corpo de aspecto achatado dorsoventralmente; paranota ampla e horizontal, margem posterior distintamente franjada; ozóporos ausentes ou muito pequenos, nunca se apresentando em formato estiliforme (= porosteles)..... **Cryptodesmidae**

5b. Corpo não achatado dorsoventralmente; paranota dirigidas para baixo, com pequenas margens lobuladas; ozóporos posicionados nas extremidades de porosteles; tergitos com séries de tubérculos transversais ou longitudinais, as da linha medianas frequentemente hipertrofiadas..... **6**

6a. Paranota pouco desenvolvida, conferindo ao corpo aspecto cilíndrico; porosteles, quando presentes, em forma de cogumelo; coxa dos gonópodos não globosa..... **Haplodesmidae**

6b. Paranota de tamanho variável, mas visível; corpo raramente cilíndrico; tergitos geralmente com tubérculos dispostos em três fileiras transversais ou esparsas (Figura 7E); porosteles, se presente, cilíndricos..... **Pyrgodesmidae**

7a. Collum nunca cobrindo a cabeça (Figura 7F); paranota bem desenvolvida, tergitos com projeções dorsais e/ou lateriais; ou paranota da maioria dos anéis do corpo reduzidas; *paranota do 2º anel, com poucas exceções, disposta abaixo que os do 3º anel e collum; constrição transversal nos tergitos, separando pro- metazona; abertura dos gonópodos com uma constrição medial..... **Paradoxosomatidae**

7b. Paranota do 2º e 3º anel aproximadamente no mesmo nível, fortemente projetados posteriormente; abertura dos gonópodos sem constrição medial..... **8**

8a. Telson espatular (Figura 7A).....**9**

8b. Telson cônico (Figura 7B)..... **10**

9a. Paranota dentada; ozóporos dispostos em pequenos discos na superfície dorsal; superfície da prozona microgranulada; espiráculos abrindo em uma área modificada quase tão grande quanto a cavidade do articulo coxal (Figura 7C).....
.....**Platyrhacidae**

9b. Abertura dos ozóporos na margem lateral da paranota; superfície da prozona lisa e polida; abertura dos espiráculos pequena.....**Aphelidesmidae**

10a. Espécies pequenas (adultos com menos de 10 mm); pigmentação reduzida, tergitos com cerdas claviformes, geralmente em três filas transversais; antenas tipicamente anguladas entre os antenômeros 4 e 5.....**Fuhrmannodesmidae**

10b. Adultos geralmente maiores que 10 mm; tergitos sem a presença de cerdas, ou quando presentes, discretas. **11**

11a. Collum e telson reduzidos; pigmentação uniforme ou com manchas acinzentadas ou amarronzadas; podômeros distais com cerdas globosas; gonópodo geralmente apresentando coxa e/ou telopodito medialmente fundidos; coxas dos gonópodos pequenas e internas em relação à abertura do gonópodo.....**Dalodesmidae**

11b. Collum largo; corpo pigmentado, de coloração vívida; paranota larga (Figura 3B); podômeros distais em machos com projeções distais; coxas dos gonópodos nunca fundidas (Figura 3E) e expostas em relação à abertura do gonópodo.....**Chelodesmidae**

SPIROSTREPTIDA

1a. Promentum no gnatoquilário sempre ausente; machos adultos com apenas um par de gonópodos, divididos em duas placas longitudinais.....**Spirostreptidae**

1b. Promentum presente (exceto Physiostreptinae); machos adultos com um ou dois pares de gonópodos e não divididos em placas. **2**

2a. Tergitos com carenas longitudinais.....**Cambalidae**

2b. Promentum, quando presente, com ou sem suturas longitudinais ou transversais (Figura 3C); tergitos sem carenas longitudinais.....**Pseudonannolenidae**

Principais coleções do Brasil

Grande parcela das espécies de diplópodes do Brasil foram descritas no século XX, pelo francês H. W. Brolemann (1860-1933) e pelo alemão radicado no Brasil O. Schubart (1900-1962). Parte do material-tipo está depositada em diversas coleções científicas das Américas e Europa (SIERWALD; REFT, 2004). Especificamente para aquelas descritas por Schubart, o material está depositado no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). O acervo compreende material em lâminas permanentes (em Bálsamo do Canadá) fixados em etanol 70%. Em razão de estruturas importantes para identificação estarem fixadas, pequenas variações morfológicas podem ocorrer por causa do próprio processo de montagem ou pelo tempo (como bolhas e dobras), diferenciando-as dos espécimes a serem comparados.

Diversas instituições na região Sudeste destacam-se pela riqueza de espécies cavernícolas. A coleção de diplópodes vinculada ao Instituto Butantan recebe destaque pela diversidade taxonômica de espécies cavernícolas, em especial para Spirostreptida e Polydesmida. As coleções do Laboratório de Estudos Subterrâneos - LES da Universidade Federal de São Carlos - UFSCar e do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS da Universidade Federal de Lavras - UFLA apresentam grande acervo de espécies, inclusive de séries-tipo e amostradas em cavernas de diferentes litologias do país.

Diferentemente da situação de outros grupos de invertebrados, os diplópodes da maioria das coleções zoológicas brasileiras ainda carecem de refinamento taxonômico. Tal fato é reflexo da escassez de taxonomistas para região Neotropical (ver HOFFMAN *et al.*, 1996) ou mesmo da dificuldade de

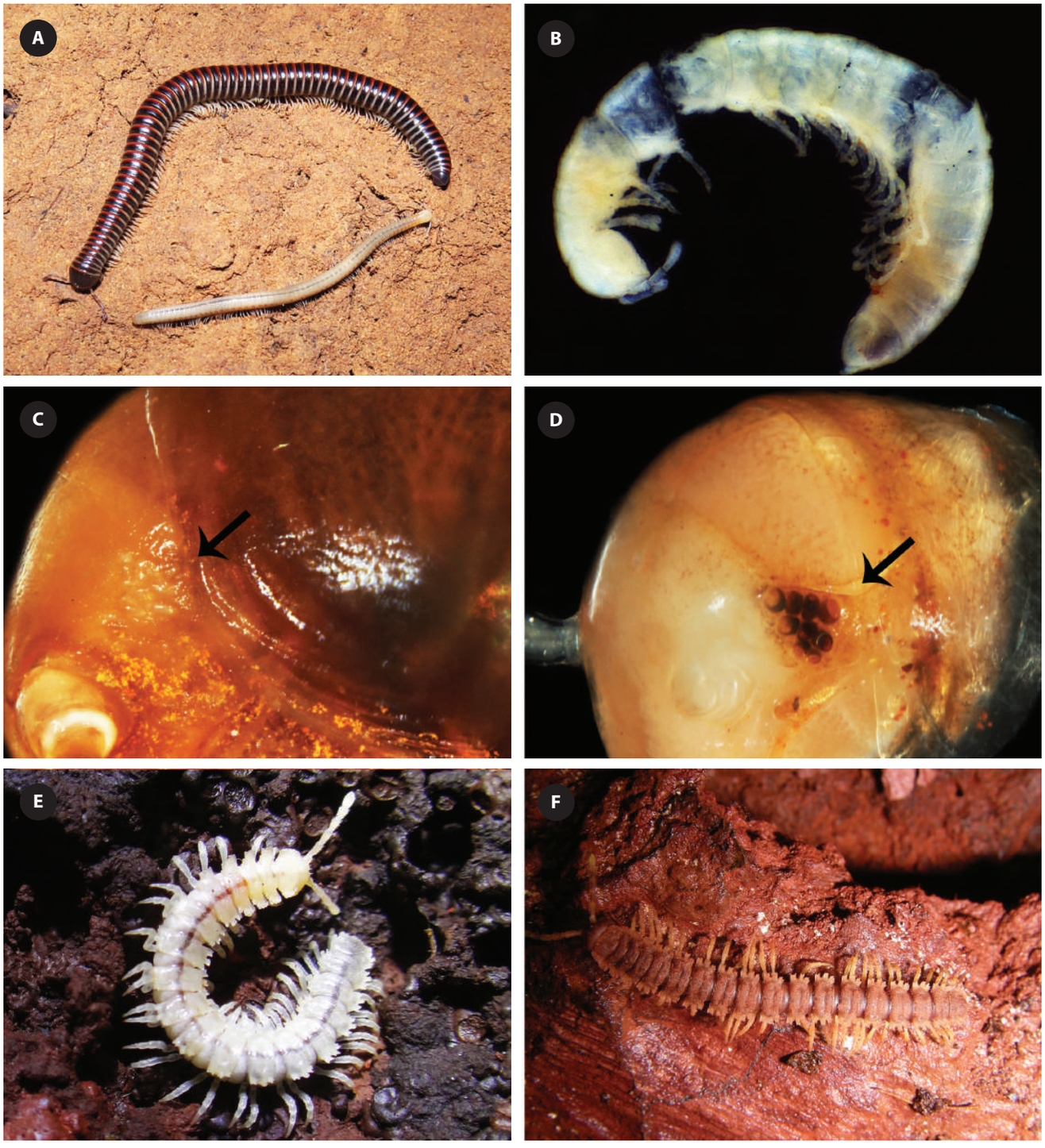


Figura 6. A) Espécies de *Pseudonannolene* troglófila (pigmentado) e troglóbia (despigmentado); **B)** Juvenil de Paradoxosomatidae; **C)** Cabeça de indivíduo troglóbio adulto de *Pseudonannolene*. Seta indicando campo ocular; **D)** Cabeça de indivíduo não-troglóbio juvenil de *Pseudonannolene*. Seta indicando campo ocular (note os ocelos frouxamente agrupados); **E-F)** Juvenil e adulto de *Parastenonia carajas* Bouzan & Iniesta, 2020, espécie troglófila. Fotos: A, C (Luiz Felipe Moretti Iniesta); B, D, E, F (Claudio Augusto Ribeiro de Souza).

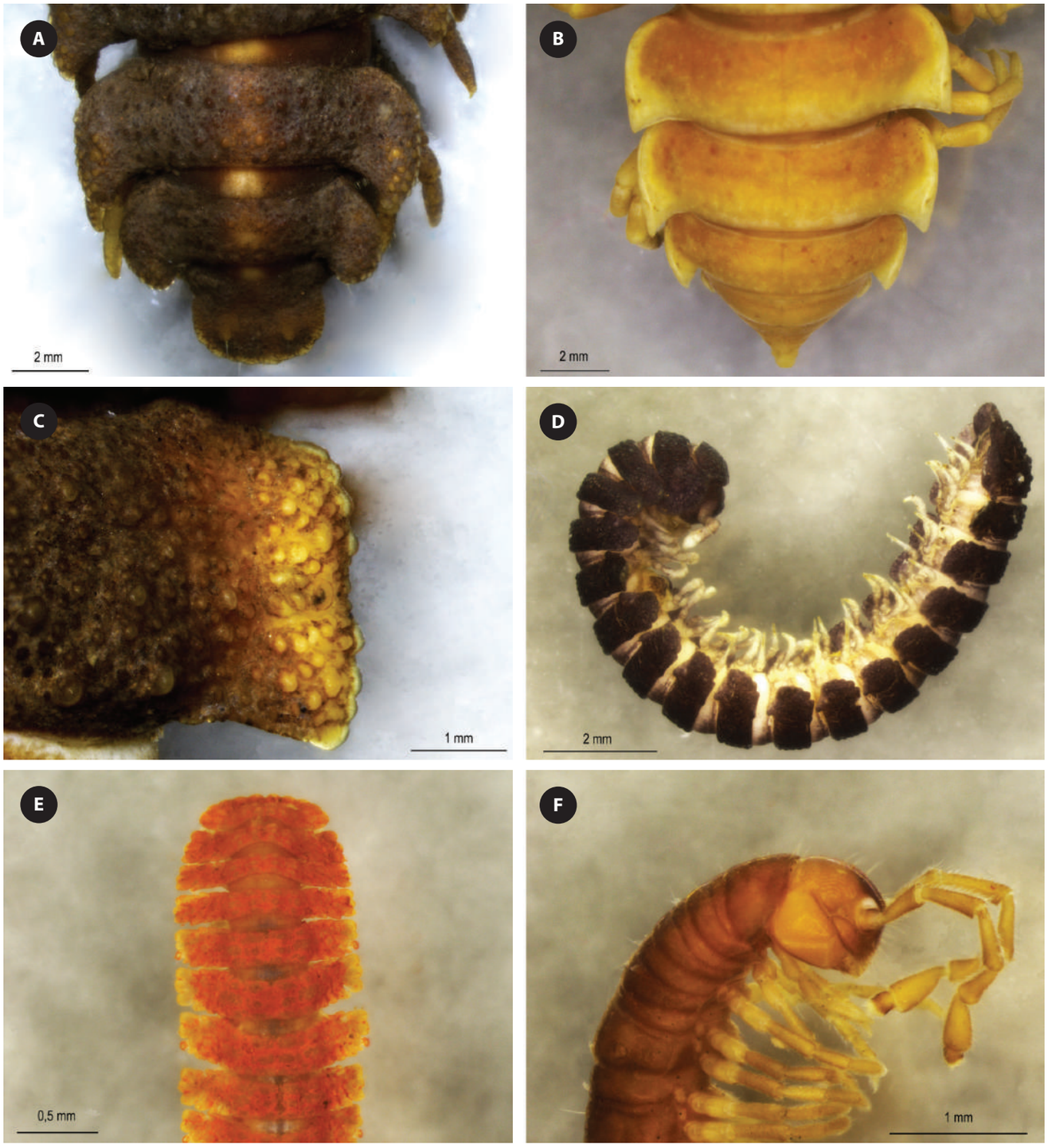


Figura 7. A) Telson de Platyrhacidae; **B)** Telson de Chelodesmidae; **C)** Paranota de Platyrhacidae; **D)** Corpo de Cyrtodesmidae; **E)** Região anterior de Pyrgodesmidae, em vista dorsal; **F)** Região anterior de Paradoxosomatidae, em vista lateral. Fotos: Rodrigo Salvador Bouzan.

Figura 8: Mapa com a localidade-tipo das espécies de diplópodes troglóbios descritos para o Brasil.

resolução taxonômica para diferentes grupos (*e.g.* Polydesmida e Spirostreptida). No Brasil, um dos poucos levantamentos de fauna foi publicado por Brölemann (1909). Desde então, apenas estudos mais regionalizados têm sido feitos para entender a composição de espécies (GOLOVATCH *et al.*, 2005; HOFFMAN *et al.,* 1996). Ao se considerar os acervos de espécies não necessariamente amostradas em cavernas, mas com grande relevância para estudos taxonômicos, destacam-se as seguintes coleções zoológicas: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG, Universidade Federal da Paraíba - UFPB, Universidade Federal do Mato Grosso - UFMT, Instituto Butantan, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP, Universidade do Vale do Rio dos Sinos - UNISINOS e Museu de Ciências Naturais do Rio Grande do Sul - MCN.

Agradecimentos

Este capítulo tem suporte da Fundação de Pesquisa de São Paulo (FAPESP) (n° 2016/24248-0; 2018/00103-8), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) (n° 88887.510007/2020-00) e financiado, em parte, pela CAPES (Código de financiamento 001). Os autores são gratos aos colegas Lucas Mendes Rabello, Matheus Henrique Simões e Robson de Almeida Zampaulo pelo gentil compartilhamento de fotos de espécimes vivos; a Antonio Domingos Brescovit, a Robson de Almeida Zampaulo e a Xavier Prous pelas considerações e sugestões; a Rodrigo Lopes Ferreira e a Marconi Souza-Silva por toda a orientação que antecederam e condicionaram este capítulo.

Referências

BOUZAN, R. S.; INIESTA, L. F. M.; SOUZA, C. A. R.; ZAMPAULO, R.; BRESCOVIT, A. D. Taxonomic review of the Amazonian millipede genus *Parastenonia* Hoffman, 1977 and description of a new species from iron-ore caves (Polydesmida: Chelodesmidae). **Journal of Natural History**, *[s.l.],* v. 53, n. 45-46, p. 2781-2799, 2020.

BOUZAN, R. S.; BRESCOVIT, A. D; INIESTA, L. F. M. *Hoffmanopeltis* (Diplopoda: Polydesmida), a new genus of Chelodesmidae from the Cerrado-Atlantic Forest ecotone, southeastern Brazil, with a list of species in the state of Minas Gerais. **Ann. Zool. Fennici**, *[s.l.],* v. 58, p. 115-126, 2021.

BRÖLEMANN, H. W. **Os myriapodos do Brazil**: **catalogos da fauna brazileira**. São Paulo: Museu Paulista, 1909.

CULVER, D. C; SHEAR, W. A. Myriapods. *In:* WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of Caves**. Chennai: Academic Press, p. 538-542, 2012.

DAVID, J. F. Ecology. *In:* MINELLI, A. **Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology**. **The Myriapoda**. Boston: Brill, 2015. Cap. 12, p. 303-328.

ENGHOFF, H. Geographical distribution. *In:* MINELLI, A. **Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology**. **The Myriapoda**. Boston: Brill, 2015. Cap. 13, p. 329-336.

ENGHOFF, H.; CAODURO, G.; ADIS, J.; MESSNER, B. A new cavernicolous, semiaquatic species of *Serradium* (Diplopoda, Polydesmidae) and its terrestrial, sympatric congener. with notes on the genus Serradium. **Zoologica Scripta**, *[s.l.],* v. 26, n. 3, p. 279-290, 1997.

ENGHOFF, H.; DOHLE, W.O; BLOWER, J. G. Anamorphosis in millipedes (Diplopoda) - the present state of knowledge with some developmental and phylogenetic considerations**.** **Zoological Journal of the Linnean Society**, *[s.l.],* v. 109, n. 2, p. 103-234, 1993.

ENGHOFF, H.; GOLOVATCH, S. I.; SHORT, M.; STOEV, P.; WESENER, T. Diplopoda-taxonomic overview. *In:* MINELLI, A. **Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology**. **The Myriapoda**. Boston: Brill, 2015. Cap. 16, p. 363-453.

FERNÁNDEZ, R.; EDGECOMBE, G. D.; GIRIBET, G. Phylogenomics illuminates the backbone of the Myriapoda Tree of Life and reconciles morphological and molecular phylogenies. **Scientific Reports**, [*s.l.*], v. 8, p. 1-7, 2018.

GALLO, J. S.; BICHUETTE, M. E. *Pseudonannolene canastra* sp. nov. (Diplopoda, Spirostreptida) – a new troglobitic millipede from the southwestern state of Minas Gerais, Brazil. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 35, p. 33-47. 2020.

GOLOVATCH, S. I.; HOFFMAN, R. L.; ADIS, J.; MARQUES, M. I.; RAIZER, J.; SILVA, F. H. O.; RIBEIRO, R. A. K.; SILVA, J. L.; PINHEIRO, T. G.; Millipedes (Diplopoda) of the Brazilian Pantanal. **Amazoniana**, [*s.l.*], v.28, n. 3/4, p. 273-288, 2005.

GOLOVATCH, S. I. WYTWER, J. The south American millipede genus *Phaneromerium* Verhoeff, 1941, with the description of a new cavernicolous species from Brazil (Diplopoda: Polydesmida: Fuhrmannodesmidae). **Annales Zoologici**, [*s.l.*], v. 54, n. 3, p. 511-514, 2004.

GOLOVATCH, S. I.; KIME, R. D. Millipede (Diplopoda) distributions: A review. **Soil Organisms**, [*s.l.*], v. 81, n. 3, p. 565-597, 2009.

HOFFMAN, R. L. **Classification of the Diplopoda**. Genève: Múseum d'histoire naturelle, 1980.

HOFFMAN, R. L.; GOLOVATCH, S. I.; ADIS, J.; MORAIS, J. W. Practical keys to the orders and families of millipedes of the Neotropical region (Myriapoda: Diplopoda). **Amazoniana**, [*s.l.*], v. 14, n. 1-2,

p. 1-35, 1996.

INIESTA, L. F. M.; ENGHOFF, H.; BRESCOVIT, A. D.; BOUZAN, R. S. Phylogenetic placement of the monotypic genus *Holopodostreptus* Carl, 1913 and notes on the systematics of Pseudonannolenidae (Spirostreptida: Cambalidea). **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 34, p. 661-677, 2020.

INIESTA, L. F. M.; FERREIRA, R. L. The first troglobitic *Pseudonannolene* from Brazilian iron ore caves (Spirostreptida: Pseudonannolenidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3669, n. 1, p. 85-95, 2013a.

INIESTA, L. F. M.; FERREIRA, R. L. Two new species of *Pseudonannolene* Silvestri, 1895 from Brazilian iron ore caves (Spirostreptida: Pseudonannolenidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3716, n. 1, p. 75-80, 2013b.

INIESTA, L. F. M.; FERREIRA, R. L. *Pseudonannolene lundi* n. sp., a new troglobitic millipede from a Brazilian limestone cave (Spirostreptida: Pseudonannolenidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3949, n. 1, p. 123-128, 2015.

INIESTA, L. F. M.; FERREIRA, R. L.; WESENER, T. The first troglobitic *Glomeridesmus* from Brazil, and a template for a modern taxonomic description of Glomeridesmida (Diplopoda). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3550, p. 26-42, 2012.

KOCH, M. General morphology. *In:* MINELLI, A. **Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology**. **The Myriapoda**. Boston: Brill, 2015. Cap. 2, p. 7-68.

LIU, W.; GOLOVATCH, S. I.; WESENER, T.; TIAN, M. Convergent evolution of unique morphological adaptations to a subterranean environment in cave millipedes (Diplopoda). **PLoS ONE**, [*s.l.*], v. 12, n. 2, p. 1-20, 2017.

MAURIÈS, J. P.; GEOFFROY, J. J. Nouvelle description, classification, répartition et variations morphologiques interpopulations d' un diplopode troglobie du sud-est du Brésil (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae). **Zoosystema**, [*s.l.*], v. 22, n. 1, p. 153-168, 2000.

MEANS, J.; FRANCIS, E.; LANE, A.; MAREK, P. A general methodology for collecting and preserving xystodesmid and other large millipedes for biodiversity research. **Biodiversity Data Journal**, [*s.l.*], v. 3, p.1-17, 2015.

NUNES, G. L.; OLIVEIRA, R. R. M.; PIRES, E. S.; PIETROBON, T.; PROUS, X.; OLIVEIRA, G.; VASCONCELOS, S. Complete mitochondrial genome of *Glomeridesmus spelaeus* (Diplopoda, Glomeridesmida), a troglobitic species from iron-ore caves in Eastern Amazon. **Mitochondrial DNA Part B: Resources**, [*s.l.*], v. 5, n. 3, p. 3290-3291, 2020.

OLIVEIRA, M. P. A.; BASTOS-PEREIRA, R.; TORRES, S. H. S.; PEREIRA, T. S.; BATISTA, F. M. ALVES, J. P.; INIESTA, L. F. M.; BOUZAN, R. S.; CHAGAS-JR, A.; PROUS, X.; PIETROBON, T.; FERREIRA, R. L. Choosing sampling methods for Chilopoda, Diplopoda and Isopoda (Oniscidea): A case study for ferruginous landscapes in Brazilian Amazonia. **Applied Soil Ecology**, [*s.l.*], v. 143, p. 181-191, 2019.

REBOLEIRA, A. S. P. S.; ENGHOFF, H. First continental troglobiont *Cylindroiulus* millipede (Diplopoda, Julida, Julidae). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 795, p. 93-103, 2018.

SCHUBART, O. Primeira contribuição sobre os diplópodos cavernícolas do Brasil. **Livro de homenagem a R. F. d'Almeida**. [*S.l.: s.n.*], 1946. v. 37, p. 307-314.

SCHUBART, O. Cryptodesmidae do litoral do Estado de São Paulo (Diplopoda, Proterospermophora). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [*s.l.*], v. 28, n. 3, p. 91-96, 1957.

SHEAR, W. A. Millipeds (Diplopoda) from Mexican and Guatemalan caves. **Accademia, Nazionale dei Lincei, Problemi Attuali di Scienza e di Cultura**, [*s.l.*], v. 171, n. 2, p. 239-305, 1973.

SHEAR, W. A. The chemical defenses of millipedes (Diplopoda): biochemistry, physiology and ecology. **Biochemical Systematics and Ecology**, [*s.l.*], v. 61, p. 78-117, 2015.

SHEAR, W. A.; FERREIRA, R. L.; INIESTA, L. F. M.; MAREK, P. A millipede missing link: Dobrodesmidae, a remarkable new polydesmidan millipede family from Brazil with supernumerary rings (Diplopoda, Polydesmida), and the establishment of a new suborder Dobrodesmidea. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4178, n. 3, p. 371-390, 2016.

SIERWALD, P.; BOND, J.E. Current Status of the Myriapod Class Diplopoda (Millipedes): Taxonomic Diversity and Phylogeny. **Annual Review of Entomology**, [*s.l.*], v. 52, p. 401-420, 2007.

SIERWALD, P.; REFT, A. J. The millipede collections of the world. **Fieldiana, N. S.**, [*s.l.*], v. 103, n. 1532, p. 1-100, 2004.

SNYDER, B. A.; DRANEY, M. L.; SIERWALD, P. Development of an optimal sampling protocol for millipedes (Diplopoda). **Journal of Insect Conservation**, [*s.l.*], v. 10, n. 3, p. 277-288, 2006.

TRAJANO, E.; GOLOVATCH, S. I.; GEOFFROY, J. J.; PINTO-DA-ROCHA, R.; FONTANETTI, C. S. Synopsis of brazilian cave-dwelling millipedes (Diplopoda). **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 18, p. 259-287, 2000.

TUF, I. H.; CHMELÍK, V.; DOBRORUKA, I.; HÁBOVÁ, L.; HUDCOVÁ, P.; ŠIPOŠ, J.; STAŠIOV, S. Hay-bait traps are a useful tool for sampling of soil dwelling millipedes and centipedes. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 510, p. 197-207, 2015.

VOIGTLÄNDER, K. Preferences of common Central European millipedes for different biotope types (Myriapoda, Diplopoda) in Saxony-Anhalt (Germany). **International Journal of Myriapodology**, [*s.l.*], v. 6, p. 61-83, 2011.

WESENER, T.; SIERWALD, P.; WÄGELE, J. W. Sternites and spiracles - The unclear homology of ventral sclerites in the basal millipede order Glomeridesmida (Myriapoda, Diplopoda). **Arthropod Structure and Development**, [*s.l.*], v. 43, n. 1, p. 87-95, 2014.

Robson de Almeida Zampaulo

Robson de Almeida Zampaulo

Lucas Mendes Rabelo

Phlebotominae
Rodrigo Lopes Ferreira

13

Diptera: Psychodidae

ANDREY JOSÉ DE ANDRADE
Departamento de Patologia Básica, Universidade Federal do Paraná – UFPR

DANILO PACHECO CORDEIRO
Instituto Nacional da Mata Atlântica – INMA

JÚLIO CÉSAR ROCHA COSTA
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio
Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas – CECAV

EUNICE APARECIDA BIANCHI GALATI
Departamento de Epidemiologia, Faculdade de Saúde Pública, Universidade de São Paulo – USP

Introdução geral

A família Psychodidae (do grego *psyche*-borboleta; *oda*-picando) pertence à ordem Diptera e é constituída por um grupo diverso, ubíquo, com cerca de 3.400 espécies descritas (CORDEIRO; WAGNER, 2018; CURLER *et al.,* 2019; GALATI, 2018). Estes insetos são popularmente conhecidos como psicodídeos e estão incluídos em seis subfamílias viventes: Bruchomyiinae, Trichomyiinae e Horaiellinae, que não possuem importância médica ou veterinária; Psychodinae com raros casos de miíases causadas por *Clogmia albipunctata* (Williston, 1893); Sycoracinae, para a qual há relatos de indivíduos se alimentando do sangue de animais pecilotérmicos e Phlebotominae, cuja maioria das fêmeas praticam hematofagia em diversos vertebrados, inclusive nos seres humanos (YOUNG, 1979).

No Brasil, exceto para Phlebotominae (flebotomíneos), as informações publicadas acerca das espécies das demais subfamílias de Psychodidae que ocorrem em cavidades naturais subterrâneas são escassas (ALEXANDER, 1940; BRAVO *et al.*, 2008; BRAVO; BARATA, 2012). O baixo número de registros destas espécies nestes ambientes deve-se, principalmente, à falta de estudos específicos sobre o grupo, já que em cavernas de outras partes do mundo, suas espécies são abundantes e diversas (QUATE, 1962, 2000).

Os flebotomíneos têm sido alvo de vários estudos em cavernas, com vistas para o levantamento faunístico e a identificação de aspectos ecológicos (ALMEIDA *et al.*, 2019; ALVES *et al.*, 2011; BARATA *et al.*, 2008; BARATA; APOLINÁRIO, 2012; CAMPOS *et al.*, 2017, 2020; CARVALHO *et al.*, 2011b, 2013; CUTOLO *et al.*, 2008; GALATI *et al.,* 1997, 2003b, 2010a-b; OGAWA *et al.*, 2016). Esses estudos também têm contribuído para a taxonomia do grupo, possibilitando a descrição de novas espécies para a ciência (ALVES *et al.*, 2008; BARATA; APOLINÁRIO, 2012; CARVALHO *et al.*, 2010, 2011a; GALATI *et al.*, 1985; GALATI *et al.*, 2003b; LIMA, 1932; MARTINS *et al.*, 1957, 1962; VILELA *et al.*, 2015), inclusive com a descrição de um gênero monoespecífico, *Edentomyia* Galati, Andrade-Filho, Silva & Falcão, 2003, cuja espécie-tipo é de cavernas e conserva o maior número de caracteres em estado primitivo da subtribo Phlebotomini (GALATI *et al.,* 2003a, 2007). Esta particularidade de registros em cavidades naturais subterrâneas notada para a subfamília Phlebotominae deve-se à investigação de parâmetros para avaliar o potencial das populações na transmissão de *Leishmania* spp., protozoários causadores das leishmanioses (DUTRA-RÊGO *et al.* 2022; YOUNG, 1979). Por outro lado, cabe destacar que pouco se conhece sobre o grau de dependência da maioria das espécies de Psychodidae em relação ao ambiente cavernícola. Isso ocorre devido aos métodos de coletas, que comumente utilizam luz artificial como fonte de atração, e, portanto, capturam insetos de ambientes distintos de onde foi instalado o foco luminoso, inclusive do ambiente epígeo.

Trajano e Bichuette (2009) discutem que a maior dificuldade para o progresso da bioespeleologia brasileira é o impedimento taxonômico que afeta um número significativo de taxa. Em geral, vários espécimes provenientes de cavernas pertencentes às ordens Acari, Collembola e Diptera, permanecem identificados, principalmente, em níveis taxonômicos mais elevados (família ou superior). Ainda, segundo as autoras, mesmo entre aqueles grupos para os quais existam especialistas, há ainda um grande número de taxa de ocorrência hipógea ou mesmo epígea a serem identificados e descritos, principalmente em países tropicais detentores de megadiversidade como o Brasil.

Animais de ambientes epígeos, com comportamento típico noturno, apresentam alta probalidade de sucesso na colonização de ambientes subterrâneos. Estes são provenientes de linhagens que desenvolveram-se em ambientes úmidos e que apresentam hábito criptozóico, vivendo ou abrigando-se em ambientes com presença de pouca ou nenhuma luminosidade, tais como em fendas, sob rochas, em meio às folhas caídas no solo ou sob troncos (TRAJANO; BICHUETTE, 2006). Tais características comportamentais são típicas de flebotomíneos, principalmente para suas formas imaturas (FORATTINI,1973). As cavernas, portanto, podem representar locais de criadouros naturais ou de abrigos diurnos para algumas espécies (FELICIANGELI, 2004) que podem ser encontradas desde a entrada até a zonas mais profundas e completamente afóticas destes ambientes (ALVES *et al.,* 2011; GALATI *et al.,* 2003b). Dependendo de suas condições morfológicas, as cavernas podem apresentar, ainda, condições climáticas mais estáveis quando comparadas a ambientes epígeos, com umidade relativa do ar elevada e temperatura mais amena. Tais condições ambientais também favorecem sua colonização por dípteros psicodídeos.

Os psicodídeos podem, nesse ambiente, manter uma relação de dependência com vertebrados, quer seja utilizando

suas fezes (guano) como criadouros (ALVES *et al.,* 2011) ou neles realizando a hematofagia (COSTA *et al.,* 2021). Distintos substratos, comumente observados no interior das cavernas, também poderiam servir de criadouros ou de refúgio para formas aladas de psicodídeos. Algumas espécies como *Ed. piauiensis* e *Tonnoira distincta* Bravo, 2008, são indicadoras de qualidade ambiental (FORATTINI, 1973). Portanto, a presença destes insetos em cavernas pode ainda representar um sinal positivo para sua preservação.

Até 2010, não havia relato de psicodídeos troglóbios em cavernas brasileiras (TRAJANO; BICHUETTE, 2009). Esse cenário mudou com a descrição de *Deanemyia maruaga* (Alves, Freitas & Barret 2008), única espécie troglóbia no Brasil, descrita de uma caverna de arenito, em Presidente Figueiredo, Amazonas (ALVES *et al.,* 2008, 2011). Para *Lutzomyia almerioi* Galati & Nunes 1999, espécie descrita da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, foram obtidas larvas em uma fenda no interior de caverna (GALATI *et al.,* 2006) e *Sciopemyia sordellii* (Shannon & Del Pont 1927) tem sido a espécie mais coletada em cavernas brasileiras (dados do presente capítulo). Todavia, as duas últimas, também podem ser encontradas em ambiente epígeo, não havendo indícios para serem classificadas como troglóbias (DUTRA-RÊGO *et al.* 2022). Além destas, duas espécies da subfamília Psychodinae, *T. distincta* e *T. robusta* Bravo, 2008, parecem manter uma relação mais íntima com as cavidades naturais subterrâneas (BRAVO *et al.,* 2008) e, embora sejam sabidamente detritívoras, não existem dados sobre a biologia destas espécies neste tipo de ambiente.

Assim, o conteúdo do presente capítulo traz um extenso e minucioso levantamento da fauna de psicodídeos associada às cavernas no Brasil, baseando-se em dados inéditos, dados publicados e na experiência dos autores. Neste capítulo também será apresentada a importância dos registros para esse habitat e orientações de como melhor aproveitar os dados de coleta, frente aos investimentos que envolvem os diferentes tipos de estudo.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Dentre os dipterologistas (profissionais que estudam insetos da ordem Diptera), hipóteses filogenéticas têm inserido diferentes grupos na infraordem Psychodomorpha. Mais recentemente Wiegmann *et al.,* (2011), com base em dados de múltiplos genes, hipotetizaram que Psychodomorpha é constituída pelas famílias Blephariceridae, Tanyderidae e Psychodidae, com origem no Jurássico inferior ou provavelmente no Triássico. Todavia, Krzemiński e Krzemińska (2003), baseados principalmente na venação alar de dípteros viventes e fósseis, propuseram incluir os blephariceríideos na infraordem Blephariceridomorpha, estando mais próximos dos Culicomorpha, Nymphomyiomorpha, Ptychopteromorpha e Tillyardomorpha na subordem Neoneura. Na subordem Diarchineura estariam incluídas as infraordens Psychodomorpha e Tanyderimorpha, com representantes atuais, juntamente com outras três (Grauvogeliomorpha, Hennigmatomorpha e Nadipteromorpha) apenas com representantes fósseis. Esses autores consideraram que Psychodomorpha compreenderia duas famílias, Psychodidae e Phlebotomidae. Dessa forma os flebotomíneos estariam classificados em uma família distinta dos demais psicodídeos. Propostas anteriores também consideraram elevar Phlebotominae à categoria de família (ABONNENC; LEGER, 1976; ADLER; THEODOR, 1929; ROHDENDORF, 1964; WILLIAMS, 1993). No entanto, a maioria das classificações atuais reconhece Phlebotominae como uma subfamília de Psychodidae.

De forma geral, cabe destacar que os adultos de Psychodidae são insetos pequenos (até 5 mm); com o corpo e asas intensamente revestidos por cerdas (Figura 1 A-D); antenas formadas por flagelômeros articulados, com estruturas sensoriais hialinas (ascóides); asas com 9 a 11 veias longitudinais que atingem a borda alar; subcosta terminando na costa ou convergindo para R_1, antes do meio da asa; setor radial com três a cinco veias; R_1 atingindo a costa após o meio da asa e setor medial com quatro veias (GALATI, 2003; WAGNER; IBÁÑEZ-BERNAL, 2009). A família Psychodidae é composta por uma subfamília fóssil, Datziinae (STEBNER *et al.,* 2015), conhecida apenas por âmbar birmanês (Mianmar) do Cretáceo superior (CURLER *et al.,* 2019) e seis subfamílias com representantes atuais e também fósseis, que serão apresentadas na sequência, a partir do grupo menos diverso para o mais diverso.

HORAIELLINAE

Apresenta cinco espécies atuais incluídas no gênero *Horaiella* Tonnoir, 1933, todas com distribuição oriental (CURLER;

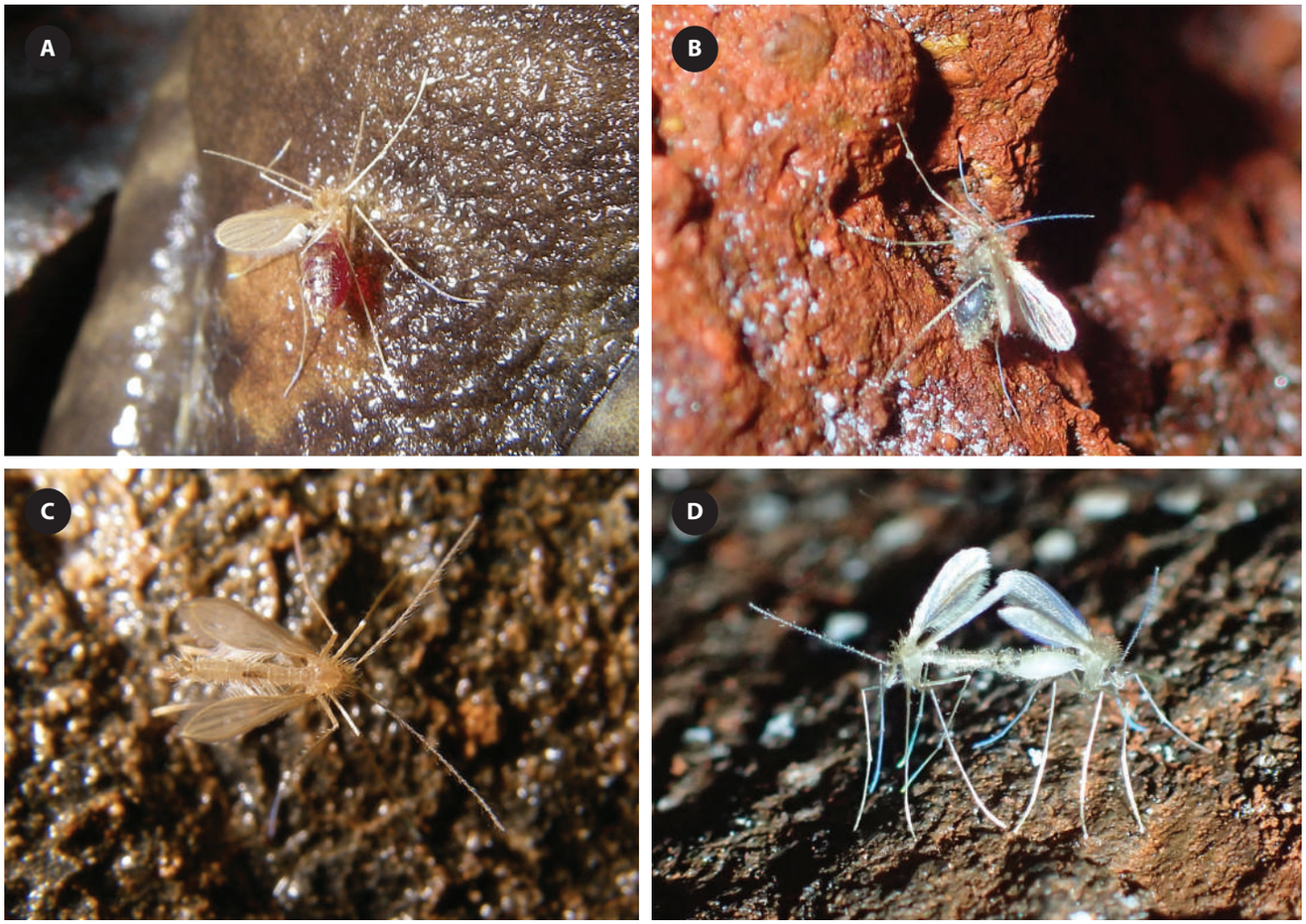


Figura 1. Aspectos gerais dos psicodídeos. **A)** Fêmea de flebotomíneo (subfamília Phlebotominae) com sangue não digerido encontrada em caverna do Parque Estadual da Serra do Rola Moça, Nova Lima, Minas Gerais; **B)** Fêmea de *Sciopemyia* aff. *microps* (subfamília Phlebotominae) com sangue parcialmente digerido encontrada em cavidade natural ferruginosa da Serra do Gandarela, Rio Acima, Minas Gerais; **C)** Macho de flebotomíneo (subfamília Phlebotominae) encontrado em caverna carbonática da região de Pains, Minas Gerais; **D)** Espécimes macho (à esquerda) e fêmea (à direita) de *Sciopemyia* spp. (subfamília Phlebotominae) registrados, em comportamento de cópula, em caverna ferruginosa da Serra do Gandarela, Rio Acima, Minas Gerais. Fotos: A-C (Robson de A. Zampaulo); B-D (Júlio C.R. Costa).

PRIYADARSANA, 2015) e um gênero fóssil, *Protohoraiella* Curler, Krzemiński & Skibińska, 2019, com duas espécies descritas de âmbar birmanês (Mianmar) do Cretáceo (CURLER *et al.,* 2019). Espécimes de Horaiellinae são raramente coletados e as duas únicas espécies com imaturos conhecidos vivem em rochas úmidas, constantemente pulverizadas pela névoa de cachoeiras (CURLER; COURTNEY, 2009). Não há registro de espécies em cavernas no mundo.

SYCORACINAE

Apresenta 46 espécies viventes distribuídas em três gêneros (ROSSITO; PINHO, 2019): *Sycorax* Curtis, 1839, tendo 40 espécies atuais e cinco espécies fósseis (AZAR; SALAMÉ, 2015), *Aposycorax* Duckhouse, 1972 com apenas uma espécie vivente e *Parasycorax* Duckhouse, 1972 com cinco espécies viventes e uma fóssil. A subfamília apresenta ampla distribuição mundial e, mais recentemente, foram descritos os gêneros fósseis *Xenosycorax* Azar & Salamé, 2015 do Cretáceo superior, de âmbar turoniano, New Jersey, USA, *Palaeoparasycorax* Stebner *et al.*, 2015 do Cretáceo superior de âmbar de Myanmar e *Libanosycorax* Azar, Azar & Maksoud, 2018, de âmbar do cretáceo inferior do Líbano. Bem pouco se conhece sobre o comportamento das espécies dessa subfamília. Algumas larvas aquáticas ou de solos úmidos são conhecidas (CURLER *et al.* 2015) e fêmeas adultas já foram encontradas realizando hematofagia em anuros (BRAVO;

SALAZAR-VALENZUELA, 2009). *Sycorax malayensis* Quate, 1962 foi descrita da Caverna de Batu, em Kuala Lumpur, Malásia, mas foi considerada trogloxena (QUATE, 1962). Não há registro de espécies em cavernas nas Américas.

BRUCHOMYIINAE

Apresenta 74 espécies, sendo 53 atuais e 21 fósseis, ocorre nos dois hemisférios e é subdividida em 10 gêneros: *Nemopalpus* Macquart, 1838; *Palaeosycorax* Meunier, 1905; *Bruchomyia* Alexander, 1921; *Eutonnoiria* Alexander, 1940; *Boreofairchildia* Wagner & Stuckenberg, 2016; *Laurenceomyia* Wagner & Stuckenberg, 2016; *Notofairchildia* Wagner & Stuckenberg, 2016; *Hoffeinsodes* Wagner, 2017; *Palaeoglaesum* Wagner, 2017 e Alexanderia Wagner & Kvifte, 2018 (POLSEELA *et al.*, 2018; WAGNER; STUCKENBERG, 2016; WAGNER, 2017). *Notofairchildia spinosus* (Bravo & Barata, 2012) e *Bruchomyia mineira* Bravo & Barata, 2012 foram descritas de espécimes coletados em cavernas do estado de Minas Gerais (Bravo e Barata 2012a, b) e *Bruchomyia brasiliensis* Alexander, 1940 em fendas de cavernas do município de Crato, Ceará (ALEXANDER, 1940). São conhecidas apenas essas três espécies ligadas a ambientes cavernícolas no Brasil.

TRICHOMYIINAE

É composta por 215 espécies e apresenta distribuição ubíqua, com exceção da Antártica. Possui quatro gêneros fósseis: *Axenotrichomyia* Azar, Huang, Cai & Nel, 2015; *Eatonisca* Meunier, 1905; *Eotrichomyia* Nel, Meunier & De Plöeg, 2002; e *Xenotrichomyi*a Azar, Mouawad & Salame, 2015 e todas as espécies atuais estão incluídas no gênero *Trichomyia* Haliday in Curtis, 1839. *Trichomyia malaya* Quate, 1962 e *Trichomyia batu* Quate, 1962 ocorrem nas cavernas de Batu, na Malásia (QUATE, 1962). Assim como para Sycoracinae, não há registro de espécies em cavernas nas Américas.

PHLEBOTOMINAE

Apresenta 1.029 espécies, sendo 998 viventes e 31 fósseis. Nas Américas, somam 546 espécies, das quais 529 são viventes e 17 são fósseis (GALATI E.A.B 2022, comunicação pessoal) com distribuição por todos os continentes, exceto Antártica. A sistemática de Phlebotominae é tema controverso. As classificações mais conservadoras adotam seis gêneros: *Phlebotomus* Rondani & Berté, 1840, *Sergentomyia* França & Parrot, 1920 e *Chinius* Leng, 1987, para as espécies do Hemisfério Leste e três para as Américas: *Brumptomyia* França & Parrot, 1921; *Lutzomyia* França, 1924 e *Warileya* Hertig, 1948 (LEWIS *et al.* 1977). Todavia, em abordagem filogenética foi proposta a divisão dos flebotomíneos em duas tribos, Hertigiini e Phlebotomini. A primeira com duas subtribos: Hertigiina para a América e Idiophlebotomina para o Hemisfério Leste, e a segunda com distribuição mundial, com cinco subtribos: Phlebotomina, Velho Mundo; Australophlebotomina, região Australiana; Sergentomyiina, distribuição mundial; Brumptomyiina, Lutzomyiina e Psychodopygina para as Américas. Nesta classificação foram propostos mais de 31 gêneros, sendo dois fósseis e a maioria americanos (GALATI, 1995, 2003). Mais tarde, foi descrito para este continente o gênero *Edentomyia* (GALATI *et al.,* 2003a) dentro da tribo Phlebotomini, procedente de caverna do estado do Piauí, todavia, sem inserção em qualquer subtribo; e descritos quatro outros fósseis para o Hemisfério Leste (GALATI, 2018). Dentre os 23 gêneros, 19 subgêneros, três grupos de espécies e 21 séries de espécies, em que são classificados os flebotomíneos americanos, apenas para quatro gêneros (*Warileya*, *Hertigia* Fairchild, 1949, *Oligodontomyia* Galati, 1995 e *Dampfomyia* Addis, 1945); três subgêneros (*Coquilettimyia* Galati, 1995*, Dampfomyia* Addis, 1945, *Coromyia* Barretto, 1962)*;* um grupo de espécies (grupo Delpozoi) e cinco séries de espécies (Vexator, Chiapanensis, Pia, Verrucarum e Townsendi) não há representantes no Brasil.

Apenas uma espécie troglóbia de procedência amazônica é conhecida para o Brasil. Embora Dutra-Rêgo *et al.* (2022) apontem outras espécies de flebotomíneos como obrigatórias de ambientes cavernícolas, acreditamos que somente *De. maruaga* possui características que permite sua classificação como tal. Espécimes adultos e imaturos de *De. maruaga* foram coletados, exclusivamente em zona afótica, utilizando guano como substrato para seu desenvolvimento. As fases imaturas da espécie apresentam diferenças morfológicas e fisiológicas em relação a outras espécies de flebotomíneos. Os ovos da espécie têm coloração cinza, o par superior de cerdas caudais das larvas é duas vezes maior que o par inferior e apresentam um ciclo de vida longo, de 90 dias. Além disso, fêmeas adultas não se alimentam de sangue, são partenogenéticas e mantêm reserva de gordura no abdômen (ALVES *et al.,* 2011). Tais características permitiram aos autores concluírem que *De. maruaga* corresponde a uma espécie troglóbia. Todas as demais espécies encontradas em cavernas até o momento podem ser classificadas como troglófilas ou troglóxenas obrigatórias e/ou facultativas (ou acidentais), dependendo da classificação adotada e da realização de estudos específicos.

PSYCHODINAE

É a subfamília mais numerosa, apresentando 2.050 espécies

com representantes fósseis e atuais, tendo a mais ampla distribuição mundial representada por mais de 100 gêneros (PAPE *et al.,* 2011). Várias tribos foram propostas (DUCKHOUSE, 1987; JEŽEK, 1983; VAILLANT, 1971), mas nenhuma foi amplamente aceita. Estudo da filogenia, baseado em DNA mitocondrial em Psychodinae paleártico, identificou que várias tribos propostas por Vaillant (1971) e Ježek (1983) constituem grupos monofiléticos (ESPÍNDOLA *et al.,* 2012). Bravo *et al.,* (2008) descreveram duas espécies de *Tonnoira* Enderein, 1937, de cavernas da Amazônia Central. Quate e Brown (2004) descreveram *Tonnoira cavernicola* de uma caverna da Bolívia, onde adultos foram coletados na entrada da caverna e no ambiente externo. Apesar da ausência de relatos de outros Psychodinae em cavernas brasileiras, há registros de diversas espécies dessa subfamília em cavernas de outras regiões biogeográficas (QUATE 1962, 2000), incluindo espécies sinantrópicas e ubíquas, como *Clogmia albipunctata* e *Psychoda alternata* Say, 1825, ou espécies comuns e tropicopolitas (= ubíquas) como *Psychoda savaiiensis* Edwards, 1828, o que sinaliza a grande lacuna de registros em ambientes cavernícolas no Brasil.

Registros de espécies de Psychodidae em cavernas brasileiras

A subfamília Phlebotominae é a que atualmente apresenta o maior número de registros e informações disponíveis e, por esse motivo, daremos ênfase a ela no presente tópico. Dados referentes às demais subfamílias podem ser encontrados nos demais itens deste capítulo.

Flebotomíneos vêm sendo capturados em cavernas desenvolvidas em diferentes litotipos rochosos (DUTRA-RÊGO *et al.* 2022), de acordo com o Mapa de Potencialidade de Ocorrências de Cavernas no Brasil (JANSEN *et al.,* 2012). Todas as regiões do Brasil, em pelo menos um estado, possuem cavernas amostradas com registro desses insetos. Na região Norte, o estado do Amazonas apresenta três cavernas amostradas (ALVES *et al.*, 2011); Rondônia (oito cavernas) (OGAWA *et al.,* 2016); Tocantins (11 cavernas) (GALATI, E.A.B. 2022, comunicação pessoal; VILELA *et al.*, 2015) e Pará (269 cavernas) (GALATI, E.A.B. 2022, comunicação pessoal; TEODORO *et al.*, 2021). Na região Sudeste, Minas Gerais (58 cavernas) (ANDRADE FILHO *et al.*, 1999, 2004; BARATA *et al.*, 2008; BARATA; APOLINÁRIO, 2012; CARVALHO *et al.*, 2011a, b, 2013; CAMPOS *et al*., 2020; LIMA, 1932; COSTA *et al.*, 2021; GALATI, E.A.B. comunicação pessoal; MARTINS *et al.*, 1957, 1962); Rio de Janeiro (uma caverna) (ALVES *et al.,* 2020) e São Paulo (nove cavernas) (GALATI *et al.*, 2010; GALATI, E.A.B. 2022, comunicação pessoal). Na região Nordeste, os estados da Bahia (quatro cavernas) (GALATI, E.A.B. 2022, comunicação pessoal) e Piauí (uma caverna) (GALATI *et al.,* 2003a). Na região Centro-Oeste, Mato Grosso do Sul, com 14 cavernas (GALATI *et al.,* 1997, 2003b, ALMEIDA *et al.,* 2019). Na região Sul, o estado do Paraná, com apenas uma caverna (GALATI, E.A.B. 2022, comunicação pessoal) (Figura 2).

De acordo com a revisão da literatura científica realizada e dados de campo dos autores deste capítulo, somadas essas regiões, há cerca de 378 cavernas amostradas, distribuídas em 38 municípios. A maior parte desses trabalhos objetivou a busca por invertebrados associados a esses ambientes, não tendo como foco principal um único táxon ou grupo, como por exemplo, os flebotomíneos. Isso possibilitou que tivéssemos muitas cavernas amostradas, porém o número de exemplares coletados é reduzido (GALATI, E.A.B. 2022, comunicação pessoal). Entretanto, outros estudos com caráter longitudinal no tempo buscaram, além da identificação faunística, a investigação da presença de espécies com potencial para transmitir agentes de leishmanioses.

Até o momento, foram encontradas 114 espécies (incluindo possíveis novas espécies) em cavidades naturais subterrâneas, representando 39% das 290 espécies encontradas no Brasil. Dados semelhantes foram encontrados por Dutra-Rêgo *et al.* (2022). Apenas dois gêneros (*Pressatia* Mangabeira, 1942 e *Viannamyia* Mangabeira, 1941) que ocorrem no Brasil não foram registrados no ambiente cavernícola. A distribuição, segundo subtribos e gêneros, encontra-se na Tabela 1.

Apesar do número expressivo de espécies assinaladas em cavernas brasileiras, apenas para *De. maruaga*, como explicado anteriormente, tem-se evidências de que seja troglóbia (ALVES *et al.,* 2011). No entanto, *Ed. piauiensis*, *Pi. gruta* (Ryan, 1986) e espécimes não identificados de *Deanemyia* (Gruta do Pitoco, Mato Grosso do Sul) só foram coletados, até o momento, em cavernas. No sudeste do Pará, em 269 cavernas de formação ferrífera, *Pi. gruta* e *Ed. piauiensis* foram coletadas, sem uso de armadilhas luminosas, em 38% e 12% daquelas, respectivamente. Para *Deanemyia* sp. somente fêmeas foram coletadas, em sua maioria nas regiões afóticas da Gruta do Pitoco.

Espécies troglófilas compreendem a maioria dos taxa de invertebrados encontrados em cavernas brasileiras (TRAJANO; BICHUETTE, 2009). Populações de flebotomíneos, que colonizam cavernas e que também podem frequentar o ambiente epígeo, têm sido classificadas dessa forma (CAMPOS *et al.*, 2020; CARVALHO *et al.*, 2013; GALATI *et al.*, 2003b), apesar do uso de armadilhas luminosas para as coletas que podem atrair espécimes que vivem comumente no meio externo. Entre as espécies troglófilas, as populações de *Sc. sordellii* são as mais dispersas

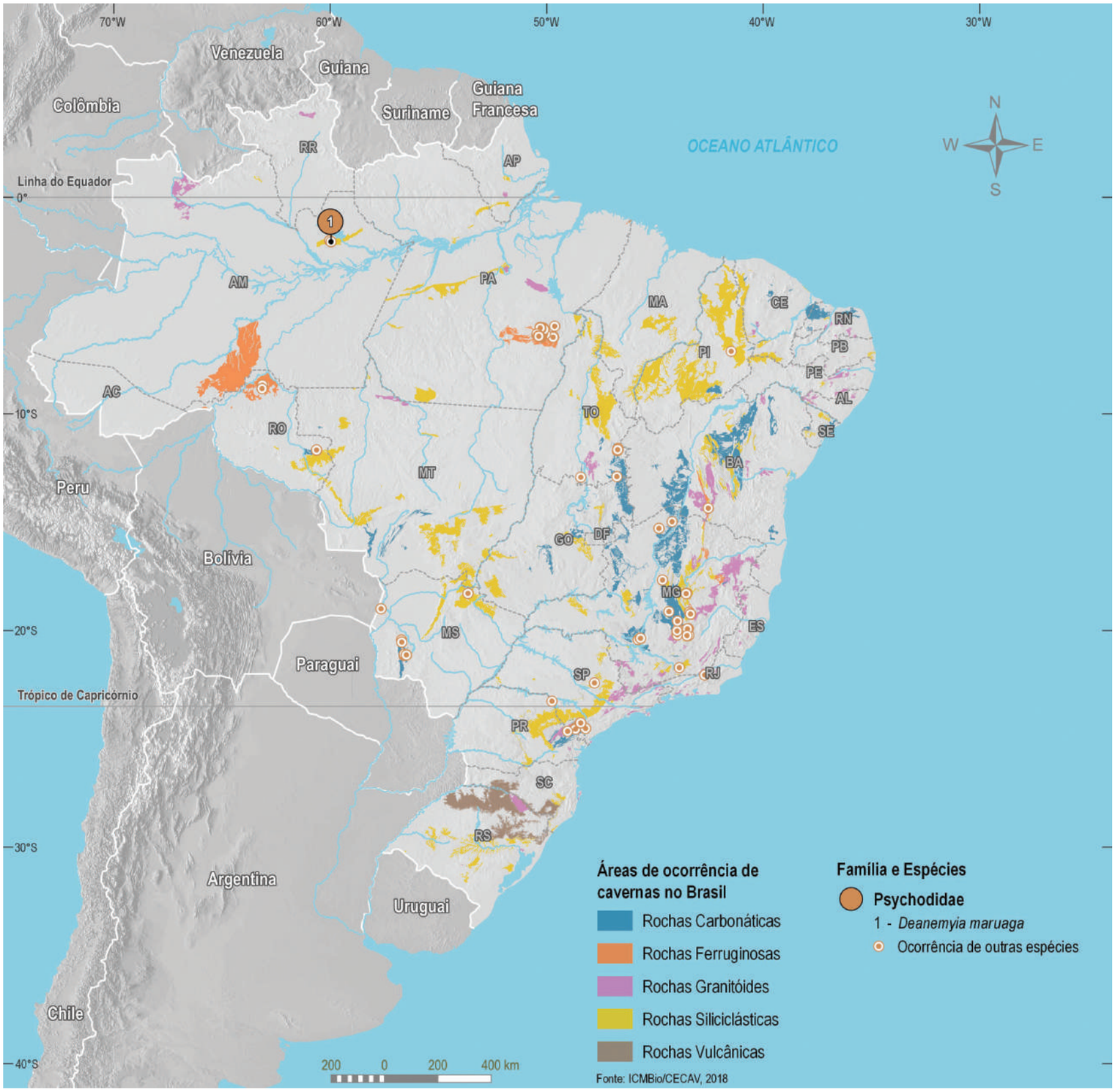


Figura 2. Mapa do Brasil com as localizações das cavernas com registros de dípteros Psychodidae identificados até o nível taxonômico de espécie e localidade da única espécie descrita como troglóbia.

Tabela 1. Espécies da subfamília Phlebotominae coletadas/capturadas em cavernas do Brasil, de acordo com as respectivas subtribos (em negrito), segundo a classificação de Galati (2003a). Os números posteriores aos gêneros referem-se às quantidades de espécies registradas nas cavernas em relação ao número de espécies que ocorrem no Brasil (nº em cavernas/ nº no Brasil).

Brumptomyiina

Brumptomyia (8/20)

Br. avellari, Br. brumpti, Br. carvalheiroi, Br. cunhai, Br. mesai, Br. nitzulescui, Br. pintoi, Br. troglodytes.

Lutzomyiina

Evandromyia (17/43)

Ev.bacula, Ev. brachyphala, Ev. carmelinoi, Ev. corumbaensis, Ev. cortelezzii, Ev. evandroi, Ev. georgii, Ev. inpai, Ev. lenti, Ev. monstruosa, Ev. sallesi, Ev, saulensis, Ev. sericea, Ev. spelunca, Ev. teratodes, Ev. termitophila, Ev. tupynambai.

Expapillata (1/2)

Ex. firmatoi.

Lutzomyia (11/32)

Lu. amarali, Lu. almerioi, Lu. cruzi, Lu. dispar, Lu. elizabethrangelae, Lu. forattinii, Lu. gaminarai, Lu. ischnacantha, Lu. ischyracantha, Lu. longipalpis, Lu. renei.

Migonemyia (1/6)

Mg. migonei.

Pintomyia (12/18)

Pi.christenseni, Pi. diamantinensis, Pi. fischeri, Pi. gruta, Pi. kuscheli, Pi. mamedei, Pi. misionensis, Pi. monticola, Pi. odax, Pi. pacae, Pi. pessoai, Pi. serrana.

Sciopemyia (5/7)

Sc. microps, Sc. pennyi, Sc. servulolimai, Sc. sordellii, Sciopemyia sp. (próxima a *Sc. microps*).

Trichopygomyia (1/10)

Tr. dasypodogeton, Tr. longispina.

Psychodopygina

Bichromomyia (2/5)

Bi. flaviscutellata, Bi. reducta.

Martinsmyia (5/8)

Mt. cipoensis, Mt. gasparviannai, Mt. minasensis, Ma. oliveirai, Mt. reginae.

Nyssomyia (9/15)

Ny. anduzei, Ny. antunesi, Ny. intermedia, Ny. neivai, Ny. richardwardi, Ny. shawi, Ny. umbratilis, Ny. whitmani, Ny. yuilli yuilli.

Psathyromyia (13/32)

Pa. abonnenci, Pa. abunaensis, Pa. aragaoi, Pa. bigeniculata, Pa. brasiliensis, Pa. campograndensis, Pa. cuzquena, Pa. lanei, Pa. lutziana, Pa. pascalei, Pa. punctigeniculata, Pa. ribeirensis, Pa. scaffi.

Psychodopygus (6/28)

Ps. amazonensis, Ps. ayrozai, Ps. davisi, Ps. geniculatus, Ps. lloydi, Psychodopygus sp. (série Chagasi).

Trichophoromyia (4/26)

Th. auraensis, Th. brachipyga, Th. eurypyga, Th. octavioi, Th. ubiquitalis.

Sergentomyiina

Deanemyia (3/5)

De. maruaga, De. ramirezi, Deanemyia sp.

Micropygomyia (13/21)

Mi. acanthopharynx, Mi. echnatopharynx, Mi. micropyga, Mi. peresi, Mi. petari, Mi. pilosa, Mi. quinquefer, Mi. schreiberi, Mi. sp. (série Oswaldoi), *Mi.* (*Sauromyia*) sp., *Mi. trinidadensis, Mi. villelai, Mi. vonatzingeni.*

Subtribo *incertae sedis*

Edentomyia (1/1)

Ed. piauiensis.

pelas cavernas brasileiras. No sudeste do Pará populações da espécie foram coletadas em 80% das 269 cavernas investigadas; no Amazonas em 100% de três cavernas investigadas; em Rondônia em 75% de oito; em Tocantins em 18% de 11; no Mato Grosso do Sul em 85% de 14 cavernas já investigadas; em Minas Gerais em 46% de 58; e em São Paulo em 11% de nove cavernas. O gênero *Sciopemyia* Barretto, 1962 alimenta-se, nesses ambientes, de animais de sangue frio (GALATI, E.A.B. 2022, comunicação pessoal), o que foi comprovado por Costa *et al.* (2021).

Para outras espécies, também com populações classificadas como troglófilas, 20 predominam na fauna cavernícola. No Amazonas destacam-se *Pi. pacae* (Floch & Abonnenc, 1943) e *Evandromyia georgii* (Freitas & Barrett, 2002) (ALVES *et al.,* 2011), assim como em Rondônia (OGAWA *et al.,* 2016). No Mato Grosso do Sul, *Lu. almerioi, Lu. cruzi* (Mangabeira, 1938), *Lu. dispar* Martins & Silva, 1963, *Lu. forattinii* Galati *et al.,* 1985, *Lu. longipalpis* (Lutz & Neiva, 1912), *Ev. corumbaensis* (Galati, Nunes, Oshiro & Rego, 1989), *Mt. oliveirai* (Martins, Silva & Falcão, 1970), *Mi. peresi* (Mangabeira, 1942) e *Mi. quinquefer* (Dyar, 1929) (GALATI *et al.,* 1997, 2003b, ALMEIDA *et al.,* 2019). Em Minas Gerais, maior associação com cavernas são encontradas para *Lu. cavernicola* (Costa Lima, 1932), *Lu. longipalpis, Lu. ischnacantha* Martins, Souza & Falcão, 1962, *Lu. ischyracantha* Martins, Falcão & Silva, 1962, *Lu. renei* (Martins, Falcão & Silva, 1957), *Mt. cipoensis* (Martins, Falcão & Silva, 1964), *Ev. edwardsi* (Mangabeira, 1941), *Ev. spelunca* Carvalho *et al.,* 2011, *Ev. tupynambai* (Mangabeira, 1942), *Pi. diamantinensis* Barata *et al.,* 2012 e *Mt. oliveirai* (BARATA *et al.,* 2008; BARATA; APOLINÁRIO, 2012; CAMPOS *et al.,* 2017; CARVALHO *et al.*, 2013); já para o estado de São Paulo isso ocorre para *Ev. edwardsi* e *Lu. longipalpis* (Galati *et al.,* 2010ab). Com base nessas evidências poderíamos inferir que populações das demais espécies desses diferentes gêneros possivelmente se encaixem, também, na condição de troglófilas.

Para os demais gêneros e espécies assinalados na Tabela 1, também acredita-se que possam viver em cavernas, como as espécies de *Brumptomyia* e as de *Psathyromyia* Barretto, 1962. Neste último, sobretudo as do subgênero *Forattiniella* Vargas, 1978 [*Pa. abunaensis* (Martins, Falcão & Silva, 1965), *Pa. aragaoi* (Costa Lima, 1932), *Pa. brasiliensis* (Costa Lima, 1932), *Pa. campograndensis* Oliveira *et al.,* 2001, *Pa. lutziana* (Costa Lima, 1932) e *Pa. pascalei* (Coutinho & Barretto, 1940)], que comumente habitam tocas de tatus. Por outro lado, aquelas dos gêneros *Expapillata* Galati, 1995, *Migonemyia* Galati, 1995, *Bichromomyia* Artemiev, 1991, *Nyssomyia* Barretto, 1962, *Psychodopygus* Mangabeira, 1941 e *Trichophoromyia* Barretto, 1962, cujas formas imaturas se desenvolvem em solo de mata, apresentariam uma ocorrência acidental em cavernas, frequentando apenas a entrada das mesmas.

Métodos de coleta, captura e conservação

Nos estudos envolvendo psicodídeos, frequentemente, não se adotam medidas criteriosas quanto à caracterização das cavernas em relação à presença de luz solar (zonas fótica, disfótica e afótica) e quanto à classificação ecológica e evolutiva das espécies coletadas (troglóbias, troglófilas e trogloxenas). A luminosidade apresentada na maioria dos estudos é definida apenas pela distância (metros) em relação à entrada (CARVALHO *et al.,* 2011a; OGAWA *et al.,* 2016; VILELA *et al.,* 2015). Dessa forma, neste capítulo, optamos por excluir das análises as terminologias empregadas na caracterização das zonas de iluminação das cavidades naturais subterrâneas e da condição evolutiva das espécies. Acreditamos que espécies que se criam em ambiente externo (epígeo) podem ser atraídas pela luz das armadilhas de coleta para a entrada (boca) das cavernas ou mesmo para a zona afótica no ambiente hipógeo sendo, portanto, fundamental o controle destas variáveis frente aos métodos de coleta aplicados.

Os métodos de coleta de psicodídeos (Tabela 2, Figura 3) de-

Tabela 2. Tipos e aspectos gerais de armadilhas que podem ser utilizadas para captura de psicodídeos.

Armadilha (Autor)	Funcionamento	Fonte de atração	Local	Objetivo	Especificidade
Shannon (Shannon, 1939) [a]	Passiva	Luz/ Coloração/ Odor	P/ M	LF/ IN/ ET	Generalista
Disney (Disney, 1966) [b]	Passiva	Odor	M/ P	LF/ IN	Específica
CDC (Sudia & Chamberlain, 1962) [c]	Ativa	Luz/ Coloração	I/ P/ M/ C	LF/ IN/ ET	Generalista
New Jersey (Mulhern, 1942)	Ativa	Luz	I/ P	LF/ ET	Generalista
Falcão (Falcão, 1981)	Ativa	Luz	I/ P/ M	LF/ IN/ ET	Generalista
Damasceno (Damasceno, 1955)	Passiva	Luz/ Coloração	M	LF/ IN/ ET	Específica
Aspirador manual[d] ou elétrico	Ativa/Passiva	NA	I/ P/ M/ C	IN/ ET	Generalista
Malaise (Malaise, 1937)	Passiva	Coloração	M (aberta)	LF/ ET	Generalista
Cartão Adesivo	Passiva	Coloração	I/ P/ M	LF	Generalista

I – intradomicílio/ **P** – peridomicílio/ **M** – área de mata/ **C** – cavernas.
LF – levantamento de fauna/ **IN** – infecção natural (Phlebotominae) / **ET** – estudos taxonômicos.
Passiva: não apresenta aparato de sucção (ex. ventilador).
Ativa: apresenta aparato de sucção.
[a]:modificada, na cor preta, é muito atrativa para espécies de Phlebotominae que habitam cavernas, quando instaladas próximas a essas (GALATI *et al.* 2001). [b]: específica para Phlebotominae. [c]: já utilizadas para capturas de psicodídeos em ambientes cavernícolas. [d]: não se recomenda o uso de aspirador bucal em cavernas.

vem levar em conta o ciclo de vida destes insetos, que são holometábolos. Dessa forma, todas as espécies incluídas na família passam pelos estágios do ovo, larva (quatro estágios), pupa e adultos alados. As formas imaturas são detritívoras e desenvolvem-se em diferentes ambientes, podendo ser semiaquáticas, terrestres ou aquáticas. No primeiro caso, utilizam as áreas limítrofes ou então como participante da chamada fauna limiar, como acontece em muitos Psychodinae (FORATTINI, 1973); as espécies de Bruchomyiinae, Trichomyiinae e Phlebotominae são terrestres e as de Horaielinae, Sycoracinae e algumas de Psychodinae são exclusivamente aquáticas (FORATTINI, 1973; CORDEIRO; WAGNER, 2018). O tipo de ambiente, temperatura, umidade, nível de oxigênio e matéria orgânica em decomposição, representada por vegetais, animais invertebrados como gastrópodes terrestres (VAILLANT, 1961) e excretas de animais (ALENCAR *et al.,* 2011) ou mesmo o exoesqueleto de insetos mortos, são requisitos básicos para a sobrevivência das formas imaturas e manutenção do ciclo de vida.

Geralmente, os estudos com esses grupos buscam as formas adultas, utilizando diferentes métodos de coleta (Tabela 2, Figura 3), os quais dependerão das perguntas que se quer responder. Independentemente do objetivo de um estudo proposto, a escolha do método é o primeiro procedimento a ser adotado (MAROLI *et al.,* 1997).

Deve-se ter em mente que não existe uma metodologia padronizada para a busca de psicodídeos em cavernas, mesmo para os adultos. As armadilhas luminosas (Figuras 3A, B e C), que podem e vêm sendo amplamente empregadas pela facilidade de obtenção das amostras, devem ser utilizadas com parcimônia para evitar prejuízo ao equilíbrio populacional, tendo em vista que em algumas cavernas, nos períodos de picos de frequência, podem ser coletados cerca de 2.000 espécimes de uma única espécie (GALATI, E.A.B. 2022, comunicação pessoal). Dessa forma, o emprego devidamente orientado destas armadilhas no ambiente cavernícola que possibilite a geração de informações da diversidade, sazonalidade , ritmo horário e outros parâmetros de interesse ecológico, deve ser estimulado.

As técnicas de coleta, Armadilha Malaise (de interceptação)

Figura 3. Armadilhas que podem ser empregadas para a captura de psicodídeos. **A)** Armadilha de CDC (modelo HP) instalada em galinheiro; **B)** Armadilha de New Jersey instalada em peridomicílio; **C)** Armadilha de Falcão instalada em peridomicílio; **D)** Armadilha de Shannon instalada em área de mata; **E)** Armadilha de Disney instalada em área de mata; **F)** Armadilha de Damasceno instalada em área de mata; **G)** Busca ativa em buraco próximo a tronco de árvore; **H)** Armadilha de Malaise instalada em área de mata; **I)** Cartão adesivo instalado próximo a rochas. Fotos: A, D, I (Andrey J. Andrade); B (Cristian F. Souza); C (Wagner Fernandes); E (Renata A. Gama); F (Setor de Flebotomíneos, Laboratório de Diptera, Fiocruz/RJ); G (Heron Huerta); H (Lucas N. Perillo).

(Figura 3H) e cartão adesivo (Figura 3I), sem interferência do foco luminososo, podem ser adaptadas para estas finalidades ou mesmo serem propostos novos modelos para estudos em cavernas. Aspiradores bucais ou elétricos apresentam interferência do foco luminoso do indivíduo coletor (pesquisador), porém permitem a coleta dos insetos nas paredes ou no solo. No entanto, o aspirador bucal (Figura 3G) é altamente desaconselhável em cavernas, em função do risco de ingestão de esporos de fungos patogênicos e outras partículas. Porém, cabe destacar que a coleta de Psychodidae com aspiradores manuais ou elétricos nem sempre é fácil quando o inseto está pousado em rochas, em virtude da presença de garras e outras estruturas aderentes (GALATI, 2003b). Como alternativa a essa metodologia, opta-se por utilizar tubos e, estando o inseto em repouso, inclusive sobre vertebrados, capturá-lo diretamente sem que haja aspiração como realizado por Costa *et al.* (2021). Outro método que pode ser utilizado é a atratividade humana com a devida proteção e autorização de comitês de ética específicos, capturando os insetos quando pousam em partes do seu corpo e, no caso das fêmeas, antes de efetuarem a picada.

A coleta de formas imaturas de psicodídeos não é comumente realizada, devido à dificulade de localização dos criadouros (FORATTINI, 1973), o que reflete no pouco conhecimento das mesmas para as diferentes espécies descritas. Em cavernas, larvas de diferentes ínstares podem estar associadas ao guano (ALVES *et al.,* 2011) ou em pequenas reentrâncias (cavidades) nas paredes das cavernas (GALATI *et al.,* 2003b). Alves *et al.,* (2011) padronizaram amostragens de 300 a 500g de guano provenientes de 12 pontos de coleta nas porções mais distais de uma caverna. Caso queira transportar o material recolhido para posterior isolamento das formas imaturas em laboratório, o substrato deverá ser transportado em potes fechados, o que manterá sua umidade evitando a dissecção e morte das formas imaturas.

Com base na maioria dos estudos realizados, independentemente do estágio de vida coletado, os psicodídeos devem ser acondicionados em tubos contendo álcool 70% até serem destinados às instituições para a identificação em nível de gênero ou espécie após sua clarificação e montagem permanente em lâminas. Outra possibilidade é manter os insetos a seco (sem álcool 70%) e imóveis (prensados entre dois pedaços de papel macio, tendo uma camada de algodão embaixo e outra em cima) dentro do tubo em que será acondicionado para evitar a quebra de partes do corpo (antenas, palpos e pernas), que são importantes para a identificação das espécies.

Recomenda-se que os espécimes coletados por não especialistas do grupo alvo do presente capítulo sejam enviados para laboratórios de instituições de ensino e pesquisa onde existam profissionais especializados ou depositá-los em museus, de modo que os taxonomistas do grupo tenham acesso, ampliando assim o conhecimento dessa família em cavernas brasileiras.

Fonte alimentar, criadouros naturais e comportamento em cavidades naturais subterrâneas

Como destacado anteriormente, o conhecimento sobre a fauna de psicodídeos cavernícolas é incipiente. Porém, levando em conta algumas observações da literatura atualmente disponível, a utilização desses ambientes, principalmente pelos membros da subfamília Phlebotominae, pode ser inferida com base nas seguintes evidências:

As cavernas possuem características seletivas para a sobrevivência de diversas espécies, embora abriguem uma fauna diversa de vertebrados e invertebrados (TRAJANO; BICHUETTE, 2009). No geral, o encontro de algumas espécies de Phlebotominae em cavernas parece estar relacionado à presença de morcegos, roedores, aves, anuros, serpentes e lagartos (Figura 4), que podem servir como fonte de alimento (sangue) para as fêmeas (BARATA; APOLINÁRIO, 2012; COSTA *et al.,* 2021) ou mesmo utilizando-as como criadouros naturais (ALVES *et al.,* 2011, COSTA, J.C.R. 2021, comunicação pessoal).

Além disso, as larvas poderiam utilizar a matéria orgânica em decomposição e alguns fungos como alimento. Portanto, poderiam atuar como fontes de alimentação o material vegetativo carreado para as cavernas, o guano proveniente de colônias de morcegos, aves ou mesmo os insetos, bem como as excretas de outros vertebrados, carcaças e o exoesqueleto de invertebrados. Em cavernas passíveis de inundação, seja por enxurrada ou pelo aumento do nível dos corpos d'água aos quais as cavernas estão associadas, pode ocorrer, no caso dos flebotomíneos, o aumento da densidade populacional decorridos de um a quatro meses após o início do ciclo do período chuvoso. Há que se considerar também que este período coincide com a elevação da temperatura, fator que atua na aceleração do desenvolvimento das formas imaturas. Assim sendo, essa redução do período imaturo e o aumento da disponibilidade de alimento poderiam atuar em sinergismo, levando a um aumento abrupto na densidade das formas aladas de flebotomíneos (explosão populacional), como já observado em cavernas na região de Corumbá, estado do Mato Grosso do Sul (GALATI *et al.,* 1997).

Embora pouco se saiba sobre o comportamento dos adultos de flebotomíneos nas cavernas, o conhecimento da atividade diária desses insetos neste ecótopo poderia esclarecer o período do dia em que ocorre a maior exposição de vertebrados, incluindo o ser humano, que vivem ou visitam, respectivamente, esses

Figura 4. Registros de parasitismo realizado por espécimes da subfamília Phlebotominae em cavernas brasileiras. **A)** Espécimes de *Sciopemyia sordellii* sobre um anuro da família Bufonidae em caverna localizada em Canaã dos Carajás, Pará; **B)** Fêmea de *Sciopemyia* sp. se alimentando sobre o anuro *Bokermannohyla martinsi* em caverna da Serra do Gandarela, Minas Gerais; **C)** Espécimes de flebotomíneos sobre um anuro do gênero *Rhinella* em caverna ferrífera em Curionópolis, Pará; **D)** Espécimes de flebotomíneos sobre a espécie *Pristimantis fenestratus* em caverna ferrífera em Parauapebas, Pará; **E)** Espécimes de flebotomíneos sobre um anuro do gênero *Rhinella* em caverna ferrífera em Curionópolis, Pará; **F)** Espécimes de flebotomíneos próximos e sobre um lagarto do gênero *Tropidurus* em caverna carbonática de Prudente de Morais, Minas Gerais; **G)** Espécimes de flebotomíneos sobre *Thecadactylus rapicauda* em caverna ferrífera em Curionópolis, Pará. No quadrante amarelo, detalhes dos espécimes fêmeas com sangue sobre a cauda de *T. rapicauda*; **H)** Espécimes de flebotomíneos sobre uma serpente da espécie *Epicrates assisi* (Jibóia-arco-íris-da-Caatinga) em caverna carbonática no município de Jandaíra, Rio Grande do Norte. No quadrante amarelo, detalhes dos espécimes agrupados realizando repasto sanguíneo; **I)** Espécimes de flebotomíneos sobre um anfíbio da espécie *Rhaebo guttatus* em caverna da região de Carajás, Pará, Brasil. Fotos: A (Renata Andrade e colaboradores); B (Júlio C.R. Costa); C, E-G, I (Robson de A. Zampaulo); D (Matheus H. Simões); H (Juan Carlos Vargas Mena).

ambientes servindo como fontes de alimento para as fêmeas (CAMPOS *et al.,* 2017). Nesse sentido, coletas realizadas por atratividade humana durante 24 horas ininterruptas em frente à entrada da Gruta Pitangueiras no município de Bonito (Mato Grosso do Sul), revelaram que os picos da atratividade para *Lu. almerioi* ocorriam pela manhã e variavam em função da estação do ano: no verão (entre 4 e 6 horas); na primavera (5 e 6 h); no inverno (6 e 9 h) e no outono (9 e 10 h), sendo que, de 12h às 15h, as fêmeas não eram ativas ou apresentavam pouca atividade. Já no município de Bodoquena, também em Mato Grosso do Sul, em frente à Gruta C.C.I, o período de maior atividade para esta espécie foi de 18h às 21h, indicando que variações ambientais locais podem influenciar o comportamento das populações de *Lu. almerioi* (GALATI *et al.,* 2006). Estes estudos reforçam que as condições ambientais externas são importantes para a manutenção das comunidades de flebotomíneos em cavernas.

Algumas espécies são dominantes em entradas de cavernas e a diversidade pode ser diferente daquela do ambiente externo (GALATI; NUNES, 1999; GALATI *et al*., 2003b, 2006; CARVALHO *et al.*, 2013), embora, de forma geral, a grande maioria das espécies registradas no interior de cavernas sejam encontradas, também, nos arredores, o que sugere que as mesmas circulam por todos esses ambientes (CARVALHO *et al.,* 2013). Por outro lado, alguns estudos demonstraram que a riqueza de espécies pode ser um pouco diferente daquela do ambiente externo (CARVALHO *et al.,* 2013; GALATI; NUNES, 1999; GALATI *et al.*, 2003b, 2006). Assim, para confirmar com precisão estas informações, estudos longitudinais fazem-se necessários (CAMPOS *et al.,* 2017), além da busca ativa por esses insetos sem a interferência de luz artificial (GALATI, E.A.B. 2022, comunicação pessoal, COSTA *et al.,* 2021). Estudos longitudinais para investigação da sazonalidade das populações requerem períodos de dois a três anos e também uma maior abrangência de cavernas das áreas amostradas, pois pode haver variação entre elas, determinadas por fatores exógenos (GALATI *et al.,* 2003b).

A utilização de técnicas de coleta e captura que permitam uma caracterização mais precisa da distribuição das populações de flebotomíneos por zonas em relação à luminosidade no interior das cavernas, podem levar ao melhor conhecimento da biodiversidade e do nicho ecológico das espécies e ao planejamento de propostas de conservação. Campos *et al.* (2017) demonstraram que flebotomíneos apresentam diferenças no ritmo de atividade entre o interior, a entrada e o entorno das áreas de cavernas devido às diferenças na presença de luz solar, o que, segundo os autores, suprimiria a atividade noturna de voo desses insetos. Porém, apesar destas investigações, pouco é conhecido sobre os padrões de distribuição de flebotomíneos (*e.g.* fonte alimentar, habitat e criadouros) em cavernas e seus arredores (CAMPOS *et al.,* 2020). Menos ainda se conhece para os demais psicodídeos. Estudos acadêmicos de longo prazo, associados àqueles de consultoria em processos de licenciamento ambiental deveriam ser incentivados e divulgados.

Para Carvalho *et al.* (2013) cavernas poderiam funcionar como importantes barreiras geográficas e, apesar das limitações e lacunas no conhecimento do grupo, estudos vêm sendo conduzidos em cavernas no Brasil nos últimos anos, levando à descrição de novos gêneros e espécies (ALVES *et al.*, 2011; CARVALHO *et al.*, 2011b, 2013; GALATI *et al.*, 2007; VILELA *et al.*, 2015), permitindo avaliações bioecológicas nesses ecótopos (BARATA; APOLINÁRIO, 2012; CARVALHO *et al.,* 2013; COSTA *et al.,* 2021) e a detecção de presença de DNA de *Leishmania* por métodos moleculares (CARVALHO *et al.,* 2017). Sabidamente, a degradação ambiental causada por ações antrópicas tem efeito direto no aumento de casos de leishmanioses em todo o mundo (VALERO; URIARTE, 2020). Porém, para cavernas essa relação não é conhecida. Não há estudos que investiguem a fundo a presença de mamíferos como fontes alimentares de flebotomíneos em cavernas e, menos ainda, como as diferentes espécies, tanto vetoras como hospedeiras em potencial, manteriam a circulação de *Leishmania* nesses ambientes. Pesquisas com esse intuito poderiam prever de fato, a médio e longo prazos, o potencial impacto das atividades que envolvem a supressão de cavernas sobre a prevalência dessas doenças em um determinado local.

Siller Jr. *et al.* (2021) publicaram um relato de caso de um paciente da Califórnia que, após realizar "turismo de aventura" em uma caverna no México, foi diagnosticado com *Leishmania mexicana* Biagi 1953, espécie causadora de leishmaniose cutânea. No Brasil, até o momento, não há qualquer relato científico publicado sobre a infecção por alguma espécie de *Leishmania*, seja em turistas ou mesmo em espeleólogos. No entanto, os relatos informais de casos de Leishmaniose Cutânea entre praticantes da espeleologia não são raros (ZAMPAULO, R.A. 2022, comunicação pessoal). Roedores funcionam como reservatórios para *Leishmania* e é relativamente comum observar ninhadas de *Rhipidomys* no interior de cavernas ferruginosas (COSTA, J.C.R. 2022, comunicação pessoal) e populações residentes de mocós (*Kerodon rupestris*) nas entradas e entorno de cavernas carbonáticas no norte de Minas Gerais (COSTA, J.C.R. 2022, comunicação pessoal), Bahia, Goiás e Tocantins (ZAMPAULO, R.A. 2022, comunicação pessoal). Da mesma forma, outros mamíferos como pacas e morcegos funcionam como fontes alimentares para flebotomíneos e como reservatórios de *Leishmania* (ALVES *et al.,* 2011, ROQUE; JANSEN, 2014), os quais também são relatados em cavidades naturais subterrâneas. Alternativamente, pode-

se também estudar a fauna flebotomínica antevendo possíveis riscos de infecção como relatado para *Lu. dispar* em cavernas no Mato Grosso do Sul (ALMEIDA *et al.,* 2019) ou para *Ny. antunesi* em cavernas de Rondônia (OGAWA *et al.,* 2016).

Assim, há necessidade de levantamentos mais abrangentes e completos no que tange ao tempo de captura (estudos longitudinais), à aplicação de diferentes métodos utilizados (atração por luz, captura manual, coleta por interceptação ou cartões adesivos) e à melhor caracterização do ambiente cavernícola. Somado a isso, há a necessidade de investimentos na formação de profissionais habilitados a explorar esses ambientes e na identificação das espécies por meio de estudos taxonômicos. O desconhecimento de formas adequadas de acondicionamento dos espécimes coletados e das instituições onde fazer a identificação dos taxa, assim como a pouca disponibilidade de recursos financeiros, podem ser gargalos no entendimento da relação da família Psychodidae com as cavernas brasileiras.

Chave de identificação

Não existem chaves específicas para a identificação da fauna associada a cavernas para Psychodidae. Para a identificação até o nível de subfamília é possível usar a chave de Wagner e Ibánez-Bernal (2009) e para a identificação de adultos de Phlebotominae pode recorrer à chave de Galati (2018). Além disso, algumas bibliografias básicas podem ser consultadas para estudos mais gerais sobre a família como Forattini (1973), Rangel e Lainson (2003), Conceição-Silva e Alves (2014).

Principais coleções do Brasil

No Brasil, as principais coleções de psicodídeos não-flebotomíneos estão no Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana – MZFS, no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP, na Coleções Entomológicas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e no Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná – DZUP. As coleções do MZFS e do MZUSP possuem material-tipo das espécies cavernícolas *B. mineira* e *N. spinosus,* enquanto no INPA encontram-se *T. robusta* e *T. distincta*. Os espécimes-tipos de *T. cavernicola* e *B. brasiliensis* encontram-se em coleções estrangeiras. Dentro da subfamília Phlebotominae mais de 63% dos espécimes coletados no Brasil, encontram-se depositados em coleções de referência no país como aquelas da Faculdade de Saúde Pública da Universidade de São Paulo – FSP/USP, do Instituto Oswaldo Cruz – IOC, do Instituto René Rachou da Fundação Instituto Oswaldo Cruz – IRR/Fiocruz, do Instituto Evandro Chagas (IEC), do Insituto Butantan – IBUT do MZUSP e do INPA. Aquelas que detêm espécimes coletados e, descritos, de ambiente cavernícola são a FSP/USP (*Lutzomyia almerioi*, *Lu. forattinii*, *Lu. elizabethrangelae* Vilela, Azevedo & Godoy, 2015, *Ed. piauiensis*, *Ev. corumbaensis* e *Micropygomyia petari* Galati, Marassá & Andrade 2003), IOC (*Lu. cavernicola*), IRR/Fiocruz (*Lu. renei*, *Lu. ischnacantha*, *Ev. spelunca*, *Martinsmyia reginae* Carvalho *et al.* 2010, *Micropygomyia acanthopharynx* (Martins, Falcão & Silva, 1962), *Mi. peresi*, *Pi. gruta* e *Pi. diamantinensis*) e INPA (*De. maruaga*). Todas estas universidades ou instituições de pesquisa configuram-se como centros brasileiros de excelência para recebimentos de artrópodes, incluindo os psicodídeos, que venham a ser coletados para finalidades científicas ou associadas ao licenciamento.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer ao Robson de Almeida Zampaulo e Xavier Prous (Vale S.A.) o convite para participar dessa importante fonte bibliográfica de fauna de cavernas do Brasil e a todos (as) os (as) autores (as), nominados (as) nas legendas das imagens, por cederem as fotos que ilustram esse capítulo.

Referências

ABONNENC, E.; LEGER, N. Sur une classification rationnelle des Diptères Phlebotomidae. Cah. **ORSTM Entomol. Méd. Parasit.**, [*s.l.*], v. 14, p. 69-78, 1976.

ADLER, S.; THEODOR, O. The distribution of sandflies and leishmaniasis in Palestine, Syria and Mesopotamia. **Ann. Trop. Med. Parasit.**, [*s.l.*], v. 23, p. 269-306, 1929.

ALENCAR, R. B.; QUEIROZ, R. G.; BARRET, T. V. Breeding sites of phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) and efficiency of extraction techniques for immature stages in terra-firme forest in Amazonas State, Brazil. **Acta Tropica**, [*s.l.*], v.118, p. 204-208, 2011.

ALEXANDER, C. P. Further observations on the Psychodid subfamily Bruchomyinae (Diptera). **Revista de Entomologia**, [*s.l.*], v. 11, n. 3, p. 793-799, 1940.

ALMEIDA, P. S.; PAULA, M.B.; BRILHANTE, A. F.; MEDEIROS-SOUSA, A. R.; NEITZKE-ABREU, H. C.; CARRIHO, C. J. S.; COSTA FILHO, P. C.; GALATI, E. A. B. Phlebotomine (Diptera: Psychodidae) fauna in a cavern containing cave paintings and its surrounding environment, Central-West Brazil. **Acta Tropica**, [*s.l.*], v. 199, p. 105-151, 2019.

ALVES, J. R. C.; CAMARGO, C. N.; MENEZES, R. C.; VILELA, M.L., SANTOS MALLE, J. R. Ecological aspects of sandfly fauna (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae) of Sumidouro District, State of Rio de Janeiro, Brazil. **bioRxiv**, [*s.l.*], 2020. Preprint.

ALVES, V. R.; FREITAS, R. A.; BARRETT, T. V. *Lutzomyia maruaga* (Diptera: Psychodidae), a new bat-cave sand fly from Amazonas, Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 103, p. 251-253, 2008.

ALVES, V. R.; FREITAS, R. A.; SANTOS, F. L.; BARRETT, T. V. Diversity of sandflies (Psychodidae: Phlebotominae) captured in sandstone caves from Central Amazonia, Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 106, n.3, p. 353-359, 2011.

ANDRADE FILHO, J. D.; CARVALHO, G. M. L.; SARAIVA, L.; FALCÃO, A. L. Bilateral anomaly in the style of *Micropygomyia schreiberi* (Martins, Falcão & Silva) (Diptera, Psychodidae). **Rev. Bras. Entomol.**, [*s.l.*], v. 48, n. 4, p. 583-585, 2004.

ANDRADE FILHO, J. D.; FALCÃO, A. L.; BRAZIL, R. P. Nota Sobre *Lutzomyia mamedei* Oliveira, Afonso, Dias & Brazil (Diptera: Psychodidae). **An. Soc. Entomol. Brasil.**, [*s.l.*], v. 28, n. 2, p. 355-356, 1999.

AZAR, D.; SALAMÉ, Y. New genus of Sycoracinae (Diptera: Psychodidae) from Upper Cretaceous amber of New Jersey. **Cretac. Res.**, [*s.l.*], v. 52, p. 539-547, 2015.

BARATA, R. A; APOLINÁRIO, E. C. Sandflies (Diptera: Psychodidae) from caves of the quartzite Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 107, n.8, p. 1016-1020, 2012.

BARATA, R. A.; ANTONINI, Y.; GONÇALVES, C.M.; COSTA, D. C.; DIAS, E. S. Flebotomíneos do Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, MG. Neotrop. Entomol., [*s.l.*], v. 37, n. 2, p. 226-228, 2008.

BARATA, R. A.; SERRA E MEIRA, P. C. L.; CARVALHO, G. M. L. *Lutzomyia diamantinensis* sp. nov., a new phlebotomine species (Diptera, Psychodidae) from a quartzite cave in Diamantina, Minas Gerais State, Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 107, p. 1006-1010, 2012.

BRAVO, F.; BARATA, R. A. A new species of *Nemapalpus* Macquart (Diptera, Psychodidae, Bruchomyiinae) from caverns in Minas Gerais State in southeastern Brazil. **Zootaxa,** [*s.l.*], v. 3164, p. 64-68, 2012.

BRAVO, F.; CHAGAS, C.; ALVES, V. R. Description of two new species of *Tonnoira* Enderlein from caves in the Brazilian Amazon and comments about the taxonomic status of *Tonnoira plumaria* Quate (Diptera, Psychodidae, Psychodinae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 1916, p. 63-68, 2008.

BRAVO, F.; SALAZAR-VALENZUELA, D. A new species of *Sycorax* Curtis (Diptera, Psychodidae, Sycoracinae) collected on harlequin frogs (Anura: Bufonidae, Atelopus) in the Ecuadorian Andes. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 2093, p. 37-42, 2009.

CARVALHO, G. M. L.; BRAZIL, R. P.; RAMOS, M. C. N. F.; SERRA E MEIRA, P. C. L.; ZENÓBIO, A. P. L. A.; BOTELHO, H. A.; SANGUINETTE, C. C.; SARAIVA, L.; ANDRADE FILHO, J. D. Ecological aspects of phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae) from a cave of the Speleological Province of Bambuí, Brazil. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v.8, 10, 2013. e77158.

CARVALHO, G. M.; BRAZIL, R. P.; RÊGO, F. D.; RAMOS, M. C.; ZENÓBIO, A. P.; ANDRADE FILHO, J. D. Molecular detection of *Leishmania* DNA in wild-caught phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) from a cave in the state of Minas Gerais, Brazil. **J. Med. Entomol.**, [*s.l.*], v. 54, n.1, p. 196-203, 2017.

CARVALHO, G. M. L.; BRAZIL, R. P.; SANGUINETTE, C. C.; ANDRADE FILHO, J. D. Description of a new phlebotomine species, *Martinsmyia reginae* sp. nov. (Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) from a cave in the state of Tocantins Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 105, n.3, p. 336-340, 2010.

CARVALHO, G. M. L.; BRAZIL, R. P.; SANGUINETTE, C. C.; ANDRADE FILHO, J. D. Description of *Evandromyia spelunca*, a new phlebotomine species of the cortelezzii complex, from a cave in Minas Gerais State, Brazil (Diptera: Psychodidae: Phlebotominae). **Parasit.Vectors**, [*s.l.*], v. 4, n. 158, p. 1-8, 2011a.

CARVALHO, G. M. L.; VASCONCELOS, F. B.; SILVA, H.; BOTELHO, H. A.; ANDRADE FILHO, J. D. Diversity of Phlebotomine Sand Flies (Diptera: Psychodidae) in Ibitipoca State Park, Minas Gerais, Brazil. **J. Med. Entomol.**, [*s.l.*], v. 48, n.4, p. 764-769, 2011b.

CAMPOS, A. M.; MAIA, R. A.; CAPUCCI, D.; PAGLIA, A. P.; ANDRADE FILHO, J. D. Species composition of sand flies (Diptera: Psychodidae) in caves of Quadrilatero Ferrífero, state of Minas Gerais, Brazil. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v.15, n. 3, 2020. e0220268.

CAMPOS, A. M.; SANTOS, C. L. C.; STUMPP, R.; SILVA, L. H. D.; MAIA, R. A.; PAGLIA, A. P.; ANDRADE FILHO, J. D. Photoperiod differences in sand fly (Diptera: Psychodidae) species richness and abundance in caves in Minas Gerais State, Brazil. **J. Med. Entomol.**, [*s.l.*], v.135, p. 1-6, 2017.

CONCEIÇÃO-SILVA, F.; ALVES, C. R. **Leishmanioses do continente americano**. Rio de Janeiro: Editora Fiocruz, 2014. 512 p.

CORDEIRO, D.; WAGNER, R. Family Psychodidae. *In*: HAMADA, N.; THORP, J.; CHRISTOPHER ROGERS, D. (org.). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates keys to Neotropical Hexapoda**. 4th ed. [*S.l.*]: Elsevier, 2018. v. 3, p. 765-770.

COSTA, J. C. R.; MARCHI, G. H.; SANTOS, C. S.; ANDRADE. M. C. M.; CHAVES JUNIOR, S. P.; SILVA, M. A. N.; ANDRADE, A. J. First molecular evidence of frogs as a food source for sand flies (Diptera: Phlebotominae) in Brazilian caves. **Parasitol. Res.**, [*s.l.*], v. 120, p. 1571-1582, 2021.

CURLER, G. R.; COURTNEY, G. H. A revision of the world species of the genus *Neotelmatoscopus* Tonnoir (Diptera: Psychodidae). **Sist. Entomol.**, [*s.l.*], v.34, n.1, p. 63 -92, 2009.

CURLER, G. R.; KRZEMIŃSKI, W.; SKIBIŃSKA, K. The first record of fossil Horaiellinae (Diptera: Psychodidae) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar. **Cretac. Res**., [*s.l.*], v. 98, p. 305-315, 2019.

CURLER, G. R.; MOULTON, J. K.; MADRIZ, R. I. Redescription of *Aposycorax chilensis* (Tonnoir) (Diptera, Psychodidae, Sycoracinae) with the first identification of a blood meal host for the

species. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4048, n.1, p. 114-126, 2015.

CURLER, G. R.; PRIYADARSANA, D. R. Descriptions of Psychodidae (Diptera) from the Western Ghats of India. **Acta Entomol. Mus. Natl. Pragae**., [*s.l.*], v. 55, n. 2, p. 473-483, 2015.

CUTOLO, A. A.; CAMARGO, D. A.; CUTOLO, A. A.; VON ZUBEN, C. J.; GALATI, E. A. B. *Lutzomyia longipalpis* (Diptera, Psychodidae) em Cuesta Basáltica, na bacia hidrográfica do Rio Corumbataí, Região Centro-leste do Estado de São Paulo. **Rev. Bras. Epidemiol**., [*s.l.*], v. 11, n. 2, p. 336-339, 2008.

DUCKHOUSE, D. A. A revision of Afrotropical *Setomima*, elucidation of their genealogical relationships and description of other Psychodinae (Diptera: Psychodidae). **Annals of the Natal Museum**, [*s.l.*], v. 28, p. 231-282, 1987.

DUTRA-RÊGO, F.; FREIRE, M. L.; CARVALHO, G. M. L.; ANDRADE-FILHO, J. D. Revisiting the cave-dwelling sand flies (Diptera, Psychodidae, Phlebotominae) from Brazil: Diversity and potential role in the transmission of Leishmania Ross, 1903 (Kinetoplastida: Trypanosomatidae). **Medical and Veterinary Entomology**, p. 1-16, 2022.

ESPÍNDOLA, A.; BUERKI, S.; ANOUCHKA, J.; JEŽEK, J.; ALVAREZ, N. Phylogenetics relationships in the subfamily Psychodinae (Diptera, Psychodidae). **Zool. Scripta**, [*s.l.*], v. 41, p. 489-498, 2012.

FELICIANGELI, M. D. Natural breeding places of phlebotomine sandflies. **Med. Vet. Entomol.**, [*s.l.*], v. 18, p. 71-80, 2004.

FORATTINI, O. P. **Entomologia médica. Psychodidae. Phlebotominae. Leishmaniose. Bartonelose.** Edgard Blücher: São Paulo, 1973. v. 4, 658 p.

GALATI, E. A. B. Classificação de Phlebotominae. *In*: RANGEL, ELIZABETH F, LAINSON, RALPH (org.). **Flebotomíneos do Brasil**. Rio de Janeiro: Fiocruz, 2003. p. 23-51

GALATI, E. A. B.; ANDRADE FILHO, J. D.; SILVA, A. C. L.; FALCÃO, A. L. Description of a new genus and new species of New World Phlebotominae (Diptera, Psychodidae). **Rev. Bras. Entomol.,** [*s.l.*], v. 47, n.1, p. 63-70, 2003a.

GALATI, E. A. B. Phylogenetic systematics of the Phlebotominae (Diptera, Psychodidae) with emphasis on American groups. (II Intern. Symp. Phlebotomine Sandflies). **Boletín de la Dirección de Malariología y Saneamiento Ambiental**, [*s.l.*], v. 35, n.1, p. 133-142, 1995.

GALATI, E. A. B. Phlebotominae (Diptera, Psychodidae): Classification, Morphology and Terminology of Adults and Identification of American Taxa. *In*: RANGEL, E. F., SHAW, J. J. (org.) **Brazilian Sand Flies. Biology, Taxonomy, Medical Importance and Control**. Cham, Springer/ Fiocruz. 2018. p. 9-212.

GALATI, E. A. B.; MARASSÁ, A. M.; ANDRADE, R. M. G.; CONSALES, C. A.; BUENO, E. M. F. Phlebotomines (Diptera, Psychodidae) in the Speleological Province of the Ribeira Valley - 1. Parque Estadual Intervales, state of São Paulo, Brazil. **Rev. Bras. Entomol.**, [s.l.], v. 54, n. 2, p. 311–321, 2010a.

GALATI, E. A. B.; MARASSÁ, A. M.; ANDRADE, R. M. G.; CONSALES, C. A.; BUENO, E. M. F. Phlebotomines (Diptera, Psychodidae) in the Speleological Province of the Ribeira Valley: 2. Parque Estadual do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo State, Brazil. **Rev. Bras. Entomol.**, [*s.l.*], v. 54, n. 3, p. 477-487, 2010b.

GALATI, E. A. B.; NUNES, V. L. B. Descrição de *Lutzomyia* (*Lutzomyia*) *almerioi*, sp. n. (Diptera, Psychodidae, Phlebotominae) do Mato Grosso do Sul, Brasil. **Rev. Bras. Entomol.**, [*s.l.*], v. 43, p. 277-285, 1999.

GALATI, E. A. B.; NUNES, V. L.; BOGGIANI, P. C.; DORVAL, M. E. C.; CRISTALDO, G.; ROCHA, H. C.; ISHIRO, E. T.; ANDRADE, R. M. G.; NAUFEL, G. Phlebotomines (Diptera, Psychodidae) in caves of the Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul state, Brazil. **Rev. Bras. Entomol.**, [*s.l.*], v. 47, n. 2, p. 283-296, 2003b.

GALATI, E. A. B.; NUNES, V. L. B.; BOGGIANI, P. C.; DORVAL, M. E. C.; CRISTALDO, G.; ROCHA, H. C.; OSHIRO, E. T.; DASMACENO-JÚNIOR, G. A. Phlebotomines (Diptera: Psychodidae) in forested areas of the Serra da Bodoquena, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 101, p. 175-193, 2006.

GALATI, E. A. B.; NUNES, V. L. B.; NAUFEL, G.; ROCHA, H. C.; CRISTALDO, G.; DORVAL, M. E. C.; ANDRADE, R. M. G. Attractiveness of black Shannon trap for phlebotomines. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 96, n. 5, p. 641-647, 2001.

GALATI, E. A. B.; NUNES, V. L.; REGO JUNIOR, F. A.; OSHIRO, E. T.; CHANF, M. R. Estudo de flebotomíneos (Diptera: Psychodidae) em foco de leishmaniose visceral no Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. **Rev. Saúde Pública**, [*s.l.*], v. 31, n. 4, p. 378-90, 1997.

GALATI, E. A. B.; REGO JÚNIOR, F. A.; NUNES, V. L. B.; OSHIRO, E. T. Fauna flebotomínica do município de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil e descrição de *Lutzomyia forattinii*, sp. n. (Diptera, Psychodidae, Phlebotominae). **Rev. Bras. Entomol.**, [*s.l.*], v. 29, n. 2, p. 261-266, 1985.

GALATI, E. A. B.; SANTOS, D. R.; SILVA, A. M. *Brumptomyia angelae*, a new species of Phlebotominae (Diptera, Psychodidae) of the Atlantic forest of the state of Paraná, Brazil. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 102, n. 6, p. 701-705, 2007.

JANSEN, D. C.; CAVALCANTI, L. F.; LAMBLÉM, H. S. Mapa de potencialidade de ocorrência de cavernas no Brasil, na escala 1: 2.500.000. **Rev. Bras. Espeleol.**, [*s.l.*], v. 2, n. 1, p. 42-57, 2012.

JEŽEK, J. Intergeneric relationships of selected tribes of the subfamily Psychodinae (Diptera, Psychodidae). **Acta Entomol. Mus. Natl. Pragae**, [*s.l.*], v. 41, p. 254-259, 1983.

KRZEMIŃSKI, W.; KRZEMIŃSKA, E. Triassic Diptera: descriptions, revisions and phylogenetic relations. **Acta Zool. Cracov.**, [*s.l.*], v. 46, p. 153-184, 2003.

LEWIS, D. J.; YOUNG, D. G.; FAIRCHILD, G. B.; MINTER, D. M. Proposals for a stable classification of the phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae). **System. Entomol.**, [*s.l.*], v. 2, p. 319-332, 1977.

LIMA, A. C. Sobre os flebótomos americanos (Diptera, Psychodidae). **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 26, p. 15-69, 1932.

MAROLI, M.; FELICIANGELI, M. D.; ARIAS, J. **Métodos de captura, Conservacion y Montaje de los Flebotomos (Diptera: Psy-**

chodidae). OPS/OMS/HCP/HCT/95/97. Washington: [*s.n.*], 1997.

MARTINS, A. V.; SOUZA, M. A.; FALCÃO, A. L. Estudos sôbre os flebótomos do Estado de Minas Gerais. IV: Descrição de duas novas espécies do subgênero *Lutzomyia* França, 1924 (Diptera, Psychodidae). **Rev. Bras. Biol.,** [*s.l.*], v. 22, p. 39-46, 1962.

MARTINS, A. V.; FALCÃO, A. L.; SILVA, J. E. Estudos sôbre os flebótomos do Estado de Minas Gerais. **Rev. Brasil. Malariol. Doenc. Trop.,** [*s.l.*], v. 9, p. 321-325, 1957.

OGAWA, G. M.; PEREIRA-JUNIOR, A. M.; RESADORE, F.; FERREIRA, R. G. M.; MEDEIROS, J. F.; CAMARGO, M. L. A. Sandfly fauna (Diptera: Psychodidae) from caves in the state of Rondônia, Brazil. Braz. **J. Vet. Parasitol.,** [*s.l.*], v. 25, n. 1, p. 61-68, 2016.

PAPE, T.; BLAGODEROV, V.; MOSTOVSKI, M. B. Order Diptera Linnaeus, 1758. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3148, p. 222-229, 2011.

POLSEELA, R.; WAGNER, R.; KVIFTE, G. M.; RULIK, B.; APIWATHNASORN, C. Revision of Bruchomyiinae (Diptera, Psychodidae) of the Oriental Region, with description of a new genus and species and discussion of putative male/female antagonistic coevolution. **Insect Syst. Evol.**, [*s.l.*], v. 50, n. 1, p. 67-82, 2018.

QUATE, L.W. A new species of *Psychoda* (Diptera: Psychodidae) from Caves In Georgia. **Florida Entomologist.,** [*s.l.*], v. 83, n. 1, p. 56-58, 2000.

QUATE, L. W. The Psychodidae of Batu Caves, Malaya (Diptera). **Pacific Insects**, [*s.l.*], v. 4, n. 1, p. 219-234, 1962.

QUATE, L. W.; BROWN, B. W. Revision of Neotropical Setomimini (Diptera: Psychodidae: Psychodinae). **Contributions in Science**, [*s.l.*], v. 500, p. 1-117, 2004.

RANGEL, E. F.; LAINSON, R. **Flebotomíneos do Brasil**. Rio de Janeiro: Editora Fiocruz, 2003. p. 23-51.

ROQUE, A. L. R.; JANSEN, A. M. Wild and synanthropic reservoirs of *Leishmania* species in the Americas. **Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.,** [*s.l.*], v. 29, p. 251-262, 2014.

ROHDENDORF, B. B. **The historical development of Diptera**. Trudy Paleont Inst 100. [*S.l.*]: University of Alberta Press, 1964. 312 p.

ROSSITO, L.; PINHO, L. C. A new species of *Parasycorax* and new records of *Sycorax* (Diptera: Psychodidae, Sycoracinae) from southern Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4691, n. 1, p. 10, 2019.

STEBNER, F.; KRAEMER, M. M. S.; IBÁNEZ-BERNAL, S.; WAGNER, R. Datziinae as a new subfamily name for the unavailable name Protopsychodinae Stebner *et al*., 2015, (Diptera: Psychodidae). **Peer J.,** [*s.l.*], v. 1423, 2015.

SILLER JUNIOR, A.; GARCIA, B. A.; KIPP, E. J.; LEE, M.; TYRING, S. Cutaneous leishmaniasis in a recreational cave diver after travel to México. **Cureus**, [*s.l.*], v. 13, n. 8. e16896.

TEODORO, L. M.; CARVALHO, G. M. L.; CAMPOS, A. M.; CERQUEIRA, R. F. V.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L.; BARATA, R. A. Phlebotomine sand flies (Diptera, Psychodidae) from iron ore caves in the State of Pará, Brazil. **Subterr Biol.,** [*s.l.*], v. 37, p. 27-42, 2021.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. **Biologia subterrânea**: introdução. São Paulo: Redespeleo, 2006. 92p.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterr Biol.,** [*s.l.*], v. 7, p. 1-16, 2009.

VAILLANT, F. Dipteres Psychodidae se nourrissant d'escargots morts. **Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble**, [*s.l.*] v. 52-3, p. 131-139, 1961.

VAILLANT, F. Psychodidae Psychodinae. *In*: LINDER, E. (ed.). **Die Fliegen der Palearktischen Region**. 9th ed. Sttutgart: E. Schweizerbartsche Verlangsbuchhandlung, 1971. p. 1-48.

VALERO, N. N. H.; URIARTE, M. Environmental and socioeconomic risk factors associated with visceral and cutaneous leishmaniasis: a systematic review. **Parasitol. Res.,** [*s.l.*], v. 119, p. 65-384, 2020.

VILELA, M. F.; AZEVEDO, A. C. R; GODOY, R. E. Description of a new phlebotomine species of the Brazilian cerrado from sandstone Caves in Tocantins state, Brazil: *Lutzomyia* (*Lutzomyia*) *elizabethrangelae* sp. nov. (Diptera: Psychodidae). **J. Med. Entomol.**, [*s.l.*], v. 52, n. 4, p. 596-603, 2015.

WAGNER, R. Synopsis of extinct Bruchomyiinae (Diptera, Psychodidae) from Burmese, Baltic and Dominican amber, with descriptions of new genera and species. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4320, n. 1, p. 100-120, 2017.

WAGNER, R.; IBÁÑEZ-BERNAL, S. Psychodidae (sand flies, and moth flies or owl flies). In: Brown, B.V., Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M., Woodley & Zumbado, M.A. (Eds.), **Manual of Central American Diptera**. Research Press, 2009, v.1, p. 319-335.

WAGNER, R.; STUCKENBERG, B. Cladistic analysis of Subfamily Bruchomyiinae (Diptera: Psychodidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4092, n. 2, p.151-174, 2016.

WIEGMANN, B. M.; TRAUTWEIN, M. D.; WINKLER, I. S.; BARR, N. B.; KIM, J. W.; LAMBKIN, C.; BERTONE, M. A.; CASSEL, B. K.; BAYLESS, K. M.; HEIMBERG, A. M.; WHEELER, B. M.; PETERSON, K. J.; PAPE, T.; SINCLAIR, B. J.; SKEVINGTON, J. H.; BLAGODEROV, V.; CARAVAS, J.; KUTTY, S. N.; SCHMIDT-OTT, U.; KAMPMEIER, G. E.; THOMPSON, F. C.; GRIMALDI, D. A.; BECKENBACH, A. T.; COURTNEY, G. W.; FRIEDRICH, M.; MEIER, R.; YEATES, D. K. Episodic radiations in the fly tree of life. **Proc. Natl. Acad. Sci**., U.S.A., v. 108, n. 14, p. 5690-5695, 2011.

WILLIAMS, P. Relationships of Phlebotomine sand flies (Diptera). **Mem. Inst. Oswaldo Cruz,** [*s.l.*], v. 88, p. 177-183, 1993.

YOUNG, D. **A review of the bloodsucking psychodid flies of Colombia (Diptera: Phlebotominae and Sycoracinae). Institute of Food and Agricultural Sciences; Agricultural Experiment Stations**. Gainesville: Technical Bulletin, 1979. 266 p.

ZHANG, Z. Q. (ed.). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness *apud* PAPE, T.; BLAGODEROV, V.; MOSTOVSKI, M. B. Order Diptera Linnaeus, 1758. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3148, p. 222-229, 2011.

Robson de Almeida Zampaulo

Robson de Almeida Zampaulo

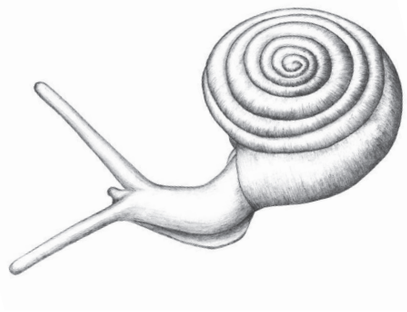
Darcy José dos Santos

Leptinaria sp.
Lucas Mendes Rabelo

14

Gastropoda

LUIZ RICARDO L. SIMONE
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP



Introdução geral

O Filo Mollusca é o segundo maior grupo de organismos vivos em diversidade, suplantado apenas pelos artrópodes, insetos em particular. Estimativas variam de 80 a 200 mil, com previsões de ultrapassar 1 milhão de espécies. Desses organismos, Gastropoda (caracóis e caramujos) é a classe mais diversa, perfazendo cerca de 80% do filo, com representantes em todos os habitats, incluindo ambientes de água doce e terrestres. Mollusca tem implicações econômicas de várias formas, indo desde alimento até transmissão de doenças, passando por artesanato, joalheria (pérolas) e colecionismo de conchas. A concha é a estrutura protetiva mais comum nos membros do filo. Esta estrutura é a mais conhecida e duradoura, pois perdura muito além do animal que a fabrica. A concha é produzida pela camada externa de tecido chamada manto, que secreta carbonato de cálcio, responsável pela dureza, em camadas intercaladas com conchiolina, proteína que proporciona elasticidade e resistência química. Uma pérola, por exemplo, possui cerca de 6% de conchiolina. A taxonomia dos Mollusca é muito voltada para características da concha, mas detalhes internos da anatomia dos animais e até mesmo seu DNA vêm crescendo em importância e influenciando estudos taxonômicos e filogenéticos.

No ambiente cavernícola continental pelo mundo, gastrópodes são achados relativamente comuns, mas raramente observamos bivalves de água doce. No entanto, recentemente, foi descrita a primeira espécie de bivalve troglóbio para as Américas: *Eupera troglobia* Simone & Ferreira (2022). Nas cadeias ecológicas, os gastrópodes costumam estar na base, principalmente na reciclagem de nutrientes, em especial o cálcio. Particularmente no ambiente continental (água doce e terrestre), a maior parte é herbívora ou detritívora. Há, entretanto, gastrópodes carnívoros, como os Streptaxidae, Scolodontidae e Spiraxidae, caracóis terrestres comuns no Brasil. Destes, Scolodontidae são recorrentes em cavernas.

Na América do Sul, apenas a classe Gastropoda tem representantes cavernícolas. Dentre eles, vários grupos desenvolveram adaptações ao ambiente subterrâneo de forma independente, como será explicado a seguir. Sendo assim, o presente capítulo exclui animais claramente de ambiente epígeo (*e.g.*, SALVADOR *et al.*, 2017, 2021; SIMONE; CASATI, 2013). Conchas de gastrópodes e até mesmo animais vivos são achados relativamente comuns dentro de cavernas, mas com certa frequência sua presença é apenas resultado de processos de lixiviação, que carrega as conchas ou animais inteiros caverna adentro. Desta forma, para muitas espécies, estes registros são considerados apenas como acidentais.

Para que uma espécie de caramujo seja considerada adaptada ao ambiente cavernícola, algumas alterações morfológicas (somáticas) devem ocorrer, o que a impossibilita de viver fora desse tipo de ambiente.

De forma geral, os caracóis troglóbios do Brasil podem ser divididos em dois grupos: os de água-doce e os terrestres. Os caracóis de água doce habitam corpos d'água subterrâneos, por vezes nas zonas mais distais destes ambientes (profundidade dentro da caverna e também dentro da água em si). Já os terrestres costumam habitar as paredes, abrigando-se em fendas e rachaduras, e no piso, embaixo de blocos e associados a raízes. Algumas espécies são recorrentes também em zonas sem luz (afóticas). Os indivíduos de qualquer desses grupos costumam ser pequenos, o que, associado ao hábito de se esconder ou até cavar (fossorial), faz com que não sejam vistos pelos espeleólogos de forma geral. As mostras de caracóis cavernícolas que chegam às coleções que possuem especialistas são relativamente raras e em geral coletadas como subproduto de alguma prospecção do sedimento ou de microfauna geral. Sendo assim, as espécies atualmente descritas de gastrópodes troglóbios ou troglófilos representam apenas uma pequena fração do que realmente existe no país.

De forma geral, as cavernas são consideradas ambientes oligotróficos e a matéria orgânica penetra nestes sistemas carreada, contínua ou temporariamente por agentes físicos e biológicos (CULVER, 1982; EDINGTON, 1984; FERREIRA; MARTINS, 1999; GNASPINI, 1989; HOWARTH, 1983). Dentre os agentes físicos, destacam-se os rios, enxurradas e diferentes tipos de drenagens que percolam o teto ou paredes através de aberturas ou fraturas existentes (GIBERT *et al.*, 1994; JUBERTHIE; DECU 1994). Assim, a grande maioria dos caracóis cavernícolas são de animais detritívoros, que compõem a base da cadeia alimentar e parecem ser importantes no ecossistema cavernícola, no mínimo como fonte e reciclagem de proteínas e de micronutrientes. Além disso, algumas espécies associadas a regiões cársticas podem ser encontradas no interior de cavernas (Figura 1), como as espécies dos gêneros

Solaropsis (Figura 1A), *Megalobulimus* (Figura 1B), *Happia* (Figuras 1C, D), *Lamellaxis* (Figuras 1E, F), *Entodina* (Figura 1G) e Leptinaria (Figura 1H) (todas as imagens são de espécies provavelmente novas e ainda em estudo), além de exemplares de *Biomphalaria*, frequentemente encontrados associados a lagoas cársticas.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Como explicado anteriormente, a fauna cavernícola de gastrópodes no Brasil é bem pouco conhecida. Uma grande quantidade de amostras encontra-se depositada em coleções científicas, mas as espécies ainda precisam ser estudadas e descritas (nomeadas). Com essa ressalva, o panorama atual dos principais táxons que apresentam representantes cavernícolas é bastante subestimado mas, em geral, incluem espécies dos seguintes grupos:

Na água doce, quase invariavelmente, são encontrados membros da superfamília Truncatelloidea, como *Spiripockia* (Pomatiopsidae), *Heleobia* (Cochliopidae), *Potamolithus* (Tateidae) ou *Littoridina* (Hydrobiidae), assim como da superfamília Cyclophoroidea, como *Habeastrum* (Diplommatinidae). Todos são caramujos minúsculos, entre 2 e 3mm, detritívoros, que vivem no sedimento de fundo, ocultos próximo ou sob rochas.

Já no meio terrestre, quase todos os achados pertencem à superordem Eupumonata, conhecidos como "pulmonados", e à ordem Stylommatophora, como os gêneros *Lavajatus* (Subulinidae), *Habeas* (Urocoptidae) e Gastrocopta (Gastrocoptidae). São caracóis detritívoros que, em geral, ocorrem próximo à entrada das cavernas, possivelmente dependentes de matéria vegetal alóctone (Figura 2 e Tabela 1).

Principais troglomorfismos

No que concerne à classe Gastropoda, no geral, o grupo pode ser dividido principalmente em duas categorias, troglóbios e troglófilos, conforme a seguir:

TROGLÓBIAS

Espécies restritas ao ambiente subterrâneo. Em geral, os gastrópodes apresentam as seguintes características (especializações) morfológicas:

1. Tamanho reduzido se comparado ao seus congêneres;
2. Ausência ou redução da pigmentação, sendo, em geral, translúcidos, brancos ou bege claros, tanto conchas quanto partes moles.
3. Ausência de olhos ou pelo menos significativa redução, de modo que não são detectados numa visão externa do animal ativo;
4. Conchas, em geral, de paredes delgadas e translúcidas.

TROGLÓFILAS

Espécies adaptadas ao ambiente subterrâneo (incluindo cavernas) e que são capazes de completar o seu ciclo de vida tanto em ambientes epígeos quanto hipógeos. Sendo assim, as espécies de caracóis troglófilos apresentam algumas das características listadas acima, mas não todas. Por exemplo, o animal é despigmentado, mas apresenta olhos; ou tem ausência de olhos, mas ainda apresenta pigmentação. A combinação destas características pode, em geral, ser uma ferramenta importante para determinar espécies exclusivas de ambientes subterrâneos. No entanto, considera-se importante a comparação de sua morfologia com parentes epígeos próximos, bem como inventários externos (na superfície) para confirmação do status ecológico evolutivo das espécies.

É claro que essa distinção é por vezes arbitrária, pois algumas espécies ou populações podem estar em uma fase ainda intermediária de isolamento, apresentando populações claramente troglóbias enquanto outras podem ser consideradas troglófilas, sem, no entanto, haver modificações morfológicas significativas que permitam a separação de espécies. Em alguns casos, já observamos espécies de caramujos com indivíduos de uma mesma população totalmente adaptados morfologicamente ao ambiente cavernícola (troglóbios), mas com alguns exemplares esparsos contendo ainda olhos reduzidos ou apenas um dos olhos (assimetria). Isso demonstra que os caracteres morfológicos ainda estão sendo assimilados pela espécie que, aparentemente, ainda se encontra em processo de isolamento no ambiente subterrâneo.

De forma geral, as adaptações ao ambiente cavernícola supracitadas devem-se, basicamente, à ausência permanente de luz, que em geral exclui a necessidade das espécies apresentarem pigmentação e sistema de orientação visual (olhos). Em contrapartida, a diminuição de tamanho e da espessura da concha parecem ser caracteres voltados à escassez de alimento nesses ambientes.

Outra característica dos gastrópodes cavernícolas do Brasil é seu elevado grau de endemismo, isto é, uma dada espécie é encontrada em apenas uma única caverna ou em um conjunto de cavernas próximas, via de regra, sistemas. Em locais ricos em cavidades naturais subterrâneas, como por exemplo, o Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), no estado de São Paulo, que apresenta algumas centenas de cavernas, existem espécies endêmicas a cada uma delas e muitas ainda se encontram por serem descritas.

Tabela 1. Lista das espécies descritas de gastrópodes cavernícolas e seus registros atualizados.

Família **Diplommatinidae**
Gênero ***Habeastrum*** Simone, 2019

1. ***Habeastrum omphalium*** Simone, 2019 (Figura 2B)
Classificação: troglóbia ou troglófila, água doce.
Localização: Gruta Pitangueiras (21°06'37"S 56°34'52"W), Bonito, MS (endêmica).
Referências: (SIMONE, 2019; SIMONE *et al.*, 2020).

2. ***Habeastrum parafusum*** Simone, 2019 (Figura 2A)
Classificação: troglóbia ou troglófila, água doce.
Localização: Gruta Pitangueiras (21°06'37"S 56°34'52"W), Bonito, MS (endêmica).
Referências: (SIMONE, 2019; SIMONE *et al.*, 2020).

3. ***Habeastrum strangei*** Simone, Cavallari & Salvador, 2020 (Figura 2C)
Classificação: troglófila, água doce.
Localização: Lapa da Fazenda São Bernardo (18°16'37"S 46°06'46"W), Presidente Olegário, MG (localidade-tipo) e outras cavernas da região central de MG.
Referências: (SIMONE *et al.*, 2020).

Família **Tateidae**
Gênero ***Potamolithus*** Pilsbry, 1896

1. ***Potamolithus karsticus*** Simone & Moracchioli, 1994 (Figura 2E)
Classificação: troglófila, água doce.
Localização: Caverna Calcário Branco (24°30'20"S 48°44'25"W), PETAR, Apiaí, SP (endêmica).
Referências: (SIMONE; MORACCHIOLI, 1994; SIMONE, 2006).

2. ***Potamolithus troglobius*** Simone & Moracchioli, 1994 (Figura 2D)
Classificação: troglóbia, água doce.
Localização: Caverna Areias, Rio Areias, PETAR, Iporanga, SP (endêmica).
Referências: (SIMONE; MORACCHIOLI, 1994; SIMONE, 2006).

Família **Cochliopidae**
Gênero ***Spiripockia*** Simone, 2012

1. ***Spiripockia punctata*** Simone, 2012 (Figura 2I)
Classificação: troglóbia, água doce.
Localização: Caverna Lapa dos Peixes (13°49'22"S 43°57'24"W), Rio São Francisco, Serra do Ramalho, BA (endêmica).
Referências: (BIRCKOLZ *et al.,* 2016; SIMONE, 2012; SIMONE; SALVADOR, 2021).

2. ***Spiripockia umbraticola*** Simone & Salvador, 2021 (Figura 2G)
Classificação: troglóbia, água doce.
Localização: Gruna do Domingão (13°44'41"S 43°49'59"W), Serra do Ramalho, Carinhanha, BA (endêmica).
Referências: (SIMONE; SALVADOR, 2021).

Família **Gastrocoptidae**
Genus ***Gastrocopta*** Wollaston, 1878

1. ***Gastrocopta sharae*** Salvador, Cavallari & Simone, 2017 (Figura 2H)
Classificação: troglóbia ou troglófila, terrestre.
Localização: Gruta Revolucionários, Mambaí, GO (endêmica).
Referências: (SALVADOR *et al.*, 2017).

Família **Subulinidae**
Gênero ***Lavajatus*** Simone, 2018

1. ***Lavajatus moroi*** Simone, 2018 (Figura 2F)
Classificação: troglófila, terrestre.
Localização: Caverna local (4°33'60.6"S 39°46'44.2"W), Santa Quitéria, CE (endêmica).
Referências: (SIMONE, 2018).

Família **Urocoptidae**
Gênero ***Habeas*** Simone, 2013

1. ***Habeas corpus*** Simone, 2013 (Figura 2J)
Classificação: troglófila, terrestre.
Localização: Gruna Três Cobras (13°37'07.6"S 43°45'11.5"W), Serra do Ramalho, Carinhanha, BA (endêmica).
Referências: : (BIRCKOLZ *et al.,* 2016; SIMONE, 2013).

2. ***Habeas data*** Simone, 2013 (Figura 2L)
Classificação: troglófila, terrestre.
Localização: Gruna do Cesário (13°31'06.1"S 43°38'26.2"W), Serra do Ramalho, Carinhanha, BA (endêmica).
Referências: (BIRCKOLZ *et al.*, 2016; SIMONE, 2013).

3. ***Habeas priscus*** Simone, 2013 (Figura 2M)
Classificação: troglófila ou epígea, terrestre.
Localização: Boqueirão do Maxixe (13°46'51.6"S 43°02'18.7"W), Central, BA (endêmica).
Referências: (BIRCKOLZ *et al.,* 2016; SIMONE, 2013).

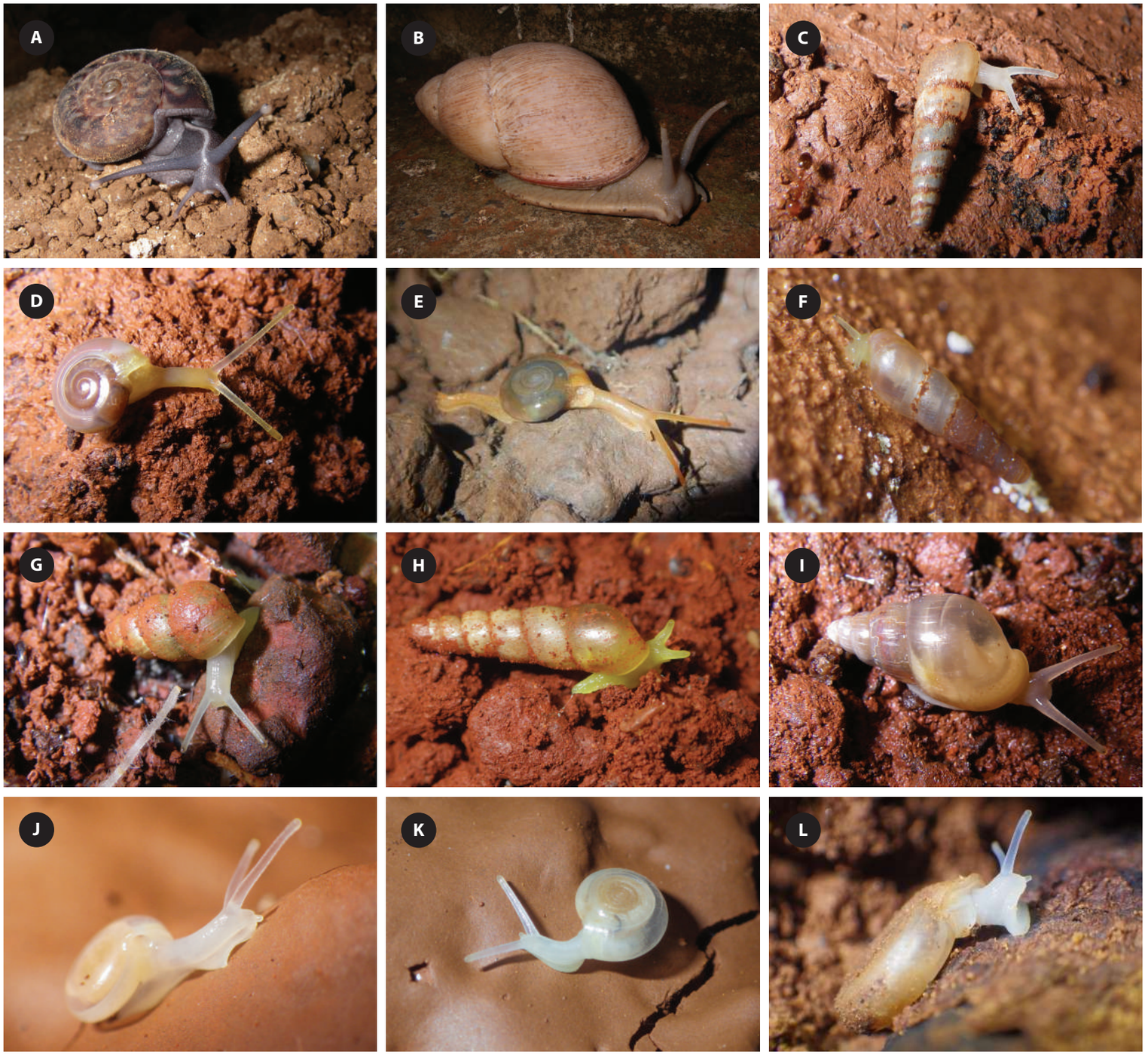


Figura 1. Exemplares de Gastropoda encontrados em cavernas brasileiras. **A)** *Solaropsis* sp. (Solaropsidae) - Carste de Lagoa Santa, MG; **B)** *Megalobulimus* sp. (Strophocheilidae) - Carste de Lagoa Santa, MG; **C)** *Lamellaxis* sp. (Subulinidae) - Curionópolis (PA); **D)** *Happia* sp. (Scolodontidae) Quadrilátero Ferrífero, MG; **E)** *Happia* sp. (Scolodontidae) - São Félix do Xingu (PA); **F)** *Lamellaxis* sp. (Subulinidae) - Montalvânia (MG); **G)** *Lamellaxis* sp. (Subulinidae) - Quadrilátero Ferrífero, MG; **H)** *Lamellaxis* sp. (Subulinidae) - Flona Carajás, PA; **I)** *Leptinaria* sp. (Subulinidae) - Curionópolis, PA; **J-K)** *Happia* sp. (Scolodontidae) - Carste de Iuiú, BA; **L)** *Entodina* sp. (Scolodontidae) - Serra do Cipó, MG. Comprimento das conchas: A (~50 mm); B (~80 mm); C-L (~10-5 mm). Fotos: A-D, G, I (Robson de A. Zampaulo); F, H, J-L (Lucas M. Rabelo); E (Matheus H. Simões).

Figura 2. Conchas das espécies cavernícolas do Brasil descritas até o momento: **A)** *Habeastrum parafusum*, holótipo MZSP 134301 (L 1.4 mm); **B)** *H. omphalium*, holótipo MZSP 135583 (L 1.6 mm); **C)** *H. strangei*, holótipo (MEV) MZSP 151626 (L 2.1 mm); **D)** *Potamolithus troglobius*, holótipo MZSP 27947 (L 2 mm); **E)** *P. karsticus*, holótipo MZSP 27943 (L 2 mm); **F)** *Lavajatus moroi*, holótipo MZSP 131060 (L 34.7 mm); **G)** *S. umbraticola*, holótipo MZSP 151099 (L 5.2 mm); **H)** *Gastrocopta sharae*, holótipo MZSP 122725 (L 1.9 mm); **I)** *Spiripockia punctata*, holótipo MZSP 105000 (L 4.6 mm); **J)** *Habeas corpus*, holótipo MZSP 110000 (L 10.3 mm); **K)** *H. data*, holótipo MZSP 106810 (L 5.7 mm); **L)** *H. priscus*, holótipo MZSP 103044 (L 4.6 mm).

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

Relativamente poucas espécies cavernícolas foram descritas até o momento para o território brasileiro, as quais estão listadas na Tabela 1. Destas, seis espécies foram consideradas potencialmente como troglóbias (Figura 3). Apesar de Salvador e colaboradores (2022) listarem 18 espécies exclusivamente cavernícolas (troglóbias), muitas destas espécies não apresentam troglomorfismos. Entretanto, é certo que estas espécies correspondem a apenas uma fração do que realmente existe. Muito estudo ainda é necessário para que essa lista atinja um nível satisfatório e representativo da malacofauna desse ambiente, sendo extremamente importante a destinação do material obtido nos inventários em diferentes regiões do país a coleções que possuam especialistas.

A Tabela 1 mostra que, até o momento, sete espécies de prosobrânquios de água doce e cinco espécies de pulmonados terrestres foram descritas para ambientes cavernícolas no país, podendo ser classificados como troglóbios ou pelo menos troglófilos. Quando houve dúvida nessa classificação, a palavra "ou" foi introduzida na lista, geralmente no caso de espécies apenas conhecidas pela concha.

Principais métodos de coleta e conservação

O principal método de coleta de gastrópodes cavernícolas e o mais efetivo é pela busca ativa direta. Em geral, eles não costumam cair em armadilhas e, por sua fragilidade, não resistem a métodos de raspagem ou arrasto. Além disso, para organismos terrestres é efetiva a coleta de exemplares associados a paredes ou embaixo de blocos, locais que não permitem a instalação de armadilhas. Geralmente, faz-se necessário o uso de bons sistemas de iluminação (lanternas), uma vez que muitas espécies são crípticas. Pela fragilidade dos espécimes, o ideal não é coletá-los com pinça ou com os dedos, mas sim, usar um pincel delicado e empurrá-los para o interior de frascos de coleta.

No caso de animais de água doce, que vivem no sedimento, a técnica de visualização e coleta direta também é a mais comum, mas é possível também usar peneiras condizentes com o tamanho do sedimento e dos animais. Algumas vezes, é necessário coletar uma porção do sedimento e triá-lo no laboratório sob estereomicroscópio (lupa), separando os animais do sedimento com pincel.

A conservação das amostras ideal é em álcool etílico. Por 2 a 3 dias o álcool pode ser concentrado a 96%. Após este período, o ideal é transferi-las para álcool 70%. Outra recomendação importante é fotografar os animais ainda vivos e ativos antes de fixá-los, pois a imagem pode ajudar na determinação de estruturas externas. Para material a ser depositado, por exemplo, no Museu de Zoologia da USP – MZUSP, não há necessidade de qualquer protocolo prévio, basta sacrificar os indivíduos diretamente no álcool. Alguns centros de pesquisa exigem narcotização para relaxamento dos exemplares para posterior estudo. Outra ação interessante é preservar uma subamostra em álcool absoluto e mantê-la em ultrafreezer (quando possivel) ou em freezer, visando posterior sequenciamento de DNA.

Chave de identificação

De forma geral, as chaves dicotômicas não funcionam muito bem para Gastropoda. Para identificação correta dos grupos e ou espécies, a consulta a diagnoses é necessária, assim como estudos morfológicos detalhados ou mesmo métodos moleculares. De toda forma, para aqueles interessados em iniciar a taxonomia do grupo, vale a pena consultar Simone (2006) e Birckolz *et al.* (2016).

Principais coleções do Brasil

Como visto na lista acima, todas as referências de estudos voltados para malacofauna cavernícola tiveram Simone como um dos autores. Naturalmente, todo o material estudado encontra-se depositado no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP, em especial os exemplares-tipo. Outras grandes coleções, como Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, da Universidade Federal de Juiz de Fora – UFJF, entre outras, que apresentam boa amostragem de moluscos não marinhos, também devem ter em seus acervos malacofauna cavernícola. Entretanto, tal material é considerado inédito.

Agradecimentos

A maior parte do material cavernícola disponível para estudo no MZUSP proveio de projetos da Profa. Dra. Maria Elina Bichuette da Universidade Federal de São Carlos – UFSCar, que proporcionou a maior parte das descobertas em suas pesquisas pelo Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES. A Robson de Almeida Zampaulo, a Lucas Mendes Rabelo e a Matheus Henrique Simões pelas imagens dos exemplares vivos e ajuda com o texto.

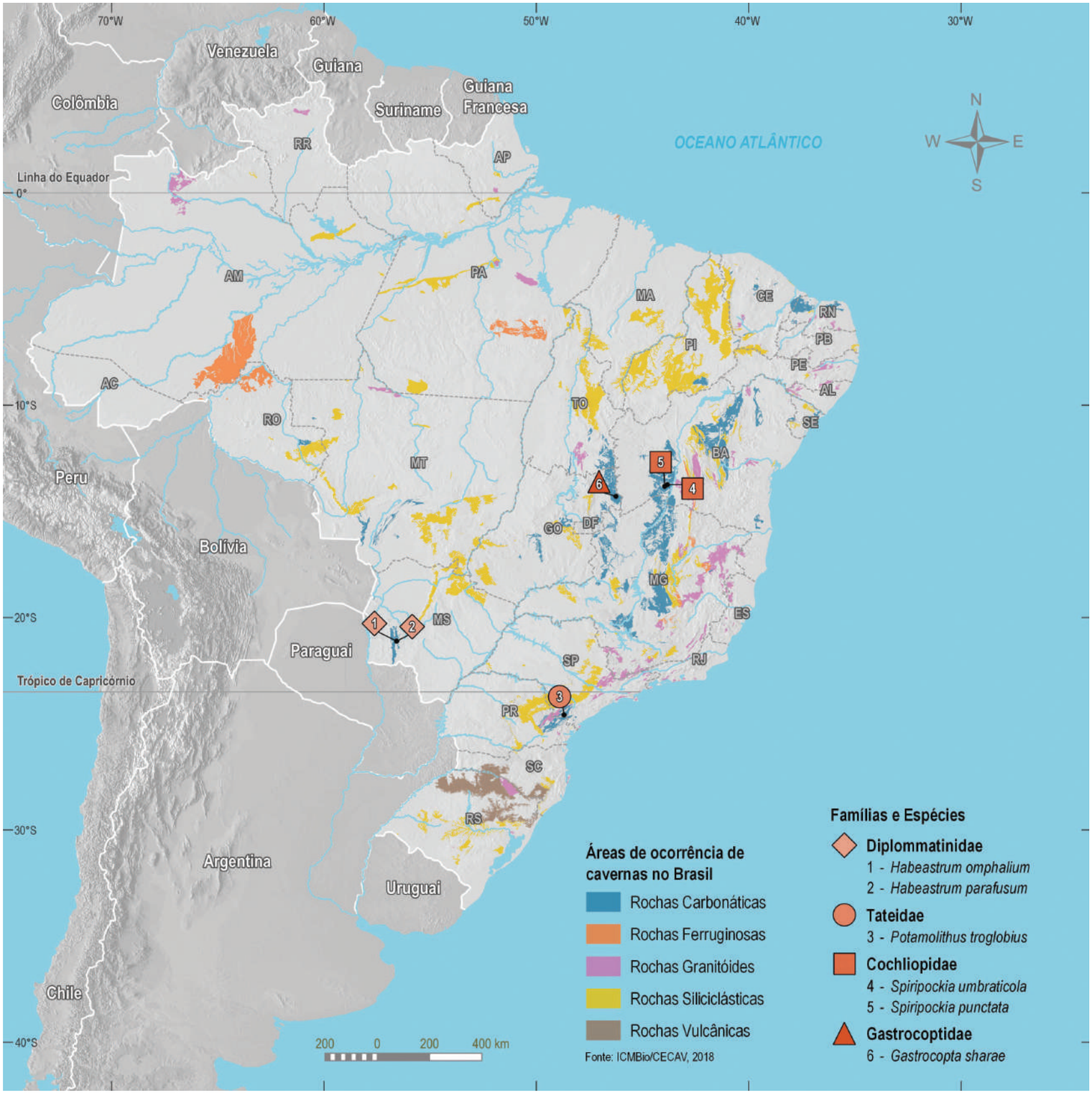


Figura 3. Mapa com a localidade-tipo das espécies de gastrópodes troglóbios descritos para o Brasil.

Referências

BIRCKOLZ, C. J.; SALVADOR, R. B.; CAVALLARI, D. C.; SIMONE, L. R. L. Illustrated checklist of newly described (2006-2016) land and freshwater Gastropoda from Brazil. **Archiv für Molluskenkunde**, [*s.l.*], v. 145, n. 2, p. 133-150, 2016.

CULVER, D. C. **Cave life**: evolution and ecology. London: Harvard University, 1982. 189 p.

EDINGTON, M. Biological observation on the ogbuike cave system, Anambra state, Nigeria. **Studies in Speleology**, Buxton, v. 5, n. 1, p. 31-38, Jan. 1984.

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Trophic struture and natural history of bat guano invertebrate communities with special reference to brazilian caves. **Tropical Zoology**, Firenze, v. 12, n. 2, p. 231-259, Dec. 1999.

GIBERT, J.; DANIELPOL, D. L.; STANFORD, J. A. **Groundwater ecology**. New York: Academic, 1994. 571 p.

GNASPINI, P. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil: primeira aproximação. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 33, n. 2, p. 183-192, jun. 1989.

HOWARTH, F. G. Ecology of cave arthropods. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 28, p. 365-389, Jan. 1983.

JUBERTHIE, C.; DECU, V. Structure et diversite du domaine souterrain: particularites des habitats et adaptations des especes. *In*: JUBERTHIE, C.; DECU, V. (ed.). **Encyclopaedia biospeleologica**. Moulis: Sociétè de Biospéleologie, 1994. p. 5-22.

SALVADOR, R. B.; CAVALLARI, D. C.; SIMONE, L. R. L. Taxonomical study on a sample of land and freshwater snails from caves in central Brazil, with description of a new species. **Zoosystematics and Evolution**, v. 93, n. 1, p.135-141. 2017. Disponível em: https://doi.org/10.3897/zse.93.10995.

SALVADOR, R. B.; SILVA, F. S.; CAVALLARI, D. C.; SIMONE, L. R. L. Terrestrial Gastropoda from the caves of Presidente Olegário, southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 21, n. 2, 2021. e20201169. Disponível em: https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2020-1169.

SALVADOR, R. B.; SILVA, F. S.; CAVALLARI, D. C.; CUNHA, C. M.; BICHUETTE, M. E. Cave-dwelling gastropods (Mollusca: Gastropoda) of Brazil: state of the art and conservation. **Zoologia**, [*s.l.*], v. 39: e21033, 2022. https://doi.org/10.1590/S1984-4689.v39.e21033.

SIMONE, L. R. L. **Land and freshwater molluscs of Brazil**. São Paulo: EGB, Fapesp, 2006. 390 p.

SIMONE, L. R. L. A new genus and species of cavernicolous Pomatiopsidae (Mollusca, Caenogastropoda) in Bahia, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 52, n. 40, p. 515-524, 2012.

SIMONE, L. R. L. *Habeas*, a new genus of Diplommatinidae from Central Bahia, Brazil (Caenogastropoda), with description of three new species. **Journal of Conchology**, [*s.l.*], v. 41, n. 4, p. 519-525, 2013.

SIMONE, L. R. L. *Lavajatus moroi*, new cavernicolous Subulininae from Ceará, Brazil (Gastropoda, Eupulmonata, Achatinidae). **Spixiana**, [*s.l.*], v. 41, n. 2, p. 173-187, 2018.

SIMONE, L. R. L. The new genus *Habeastrum*, with two new species (Gastropoda, Diplommatinidae) in Mato Grosso do Sul caves, Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4543, n. 2, p. 287-290, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.11646/zootaxa.4543.2.7.

SIMONE, L. R. L.; CASATI, R. New land mollusk fauna from Serra da Capivara, Piauí, Brazil, with a new genus and five new species (Gastropoda: Orthalicoidea, Streptaxidae, Subulinidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3683, n. 2, p. 145-158, 2013. Disponível em: http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3683.2.4.

SIMONE, L. R. L.; SALVADOR, R. B. A new species of *Spiripockia* from eastern Brazil and reassignment to Cochliopidae (Gastropoda: Truncatelloidea). **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 54, p. 3121-3130, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1080/00222933.2021.1890850.

SIMONE, L. R. L.; MORACCHIOLI, N. Hydrobiidae (Gastropoda: Hydrobioidea) from the Ribeira Valley, S. E. Brazil, with descriptions of two new cavernicolous species. **Journal of Molluscan Studies**, [*s.l.*], v. 60, p. 445-459, 1994. Disponível em: http://mollus.oxfordjournals.org/content/60/4/445.short.

SIMONE, L. R. L.; FERREIRA R. L. *Eupera troglobia* sp. nov.: the first troglobitic bivalve from the Americas (Mollusca, Bivalvia, Sphaeriidae). **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 42, p. 165–184, 2022. https://doi.org/10.3897/subtbiol.42.78074.

Fotos: Robson de Almeida Zampaulo

luiuia caeca
Rodrigo Lopes Ferreira

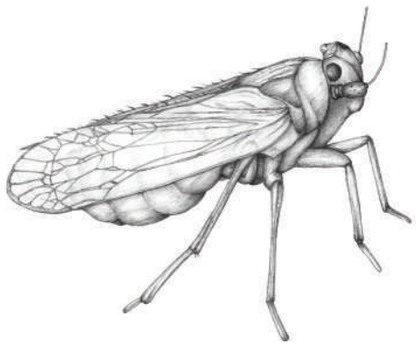
15

Hemiptera: Auchenorrhyncha

JULIO CÉSAR DO CARMO VAZ SANTOS
Centro de estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Instituto de Ciências Naturais - ICN, Departamento de Ecologia e Conservação - DEC
Programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada - PPGECO
Universidade Federal de Lavras - UFLA

DIEGO DE MEDEIROS BENTO
Base Avançada em Natal - RN
Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio

RODRIGO LOPES FERREIRA
Centro de estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Instituto de Ciências Naturais - ICN, Departamento de Ecologia e Conservação - DEC
Programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada - PPGECO
Universidade Federal de Lavras - UFLA



Introdução geral

A subordem Auchenorrhyncha foi extraída da antiga ordem Homoptera e, apesar de alguns conflitos, as últimas análises filogenéticas propostas (*e.g.*, CRYAN; URBAN, 2012) sugerem a uniparentalidade (monofilia) desse grupo. A subordem Auchenorrhyncha subdivide-se em duas infraordens: Cicadomorpha e Fulgoromorpha, que é composta por uma única superfamília ainda existente (Fulgoroidea) e outras duas extintas (Coleoscytoidea, Surijokocixioidea) (BOURGOIN; SZWEDO, 2008). A infraordem Cicadomorpha é diversa e abriga três superfamílias (Cercopoidea, Cicadoidea e Membracoidea) (DIETRICH, 2005). No entanto, espécies capazes de completar todo o ciclo de vida em ambientes subterrâneos nunca foram relatadas para este grupo (HOCH, 2002). Portanto, neste capítulo iremos nos ater aos Fulgoroidea, visto que abrigam mais de 60 espécies obrigatoriamente cavernícolas, alocadas em 27 gêneros e distribuídos em 22 países distintos (Tabela 1). Atualmente, as espécies fulgoroidea capazes de estabelecer populações viáveis e completarem todo o ciclo de vida em cavidades naturais subterrâneas estão distribuídas em cinco famílias, Hypochthonellidae, Cixiidae, Delphacidae, Kinnaridae e Meenoplidae (HOCH, 2002) (Tabela 1).

Os Fulgoroidea comumente são reconhecidos (em inglês) como "planthoppers", devido a seu hábito saltador, também observado em grilos e gafanhotos. No Brasil, são conhecidas como cigarras ou cigarrinhas. Diversos caracteres foram propostos para reconhecer os Fulgoroidea, sendo que, atualmente, eles podem ser identificados principalmente pelas seguintes características: cabeça com carenas elevadas separando a fronte e a gena; antenas abaixo dos olhos compostos e antenas segmentadas em três partes – escapo, pedicelo e flagelo –, sendo que o pedicelo é característico, maior que o escapo, globular ou cilíndrico/alongado e com sensilas elevadas; tégula na base da tégmina (na maioria dos táxons); asas com pares de veias anais formando conjunto de veias em Y na margem distal (na maioria dos táxons) (BAPTISTA, 2006; WILSON, 2005). A terminologia e forma da cabeça e sensilas das antenas foram estudadas por Bourgoin (1985) e Bourgoin e Deiss (1994), respectivamente. A terminologia das veias e células da tegmina dos fulgoromorpha foram revisadas recentemente por Bourgoin *et al.* (2015). Bourgoin *et al.* (2015) identificaram as principais regiões da tégmina utilizadas na descrição dos fulgoroidea (Figura 1C). Além disso, sugeriram que a posição e número de células são mais relevantes para a identificação do que o número e posição das veias, e propuseram a união das veias RP e MA – garfo (RP+ (MA)). A genitália masculina foi estudada por Fennah (1945a) e Bourgoin e Huang (1990), e a genitália feminina por Bourgoin (1993). O'Brien e Wilson (1985) e Carver *et al.* (1994) dedicaram-se à morfologia completa dos fulgoromorpha. Uma figura com base nas terminologias mais recentes das estruturas da cabeça, do tórax e da tegmina associadas à fulgoroidea é fornecida na Figura 1.

Atualmente, os Fulgoroidea contam com um banco de dados exclusivo, o *Fulgoromorpha Lists On the Web* (FLOW), onde são fornecidas informações sobre as 35 famílias, os 2.489 gêneros e as 13.888 espécies (BOURGOIN, 2021). Algumas destas famílias foram descritas apenas a partir de registros fósseis (por exemplo, Fulgoridiidae Handlirsch, 1939, Perforissidae Shcherbakov, 2007 e Neazoniidae Szwedo, 2007), sendo a maioria referente ao período Cretáceo (BOURGOIN, 2021; BOURGOIN; SZWEDO, 2008). Baptista (2006) foi o primeiro a reunir todos os artigos com informações taxonômicas de Fulgoroidea para o Brasil.

O autor demonstrou que 50% dos gêneros registrados no país também ocorrem em outros países, embora 75% das espécies registradas sejam endêmicas ao Brasil. Com base em artigos publicados e indexados no *Zoological Records*, Baptista registrou 627 espécies e 205 gêneros, em 14 famílias distribuídas nos estados brasileiros e também contabilizadas para o Brasil na base FLOW: Acanaloniidae Amyot & Audinet-Serville, 1843, Achilidae Stål, 1866, Caliscelidae Emeljanov, 1999, Cixiidae Spinola, 1839, Delphacidae Leach, 1815, Derbidae Spinola, 1839, Dictyopharidae Spinola, 1839, Flatidae Spinola, 1839, Fulgoridae Latreille, 1807, Issidae Spinola, 1839, Kinnaridae Muir, 1925, Nogodinidae Melichar, 1898, Ricaniidae Amyot e Audinet-Serville, 1843, Tropiduchidae Stål, 1866 e Lalacidae † Hamilton, 1990 (BOURGOIN, 2021). Recentemente, Viegas (2019) registrou a ocorrência de oito novas espécies do gênero *Bebaiotes* Muir, 1923 (Achilixiidae) para a região Norte do Brasil, somando 16 famílias Fulgoroidea para o país.

Assim como os demais Auchenorrhyncha, os Fulgoroidea são hemimetábolos (CARVER *et al.*, 1994). No estágio de ninfa, algumas espécies apresentam hábito subterrâneo e quando

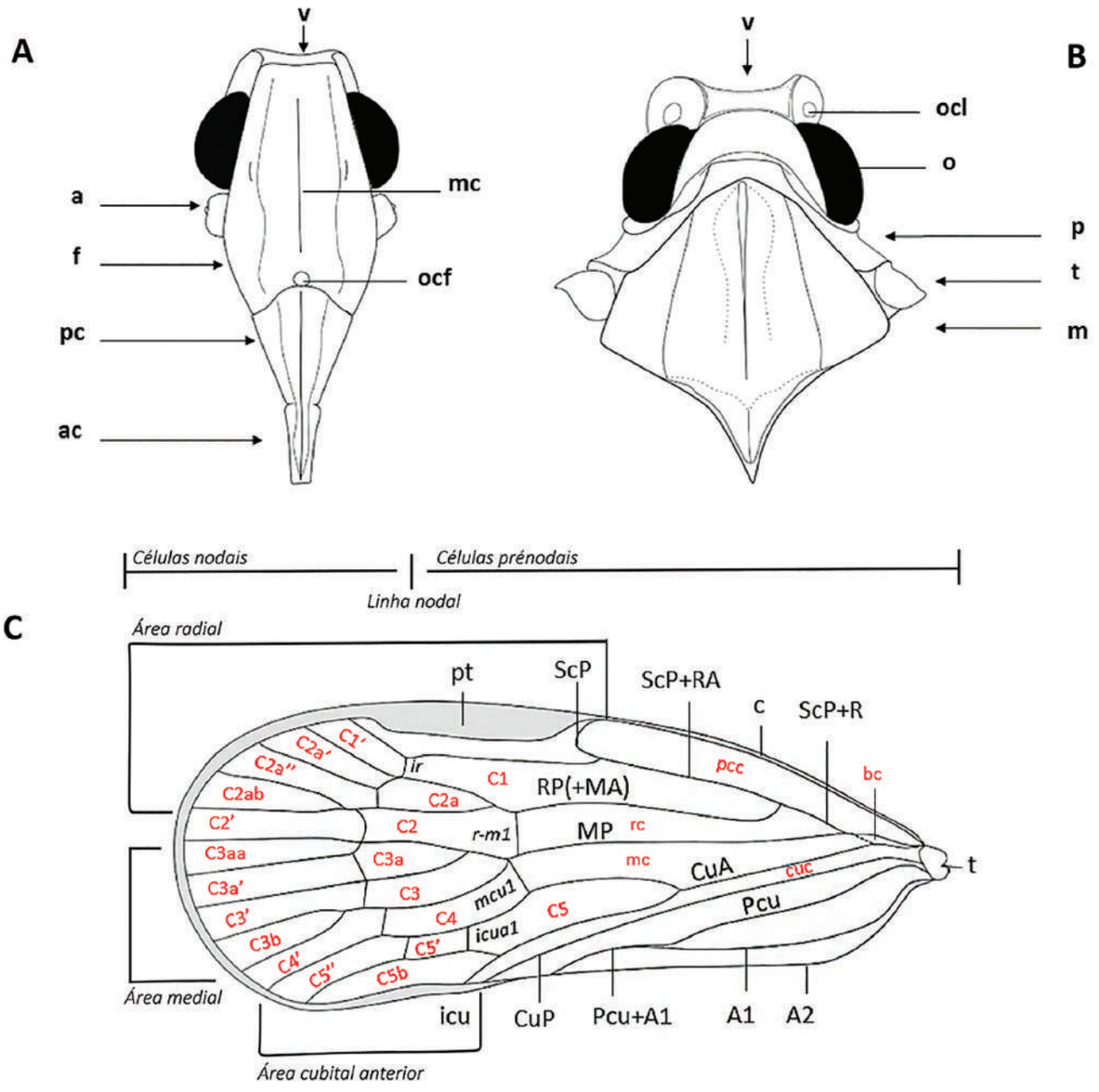


Figura 1. *Pintalia lateralis* Stål, 1862. **A)** Cabeça em vista facial, v = vértice; mc = carena mediana; a = antenas; f = fronte; ocf = ocelo frontal (ausente em algumas famílias); pc = pósclipeo; ac = anteclípeo. **B)** Cabeça em vista dorsal, v = vértice; ocl = ocelos laterais; o = olhos compostos; p = pronoto; t = Tegula; m = mesonoto. **C)** Células em vermelho e veias em preto; t = Tegula; bc = célula basal; SCP+R = veia subcostal posterior e radial unidas; c = margem costal; pcc = célula pós costal; ScP+RA = veias subcostal posterior e radial anterior unidas; pt = pterostigma; RP(+MA) = veias radial posterior e média anterior unidas; MP = veia média posterior; A1 e A2 = veias anais = veia em "y"; Pcu = veias pós cubital; CuP = veia cubital posterior; CuA = veia cubital anterior; icu = veia intercubital; rc = célula radial; mc = célula medial; cuc = célula cubital. Desenhos: Júlio César do Carmo Vaz Santos.

adultos, na maioria das vezes, estão associados às partes verdes de plantas (HOCH, 2002; WILSON, 2005). Em função do seu hábito alimentar fitófago (sugador de seiva), para algumas espécies também foi registrado o consumo de angiospermas, gimnospermas, fungos, musgos e algumas pteridófitas (O'BRIEN; WILSON, 1985; WILSON, 1994; WILSON, 2005). Quanto à dieta, as cigarras e cigarrinhas podem se alimentar de uma única espécie ou gênero hospedeiro - espécies "Monófagas", de até duas famílias de plantas – espécies "Oligófagas" ou de plantas de numerosas famílias – espécies "Polífagas" (NICKEL; REMANE, 2002; WILSON, 2005). Algumas famílias e espécies possuem importância econômica, como Delphacidae - *Peregrinus maidis* Ashmead, 1890) (WILSON, 2005).

Embora sejam fitófagas e apresentem fase subterrânea quando imaturas (REMANE; HOCH, 1988), muitas espécies podem permanecer no habitat ninfal mesmo depois de adultas

Tabela 1: Gêneros de Fulgoroidea troglóbios ao redor do mundo. Adaptado de Hoch (2002) e Bourgoin (2021).

Familia	Região	Gênero	Referência
Hypochthonellidae	Zimbabwe	*Hypochthonella*	CHINA & FENNAH, 1952
Delphacidae	Nova Caledônia	*Notuchus*	FENNAH 1980a; HOCH *et al.,* 2006
Kinnaridae	Mexico	*Oecidius*	FENNAH, 1973b
	Jamaica	*Oecidius*	FENNAH, 1980b
	Brasil	*Kinnapotiguara, Iuiuia*	HOCH & FERREIRA 2013, 2016
	Espanha	*Valenciolenda*	HOCH *et al.,* 2021
Meenoplidae	Australia	*Phaconeura*	FENNAH 1973b; HOCH, 1990, HOCH, 1993
	Ilhas Canárias	*Meenoplus*	REMANE & HOCH, 1988; HOCH & ASCHE, 1993; HOCH *et al.,* 2012
	Samoa	*Suva*	HOCH & ASCHE, 1988
	Nova Caledônia	*Fennahsia*	HOCH, 1996
	Cabo Verde	*Nisia*	HOCH *et al.,* 1999
Cixiidae	Madagascar	*Typhlobrixia, Tsingya*	SYNAVE, 1953; HOCH, 2014; PERKINS *et al.,* 2015
	Mexico	*Cixius*	FENNAH, 1973b; HOCH, 1988
	Hawaii	*Oliarus*	FENNAH, 1973a; HOCH & HOWARTH, 1999
	Nova Zelândia	*Confuga*	FENNAH, 1975; SANTOS *et al.,* 2018
	Ilhas Canárias	*Cixius, Tachycixius*	REMANE & HOCH, 1988; HOCH & ASCHE, 1993
	Australia	*Solonaima, Undarana*	HOCH & HOWARTH, 1989a, 1989b
	Açores	*Cixius*	HOCH, 1991
	Argentina	*Notolathrus*	REMES LENICOV, 1992
	Galapagos	*Oliarus*	HOCH & IZQUIERDO, 1996
	Ilha da Reunião	*Brixia*	HOCH, 2003
	Italia	*Ibleocixius*	D'URSO & GRASSO, 2009; D'URSO & PUGLISI, 2019
	Indonésia	Celebenna	HOCH & WESSEL, 2011
	Brasil	*Ferricixius*	HOCH & FERREIRA, 2012
	Croácia	*Trirhacus*	HOCH, 2013
	Filipinas	*Bennaria*	HOCH, 2013
	Vietnã	*Sanghabenna*	HOCH & BOURGOIN, 2017
	[Baleares]		RACOVITZA, 1907 (Dados não confirmados)
	[Nova Guiné]		Dados não publicados

(HOWARTH, 2019). Nesta condição, ninfas e adultos alimentam-se de raízes provenientes da vegetação epígea. Hoch (2002) indicou esta característica como sendo uma possível pré-adaptação ecológica que permite a colonização de diferentes ecossistemas subterrâneos, incluindo cavernas. Atualmente, 62 espécies Fulgoroidea são consideradas troglóbias ao redor do globo. Entre as famílias Fulgoroidea que abrigam espécies troglóbias, há destaque para Cixiidae, que possui o maior número de gêneros nesta condição (16) (Tabela 1). Além disso, todas as espécies troglóbias conhecidas pertencem a famílias que apresentam estágio imaturo subterrâneo, sugerindo que esta característica seja realmente um importante fator evolutivo para o surgimento de espécies troglóbias em Fulgoroidea.

O primeiro relato de um Fulgoroidea cavernícola foi feito por Racovitza (1907), nas ilhas Baleares (um arquipélago próximo à costa da Espanha, no Mediterrâneo). Infelizmente, os espécimes relatados por Racovitza (1907) não foram coletados para posterior descrição. China e Fennah (1952) realizaram o primeiro registro oficial de troglomorfismos observados em fulgoroidea. A família monotípica Hypochthonellidae (CHINA; FENNAH, 1952) foi erigida para abrigar uma única espécie de solo que alimenta-se de raízes do tabaco no Zimbábue. A primeira espécie de Fulgoroidea obrigatoriamente cavernícola, *Typhlobrixia namorokensis*, foi formalmente descrita e validada por Synave (1953) quase 50 anos após o registro de Racovitza (1907) em Madagascar (HOCH, 2002).

Historicamente, alguns autores contestaram o *status* de estritamente subterrâneo de algumas espécies de cigarrinhas, que era primariamente baseado apenas em características morfológicas exibidas por essas espécies. A exemplo disso, Vandel (1965) e Howarth (1972), com base na morfologia, discutiram o *status* de troglóbio da espécie *Typhlobrixia namorokensis*. Recentemente, Perkins e colaboradores (2015), em um estudo preliminar, analisaram a comunicação vibracional ("canto"), a morfologia dos adultos, assim como os dados moleculares de *T. namorokensis* Synave (1953) em cavernas da Namoroka, e concluíram que de fato trata-se de uma espécie troglóbia. O uso do canto para aferição de espécies de Fulgoroidea troglóbias é eficaz, uma vez que para as espécies se estabelecerem nas cavernas é necessário mais do que quantidade de alimento suficiente. São também necessários recursos e capacidade de se comunicarem de maneira eficiente, possibilitando, inclusive, sua reprodução no ambiente cavernícola (PERKINS *et al.*, 2015). Os autores também observaram que apenas quando a umidade estava alta e a temperatura baixa o suficiente (condição ideal), os espécimes emitiam sinais vibracionais. Além disso, o sinal era simplificado como em outras espécies de cigarrinhas obrigatoriamente cavernícolas (*e.g.* HOCH; WESSEL, 2006). Embora preliminar, tal estudo evidenciou a importância de estudos complementares e comportamentais como ferramentas no momento de relacionar as espécies como endêmicas de ambientes subterrâneos.

Claridge (1985) e Claridge e Vrijer (1994) estudaram a comunicação dos Fulgoroidea em função da reprodução e especiação, sugerindo que os sinais são eficientes apenas em curtas distâncias e por meio de um substrato ou planta hospedeira. Em um experimento de campo realizado em uma caverna em tubo de lava havaiano, as raízes também demonstraram ser uma importante ferramenta para a transmissão de sinais vibracionais entre indivíduos de *Oliarus* (Stål, 1862), sendo possivelmente utilizadas para a localização de parceiros sexuais no interior das cavernas (HOCH; HOWARTH, 1993; HOCH, 2002). Além disso, como dito anteriormente, os principais recursos alimentares possíveis de serem explorados por cigarrinhas em ambientes subterrâneos são as raízes provenientes da vegetação epígea (que crescem sobre as cavernas) e, possivelmente, fungos e musgos. Contudo, trabalhos relacionando exclusivamente à dieta dos Fulgoroidea cavernícolas e restrições ou preferências alimentares por raízes de espécies arbóreas específicas não foram encontrados para o Brasil.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Apesar do histórico de pesquisas bioespeleológicas no país, apenas na última década foi feito o primeiro registro de um Fulgoroidea troglóbio no Brasil, *Ferricixius davidi* Hoch & Ferreira, 2012. Desde então, outras duas espécies foram descobertas no país, *Kinnapotiguara troglobia* (Hoch & Ferreira, 2013) e *Iuiuia caeca* Hoch & Ferreira, 2016 (Figura 3) e o Brasil passou a ser um dos três países com maior diversidade de gêneros de Fulgoroidea obrigatoriamente cavernícolas, ao lado da Austrália e da Espanha (Ilhas Canárias), todos com pelo menos três gêneros distintos (Tabela 1). O Brasil também é o país com maior número de registros de gêneros de Kinnaridae cavernícolas no globo (2) (Tabela 1), mesmo sendo uma família ainda pouco conhecida no território brasileiro, havendo apenas uma única espécie epígea descrita.

Embora Fulgoroidea não-troglóbios sejam frequentes em trabalhos de caracterização de fauna cavernícola (*e.g.* FERREIRA *et al.*, 2009, 2010; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2009; SIMÕES *et al.*, 2013, 2015; SOUZA-SILVA *et al.*, 2011abc; PELLEGRINI *et al.*, 2016; PROUS *et al.*, 2004; ROCHA, 1996), trabalhos voltados para a descrição de espécies troglófilas (que podem estabelecer populações viáveis tanto dentro quanto fora das cavernas) deste

grupo ainda são escassos no Brasil. A Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras (ISLA), localizada no Centro de Estudos em Biologia Subterrânea da Universidade Federal de Lavras (CEBS-UFLA) em Minas Gerais, atualmente conta com espécimes de seis famílias coletados em cavernas do Brasil (Achilixiidae, Cixiidae, Kinnaridae, Derbidae, Delphacidae e Dictyopharidae) alocadas provisoriamente em 19 gêneros (dados não publicados). Entre estes dados, deve-se atenção especial à família Cixiidae em razão da diversidade de espécies e Achilixiidae e Kinnaridae pela abundância de exemplares amostrados e carência de dados taxonômicos destas famílias no território brasileiro.

CIXIIDAE Spinola, 1839

Cixiidae é a maior família de Fulgoroidea, possuindo 2.583 espécies distribuídas em 4 subfamílias, 17 tribos, três subtribos e 247 gêneros (BOURGOIN, 2021). Esses táxons incluem representantes ainda viventes e extintos, sendo o fóssil mais antigo referente ao Barremiano (Cretáceo) [129,4 - 125 milhões de anos atrás] (BOURGOIN, 2021). Podem ocorrer em todo o globo (exceto áreas polares): Europa, África, Ásia, Australásia, Pacífico, América do Norte e América do Sul (BOURGOIN, 2021).

A taxonomia dos Cixiidae foi melhor examinada por Emeljanov (1989, 2002), Holzinger *et al.* (2002), Ceotto e Bourgoin (2008). No entanto, ainda há questões a serem esclarecidas, como a monofilia em relação aos Delphacidae (ASCHE, 1987; BARTLETT, 2021; CEOTTO *et al.*, 2008; URBAN; CRYAN, 2007; URBAN *et al.*, 2010).

Embora sejam definidos por caracteres plesiomórficos (características compartilhadas com outras famílias), os Cixiidae podem ser reconhecidos principalmente por exibirem ocelo mediano localizado na fronte, próximo à sutura fronte-clipeo (caráter compartilhado apenas com Kinnaridae), pela fileira de espinhos laterais (serrilhado) no segundo tarsômero posterior, e ainda, pelo ovopositor do tipo "ortopteróide" geralmente longo (caráter compartilhado apenas com Delphacidae). Devido à riqueza e à abundância de espécies registradas, *Pintalia* Stål, 1862 (Figura 2 D-F) é possivelmente o gênero de Cixiidae mais representativo encontrado em cavernas do Brasil.

Pintalia é amplamente distribuído por todo o País, tendo registros em cavernas de 28 municípios de Minas Gerais e do Pará (material depositado na ISLA/CEBS-UFLA), além da ocorrência das nove espécies epígeas descritas para o Rio de Janeiro por Stål (1862) e outras 10 descritas para os estados do Pará, do Rio de Janeiro e de São Paulo, por Muir (1934a). A diagnose mais recente do gênero foi elaborada por Kramer (1983), que indicou como caracteres diagnósticos a forma e posição das carenas da cabeça, os caracteres do pronoto, o mesonoto, os espinhos das tíbias posteriores e o número de veias que atingem a margem distal das tégminas.

ACHILIXIIDAE Muir, 1923

A família Achilixiidae foi proposta por Muir (1923b) para abrigar cinco espécies. Atualmente, a família é composta por dois gêneros, *Achilixius* (Velho Mundo) e *Bebaiotes* (Novo Mundo), somando apenas 24 espécies. Achilixiidae foi alocada junto a Achilidae e tratada como duas subfamílias por Emeljanov (1991) e, mais tarde, junto aos Cixiidae por Liang (1999, 2001). No entanto, a filogenia proposta por Urban e Cryan (2007) evidenciou a paridade junto aos Achilidae e o distanciamento dos Cixiidae, o que garante o tratamento familiar até que haja maiores investigações. O tratamento a nível familiar foi revisado por Fennah (1946) e Wilson (1989) e catalogada por Metcalf (1945) (BARLETT, 2021).

Os Achilixiidae são facilmente reconhecidos pela presença de um (gen. *Bebaiotes* – Figura 2 A-C) ou dois (gen. *Achilixius*) processos no abdome. Processos abdominais também estão presentes em alguns Cixiidae (ver: HOLZINGER; KUNZ, 2006) e por isso a monofilia da família em relação aos Cixiidae ainda gera incerteza em alguns autores. As tégminas dos Achilixiidae são fortemente tectiformes, transparentes e acentuadamente alargadas após a primeira bifurcação de MP. O corpo é comprimido (vs. deprimido em Achilidae). O vértice é estreito lateralmente, principalmente em *Bebaiotes*, onde as carenas laterais são elevadas e contínuas. As antenas são simples e os ocelos distintos.

O gênero *Bebaiotes* Muir, 1924 foi inicialmente proposto apenas para duas espécies do Equador, *B. bucayensis* (espécies tipo) e *B. nigrigaster*. Atualmente, o gênero *Bebaiotes* abriga 16 espécies, todas epígeas, sendo que oito delas foram registradas recentemente para a região amazônica no Brasil por Viegas (2019) que, até então, não contava com nenhum registro oficial (GRAZIA *et al.*, 2012). Para as cavernas da região Norte, o material depositado na ISLA/CEBS-UFLA chama a atenção devido a uma elevada abundância de indivíduos de duas possíveis novas espécies do gênero *Bebaiotes* presentes em cavernas do Tocantins e do Pará.

KINNARIDAE Muir, 1925

Kinnaridae é uma pequena família, que soma 115 espécies descritas, distribuídas em duas subfamílias, seis tribos e 25 gêneros (BOURGOIN, 2021). Esses táxons incluem representantes viventes e extintos, sendo o registro mais antigo referente ao

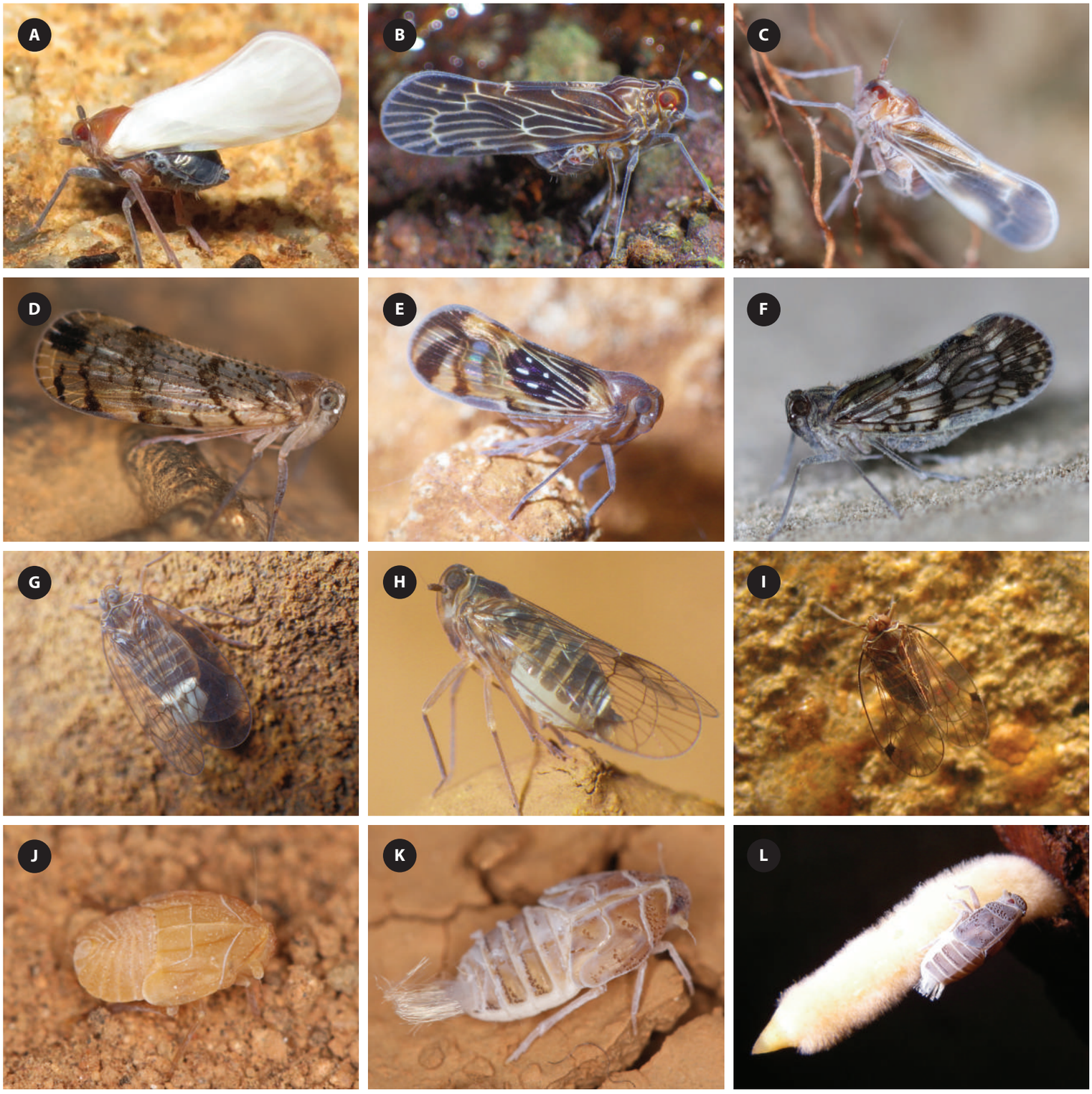


Figura 2. A-C) Espécies de Achilixiidae *Bebaiotes* sp. Muir, 1924; **D-F)** Espécies de Cixiidae *Pintalia* sp. Stål, 1862; **G-I)** Espécies de Kinnaridae sp. Muir, 1925; **J)** Kinnaridae sp. Muir, 1925 (ninfa); **K-L)** Cixiidae sp. Spinola, 1839 (ninfa). Fotos: A, C, D, F-K (Rodrigo L. Ferreira); B (Marcus P. A. de Oliveira); E (Lucas M. Rabelo); L (Robson de A. Zampaulo).

Oligoceno [33,9 - 23,03 milhões de anos atrás] (BOURGOIN, 2021). Muitas destas espécies estão registradas para o Novo Mundo, principalmente para o Caribe, América do Norte e Central (HOCH; FERREIRA, 2013), além de três espécies para a América do Sul, duas das quais troglóbias.

Embora bem pouco se saiba sobre a biologia e ecologia dos Kinnaridae, a maioria das espécies conhecidas é epígea, exibe olhos compostos bem desenvolvidos, coloração vívida do corpo e tégmina e possui asas funcionais, sendo capazes de voar (HOCH; FERREIRA, 2013).

Os Kinnaridae podem ser confundidos com Cixiidae em uma primeira vista, uma vez que ambos podem exibir espinhos laterais (serrilhado) no segundo tarso posterior e ocelo mediano na fronte, próximo à sutura fronte-clipeo (BARTLETT, 2021). No entanto, as fêmeas de Kinnaridae possuem o ovipositor menor, exibem os tergitos abdominais (6-8) transformados em placas produtoras de cera e em forma de "V" em algumas espécies (MUIR, 1925; LIANG, 2002), sendo ainda as genitálias masculinas essencialmente diferentes entre as famílias, principalmente o edeago que é geralmente pequeno e bulboso em Kinnaridae (vs. alongado com processos espinhais em Cixiidae).

Kinnaridae são pouco relatados na literatura para o Brasil, tendo até o momento apenas uma espécie epígea descrita, *Oeclidius paralellus* Muir, 1934 e outras duas troglóbias, *Kinnapotiguara troglobia* (Hoch & Ferreira, 2013) e *Iuiuia caeca* Hoch & Ferreira, 2016. Contudo, entre o material depositado na coleção da Universidade Federal de Lavras (ISLA/CEBS/UFLA), estão espécies de Kinnaridae de hábito epígeo (sem troglomorfismos aparente), coletados em cavernas de três estados do Brasil (Minas Gerais, Bahia e Pará) (Figura 2 G-I). Estas espécies possivelmente pertencem aos gêneros *Southia* Kirkaldy, 1904, *Oeclidius* Van Duze, 1904 e *Iuiuia* Hoch & Ferreira, 2016 ou mesmo gêneros ainda não descritos, sendo que os três chamam a atenção pela abundância e condições das cavernas onde são encontrados.

Principais troglomorfismos

Atualmente existem três espécies troglóbias no Brasil: *Ferricixius davidi* Hoch & Ferreira, 2012, *Kinnapotiguara troglóbia* (Hoch & Ferreira, 2013) e *Iuiuia caeca* Hoch & Ferreira, 2016 (Figura 3).

Muito embora alguns fatores comportamentais e fisiológicos possam ser interpretados como troglomorfismos (*e.g.* HOCH; HOWARTH, 1989ab; HOCH; WESSEL, 2006; HOWARTH, 1987), a grande maioria das cigarrinhas troglóbias são descritas apenas com base na morfologia. A evolução morfológica de cigarrinhas cavernícolas nos diferentes locais do mundo é caracterizada por tendências evolutivas redutivas de órgãos específicos, sugerindo um alto grau de paralelismo evolutivo destas espécies (WESSEL *et al*., 2007). Muito embora alguns táxons não apresentem todos os caracteres troglomórficos fortemente reduzidos, o que dificulta hipotetizar a adaptação de algumas espécies às cavernas (ver: *Undarana* Hoch & Howarth 1989), maiores evidências podem ser obtidas pela presença de espécimes com troglomorfismos intermediários em uma mesma área de estudo (mudanças adaptativas – HOWARTH, 2019) e relacionando estimativas do distanciamento genético ao tempo evolutivo (HOCH; HOWARTH, 1989a; NEI, 1972; NEI *et al.*, 1975).

Dentre as especializações mais comuns em cigarrinhas cavernícolas estão a redução e/ou perda de olhos compostos, os ocelos, as tégminas, as asas posteriores e a pigmentação corporal (HOCH, 2002; HOCH *et al.*, 2021). A redução dos olhos compostos foi associada a um aumento significativo do tamanho do vértice (WESSEL *et al.*, 2007). O surgimento de especializações alternativas em caracteres não troglomórficos também pode ocorrer. Foram observadas modificações em garras pré-tarsais das tíbias posteriores de espécies de *Oliarus* e *Solonaima* em cavernas do Hawaii e Austrália, respectivamente (HOCH, 2002). Possivelmente, este caráter confere maior adesão ao caminhar sobre rochas úmidas no interior do ambiente cavernícola (HOCH, 2002; HOCH; HOWARTH, 1999; HOWARTH, 1983). Outra modificação observada em algumas espécies de cigarrinhas troglóbias são cerdas de cera sobre as tégminas, que possivelmente conferem proteção contra perturbações, umidade e/ou predadores no ambiente subterrâneo (HOCH, 2002; HOCH *et al.*, 2021; HOCH; FERREIRA, 2013).

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

Ferricixius davidi Hoch & Ferreira, 2012

Ferricixius davidi (Figura 4) é uma espécie de cigarrinha troglóbia da família Cixiidae, com ocorrência restrita a uma única caverna ferrífera, localizada em Itabirito, Minas Gerais. Ela foi a primeira espécie de cigarrinha troglóbia descrita para o país. Apresenta tamanho reduzido (ca. 3-4 mm de comprimento corporal) e morfologia fortemente troglomórfica: olhos compostos e ocelos ausentes, tégmina extremamente curta que quase não chega a atingir a base do abdômen, asas vestigiais, pigmentação corporal extremamente reduzida. Esta espécie não apresenta nenhum parente próximo na fauna de superfície, sendo consequentemente uma espécie relicta. No entanto, tendo em vista o elevado grau de desconhecimento acerca da fauna epígea de Cixiidae na região Neotropical, não se pode ex-

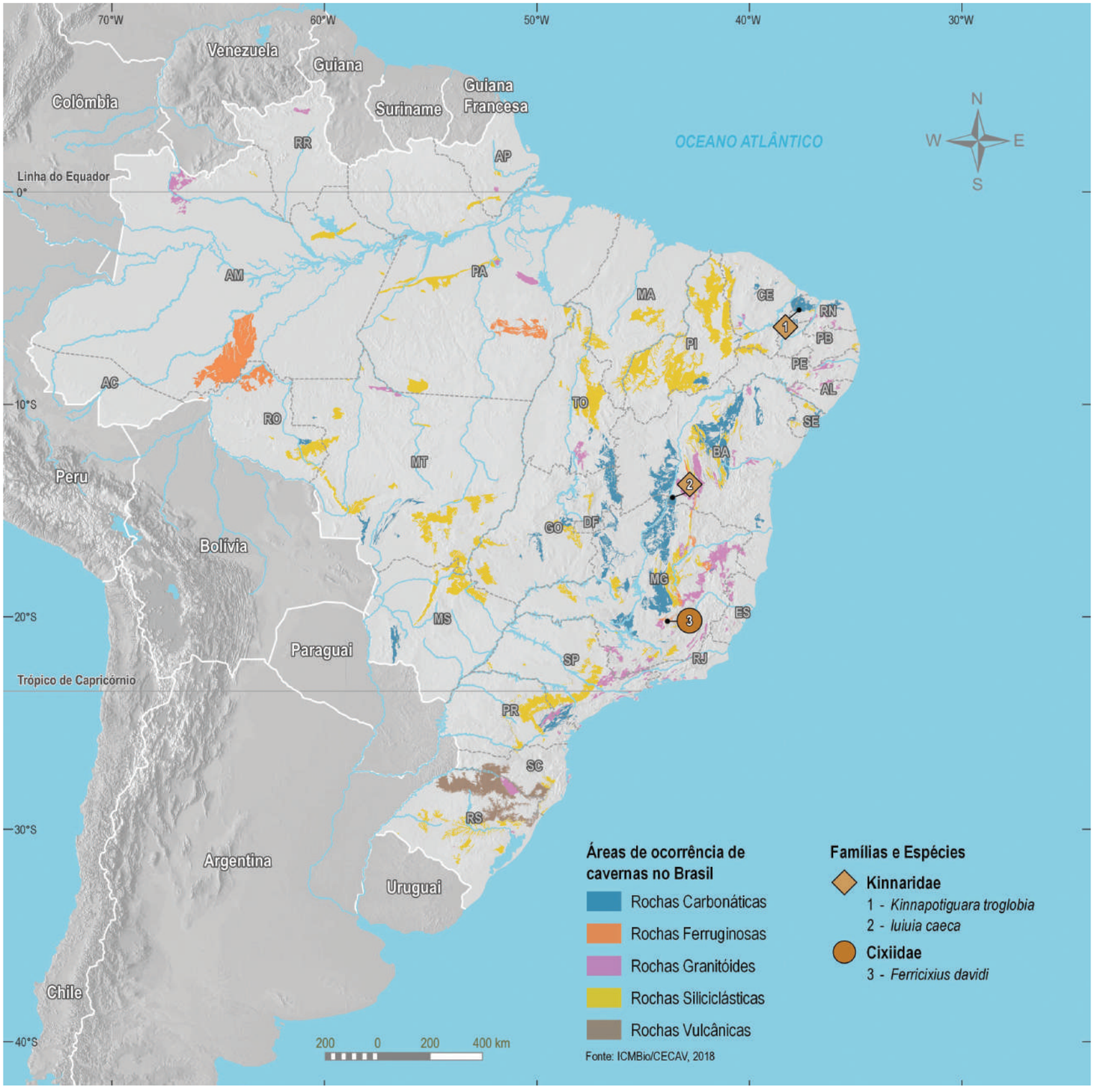


Figura 3. Mapa com a localidade-tipo das espécies de hemípteros (Auchenorrhyncha) troglóbios descritos para o Brasil.

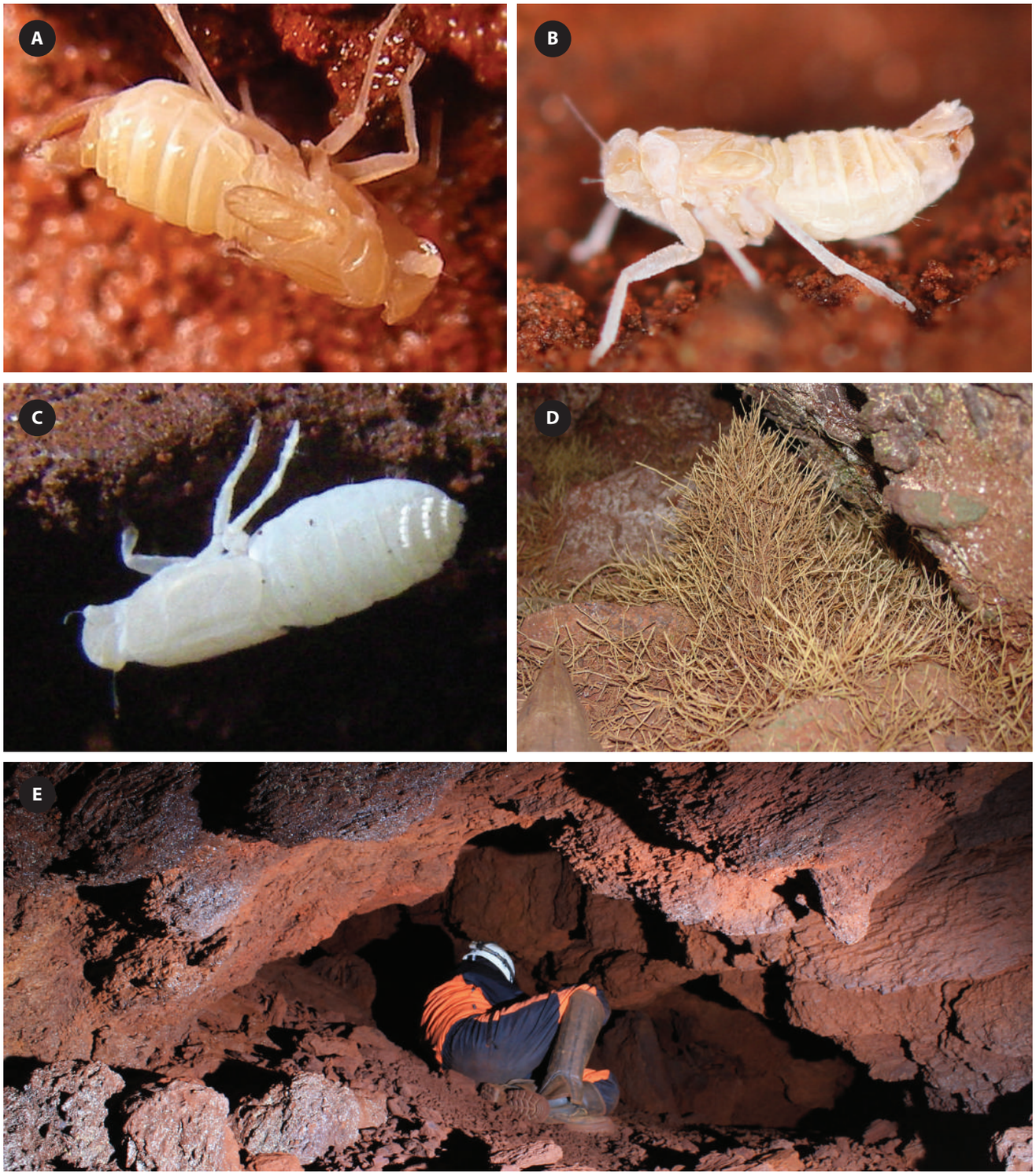


Figura 4. A) *Ferricixius davidi* Hoch & Ferreira, 2012. Fêmea em vista laterodorsal; **B)** Macho em vista lateral; **C)** Ninfa em vista laterodorsal; **D)** Raízes na caverna MP-008; **E)** Registro de coleta pelo método de busca ativa na caverna MP-008. Fotos: A e C (Marcus P. A. de Oliveira); B e D (Rodrigo L. Ferreira); E (Robson de A. Zampaulo).

cluir que parentes epígeos próximos de *F. davidi* ainda possam ser descobertos.

A caverna onde os espécimes foram coletados (caverna MP-008, UTM 23K 619771/7764742N) localiza-se no Quadrilátero Ferrífero, mais especificamente na área de um empreendimento minerário denominado "Mina do Pico", em alusão à presença do Pico do Itabirito, uma referência geográfica e histórica da região. As cavernas associadas à formação ferrífera da região do Quadrilátero Ferrífero inserem-se em litotipos distintos, podendo estar associadas às brechas ferruginosas superficiais (formação de canga) ou diretamente no minério de ferro (hematita e itabirito). Milhares de cavernas são conhecidas em toda a região e boa parte delas foi amostrada durante estudos de licenciamento ambiental realizados na última década. No entanto, essa espécie nunca foi encontrada em outras cavernas, mesmo naquelas situadas bem próximo à caverna MP-008, o que demonstra sua extrema raridade e endemismo.

A caverna MP-008 é consideravelmente extensa para a formação ferrífera (cerca de 120 metros de comprimento), especialmente quando comparada a outras cavernas da região, que geralmente possuem menos de 50 metros de comprimento. Além disso, assim como outras cavernas associadas a esta litologia, a caverna MP-008 está conectada a uma enorme rede de pequenos espaços (canalículos), normalmente encontrados na formação da canga, o que aumenta consideravelmente a disponibilidade de habitats para a fauna subterrânea (FERREIRA, 2005; SOUZA-SILVA *et al.*, 2011a). No entanto, mesmo com esta expressiva conectividade a outros habitats subterrâneos, até o momento, a espécie é conhecida exclusivamente para a caverna MP-008.

O trabalho de descrição da espécie contou com um total de nove indivíduos, todos eles coletados entre os anos de 2005 e 2012, tanto no final do período seco (setembro de 2005) quanto no final da estação chuvosa (março de 2012). No entanto, um maior número de espécimes foi observado nas estações chuvosas, o que sugere que sejam mais abundantes na macrocaverna durante estes períodos, muito embora estudos adicionais sejam essenciais para definir com assertividade a dinâmica de sua população.

A caverna MP-008 está localizada a uma altitude de 1.550 metros, estando consideravelmente acima das cotas altimétricas da maioria das cavernas do Quadrilátero Ferrífero. A importância da altitude na evolução de alguns táxons troglóbios já foi destacada em estudos anteriores (FERREIRA, 2005; PICKER; SAMWAYS, 1996; SOUZA-SILVA *et al.*, 2011a). As condições ambientais epígeas nestas altitudes podem ser mais severas, em função das maiores oscilações de temperatura (diárias e anuais) e dos ventos mais intensos (causando dessecação mais rápida), do que o observado em altitudes mais baixas (FERREIRA, 2005). Tais condições podem ter favorecido o isolamento de populações subterrâneas, contribuindo para a especiação de *F. davidi* e também para sua (aparente) restrição a uma única caverna.

A caverna MP-008 possui muitas raízes, que constituem o recurso alimentar de *F. davidi*. No entanto, a diversidade de vegetação superficial na área é elevada e ainda não foi determinado se a espécie possui algum hospedeiro específico ou uma alimentação mais diversificada.

A região no entorno da caverna MP-008 encontra-se bastante alterada em função da expansão das atividades de mineração (Figura 5). Tendo em vista o elevado grau de endemismo de *F. davidi*, é possível que a conservação da vegetação no entorno imediato da caverna possa ser suficiente para a manutenção da espécie. No entanto, é essencial que monitoramentos sejam realizados para verificar a condição dessa população, especialmente considerando outros impactos decorrentes das atividades minerárias, como a emissão de particulados que podem sedimentar no interior da caverna, modificando micro-habitats e prejudicando o crescimento de raízes. Além disso, o desmonte de rochas com o uso de explosivos ou o trânsito de máquinas no entorno da cavidade, eventualmente, podem alterar o ciclo de vida da espécie, lembrando que cigarrinhas dependem de sinais acústicos (em diferentes frequências) para a comunicação, especialmente reprodutiva.

Kinnapotiguara troglobia (Hoch & Ferreira, 2013)

Kinnapotiguara troglobia é uma espécie de cigarrinha troglóbia da família Kinnaridae, com ocorrência em diversas cavernas calcárias localizadas nos municípios de Felipe Guerra e Governador Dix-Sept Rosado, oeste do estado do Rio Grande do Norte (BENTO *et al.*, 2021; HOCH; FERREIRA, 2013). É um Kinnaridae pequeno (ca. 3mm de comprimento corporal) e fortemente troglomórfico, com olhos compostos e ocelos ausentes, tégmina reduzida, asas vestigiais e pigmentação corporal reduzida (Figura 6).

De acordo com a subdivisão dos Kinnaridae nas subfamílias Kinnarinae e Prosotropinae (FENNAH, 1945b), *K. troglobia* pertence à subfamília Kinnarinae, que é caracterizada pela presença de placas portadoras de cera no sexto, sétimo e oitavo tergitos abdominais femininos (HOCH; FERREIRA, 2013). Embora apresente algumas características que permitiriam sua inserção no gênero *Oeclidius,* segundo a chave para os gêneros do Novo Mundo proposta por Fennah (1980), alguns dos caracteres usados são troglomorfismos (impossibilidade de voo, redução

Figura 5. Localização da caverna MP-008, município de Itabirito, Minas Gerais. Imagens obtidas pelo Google Earth. **A)** 16/09/2010; **B)** 25/05/2011; **C)** 14/07/2013; **D)** 19/08/2020.

de olhos compostos e de tégmina) e podem ser produto de evolução convergente. Assim, optou-se por estabelecer um novo gênero para acomodar a nova espécie.

O gênero *Kinnapotiguara* pode ser distinguido de todos os outros gêneros de Kinnaridae pela combinação única dos seguintes caracteres: genitália masculina bilateralmente simétrica, segmento genital no aspecto caudal arredondado, segmento anal em cada lado com dois processos proeminentes, parâmetros proximalmente estreitos e distalmente distintos com três processos conspícuos, edeago bulboso na base, comprimido distalmente e falotrema exposto dorso-caudalmente caudalmente (HOCH; FERREIRA, 2013).

Atualmente, há registro da espécie em 23 cavernas distribuídas em uma área de cerca de 50 km^2 no oeste potiguar cortada pelo principal rio da região – rio Apodi-Mossoró – sendo 18 cavernas na margem esquerda (oeste) e cinco na margem direita (leste) do rio (Figura 7). As populações parecem ser bem estabelecidas e os indivíduos (machos, fêmeas e ninfas) são observados durante todo o ano em cavernas que possuem áreas sempre úmidas e com agregações de raízes. Isto, no entanto, não parece ser um padrão, já que em algumas cavernas (principalmente as que não apresentam grande estabilidade microclimática) os indivíduos só sejam observados na estação chuvosa e em outras a abundância é maior na estação seca (BENTO *et al.*, 2016). Assim, é possível que ocorra uma migração vertical da espécie das cavernas para outros habitats (como mesocavidades não acessíveis ao ser humano) e vice-versa, de acordo com as condições ambientais (HOCH; FERREIRA, 2013).

As maiores populações de *K. troglobia* foram observadas na gruta dos Troglóbios (a localidade-tipo), em Felipe Guerra, e na gruta Boca de Peixe, em GDS Rosado (25 e 17 indivíduos, respectivamente). Nas outras cavernas são normalmente observados entre 1 e 7 indivíduos, geralmente sob rochas ou caminhando sobre o sedimento úmido, sempre associados a agregações de raízes (HOCH; FERREIRA, 2013). Mais recentemente, foi observada uma grande concentração de ninfas de diferentes estágios em uma pequena caverna bastante superficial no município de Felipe Guerra (BENTO, D.M., dados não publicados).

Com relação à dieta e especificidade da associação planta-hospedeiro, estudos em andamento (por meio do sequenciamento de DNA de amostras de raízes, nas áreas onde indivíduos foram encontrados, e de folhas de plantas nas imediações das entradas das cavernas) indicam que *K. troglobia* provavelmente é uma espécie polífaga, que se alimenta de seiva de raízes de plantas pertencentes a diferentes famílias (BENTO, D.M., dados não publicados).

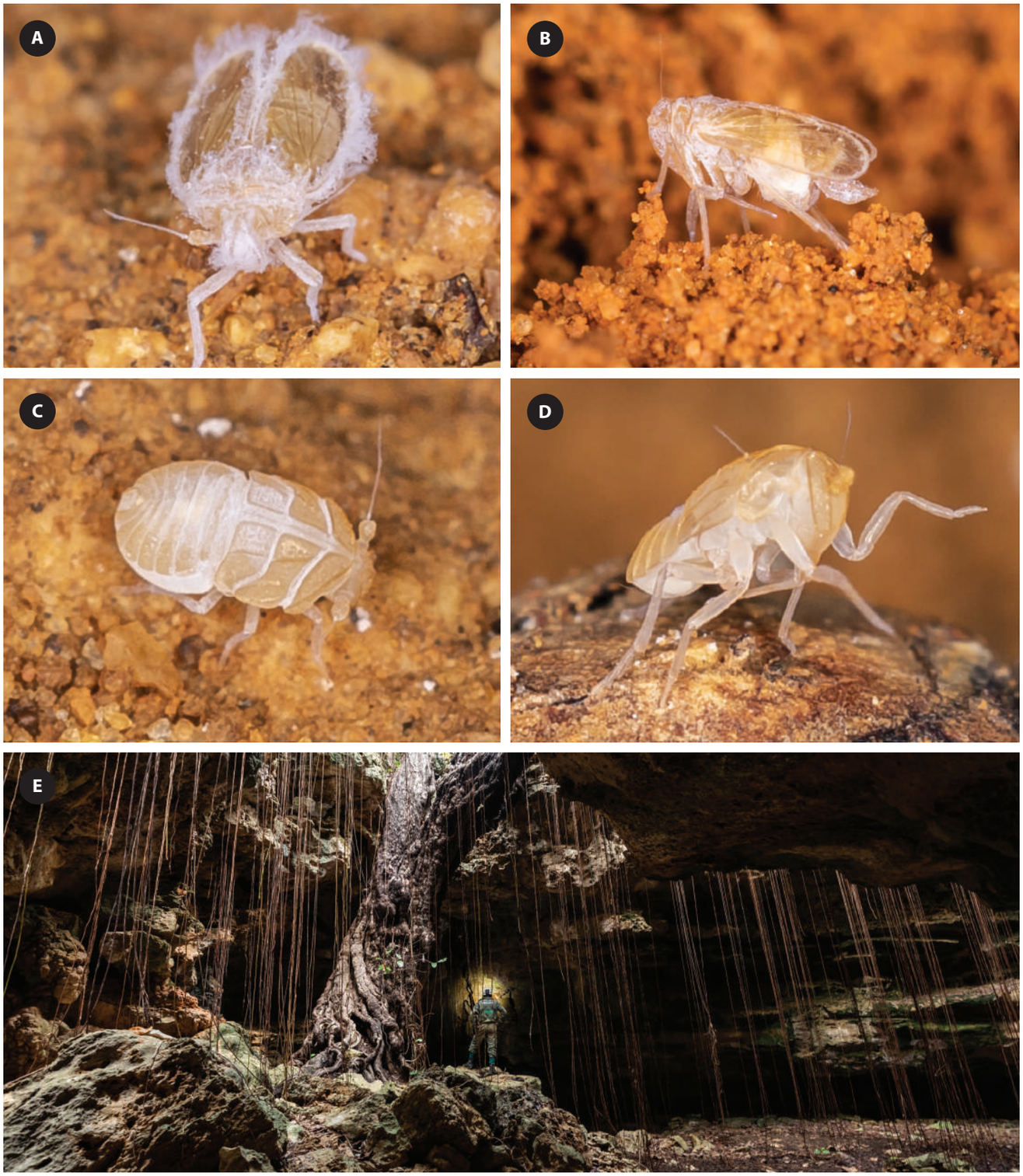


Figura 6. A) *Kinnapotiguara troglóbia* (Hoch & Ferreira, 2013). Macho em vista frontodorsal; **B)** Macho em vista lateral; **C)** Ninfa em vista dorsal; **D)** Ninfa em vista frontolateral; **E)** Caverna dos Crotes, Felipe Guerra – RN. Fotos: (Diego de M. Bento).

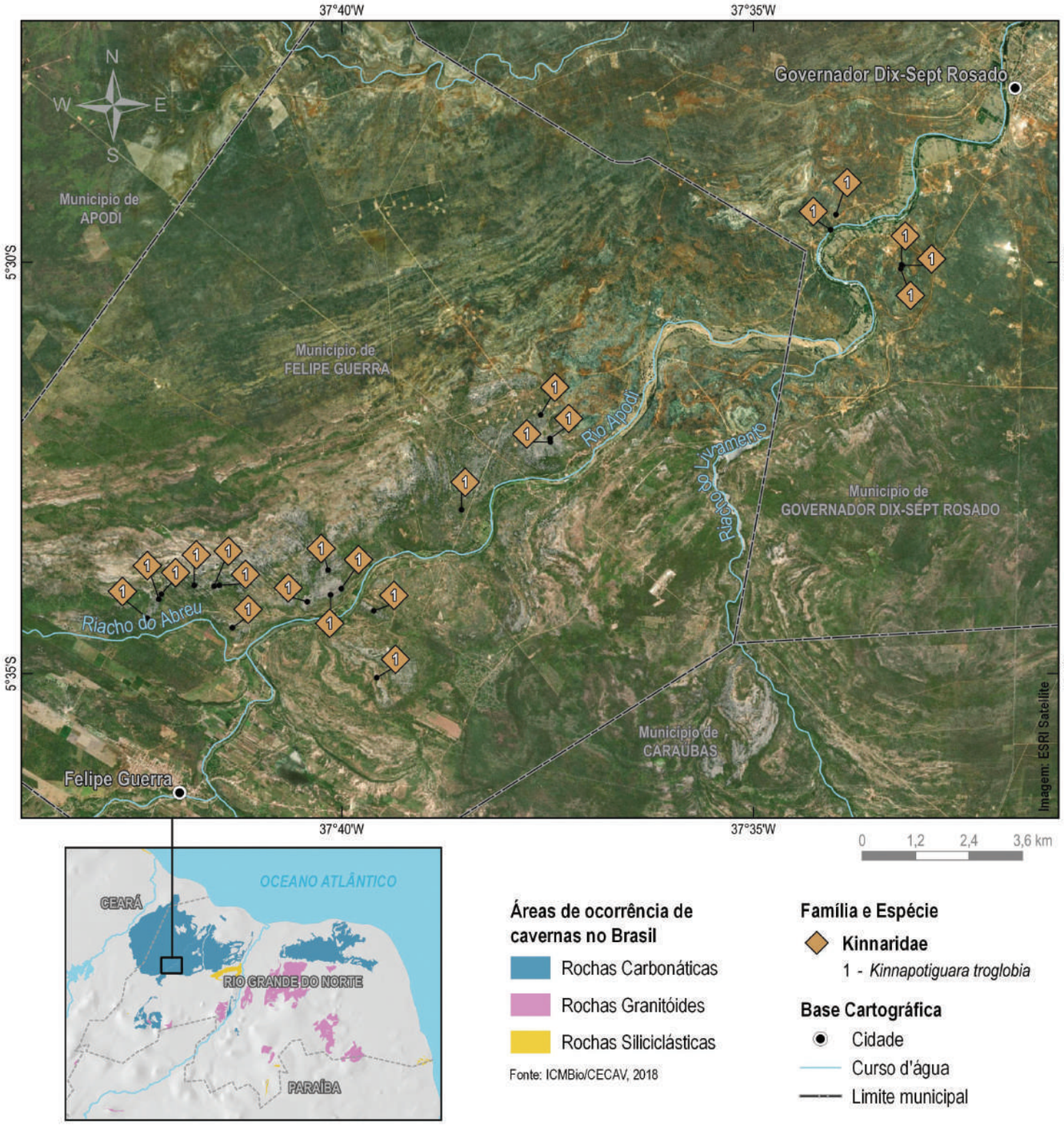


Figura 7. Distribuição de *Kinnapotiguara troglobia* (Hoch & Ferreira, 2013).

Kinnapotiguara troglobia apresenta uma distribuição relativamente ampla para uma espécie troglóbia e há populações em cavernas em ambos os lados do rio Apodi-Mossoró (uma possível barreira biogeográfica). Tendo em vista esta distribuição e a identificação de uma ligeira variação na morfologia genital masculina entre espécimes de diferentes cavernas, Hoch e Ferreira (2013) sugeriram a realização de estudos específicos (genéticos por exemplo) para avaliar se estas diferentes populações de *K. troglobia* podem representar, na verdade, um complexo de diferentes espécies muito similares morfologicamente.

De fato, estudos de filogeografia molecular em andamento indicam que *K. troglobia* pode ser um complexo de espécies (BENTO, 2021). Como especulado por Hoch e Ferreira (2013), a provável existência de um sistema de mesocavidades deve permitir a migração de indivíduos entre diferentes cavernas, mas o fluxo gênico provavelmente é mantido apenas entre populações de cavernas em um mesmo afloramento calcário (BENTO, 2021).

A maioria das cavernas onde *K. troglobia* ocorre está bem preservadas, e embora algumas sejam utilizadas para visitação turística, a visitação é esporádica e de baixa intensidade (CRUZ *et al.*, 2010; FERREIRA *et al.*, 2010; HOCH; FERREIRA, 2013). No entanto, há registro de impactos relacionados à extração de calcário e exploração de petróleo na área de distribuição conhecida para a espécie (CRUZ *et al.,* 2010, FERREIRA *et al.,* 2010). Neste contexto, os impactos relacionados à indústria da cal são particularmente preocupantes, pois o uso frequente da vegetação nativa como combustível (lenha) para operação dos fornos de calcinação pode afetar indiretamente o ambiente subterrâneo, e a extração do calcário pode levar desde a destruição do epicarste e impactos sobre a fauna associada, até a supressão de cavernas (FERREIRA *et al.,* 2010, HOCH; FERREIRA, 2013).

Tais impactos, apesar de localizados, podem levar até mesmo à extinção de linhagens geneticamente isoladas de *K. troglobia,* que podem constituir novas espécies. Nesse sentido, é recomendável o estabelecimento de uma unidade de conservação para garantir a preservação das cavernas na região oeste do Rio Grande do Norte, que abriga não apenas *K. troglobia,* mas também várias outras espécies de invertebrados troglóbios, algumas das quais são relictos (BENTO *et al.*, 2021; FERREIRA *et al.*, 2010; FISĔR *et al*., 2013; HOCH; FERREIRA, 2013; SOUZA *et al*., 2018).

Iuiuia caeca Hoch & Ferreira, 2016

Iuiuia caeca é uma espécie de cigarrinha troglóbia também pertencente à família Kinnaridae, com ocorrência em duas cavernas localizadas nos municípios de Iuiú e Malhada (Bahia). É um Kinnaridae pequeno (ca. 2.8 mm de comprimento corporal) e fortemente troglomórfico, com olhos compostos ausentes, tégmina reduzida, asas vestigiais e pigmentação corporal reduzida (Figura 8). *Iuiuia* pode ser diferenciada de todos os outros gêneros da família pela combinação única dos seguintes caracteres: vértice largo e curto; genitália masculina com segmento genital na face caudal próximo ao formato de "8"; segmento anal curto, ventralmente em cada lado com um processo comprimido distinto em forma de asa; estilos genitais delgados e estreitos, convergindo medialmente; edeago tubular robusto e periandrio com dois grandes lobos laterais.

A espécie foi originalmente descrita para a caverna Lapa do Baixão, localizada no município de Iuiú, estado da Bahia. A vegetação externa da área corresponde à formação Caatinga. A Lapa do Baixão não foi totalmente explorada, pois parte de suas galerias torna-se submersa nos períodos chuvosos. No entanto, as passagens conhecidas estendem-se por mais de 500 metros. A única entrada conhecida é relativamente pequena, o que determina grande estabilidade à atmosfera da caverna. Muito embora a descrição original mencione que a espécie é aparentemente endêmica à Lapa do Baixão, uma segunda população foi posteriormente encontrada na gruta Tapera d'Água, localizada no município de Malhada (Bahia). Destaca-se que ambas as cavernas, muito embora localizem-se em municípios distintos, pertencem ao conjunto cárstico conhecido como Serra de Iuiú, que representa um enorme afloramento carbonático contínuo. Desta forma, é plausível assumir que a espécie pode ainda ser encontrada em outras cavernas da região (mesmo que de forma pontual), especialmente naquelas localizadas na região compreendida entre as duas cavernas onde populações foram observadas.

Ambas as cavernas onde a espécie ocorre possuem muitas raízes, que são, no entanto, bem mais abundantes na Lapa do Baixão (Figura 8-E). Infelizmente, ainda não foi possível associar as raízes a nenhuma espécie da vegetação epígea, mas considerando a distância entre a superfície e as cavernas (aproximadamente 30 metros), parece provável que tais raízes pertençam a árvores com sistemas de raízes pivotantes, capazes de penetrar profundamente dentro das fendas no solo e na rocha até chegarem às câmaras das cavernas. Essas raízes abrigam uma variedade de espécies de invertebrados que se alimentam especialmente de suas partes em decomposição. No entanto, muitos Cixiidae não troglomórficos (*Pintalia* spp.) foram observados também alimentando-se de raízes, especialmente aquelas localizadas mais próximo à entrada (mas também em zonas afóticas). Espécimes de *Iuiuia caeca* foram observados preferencialmente

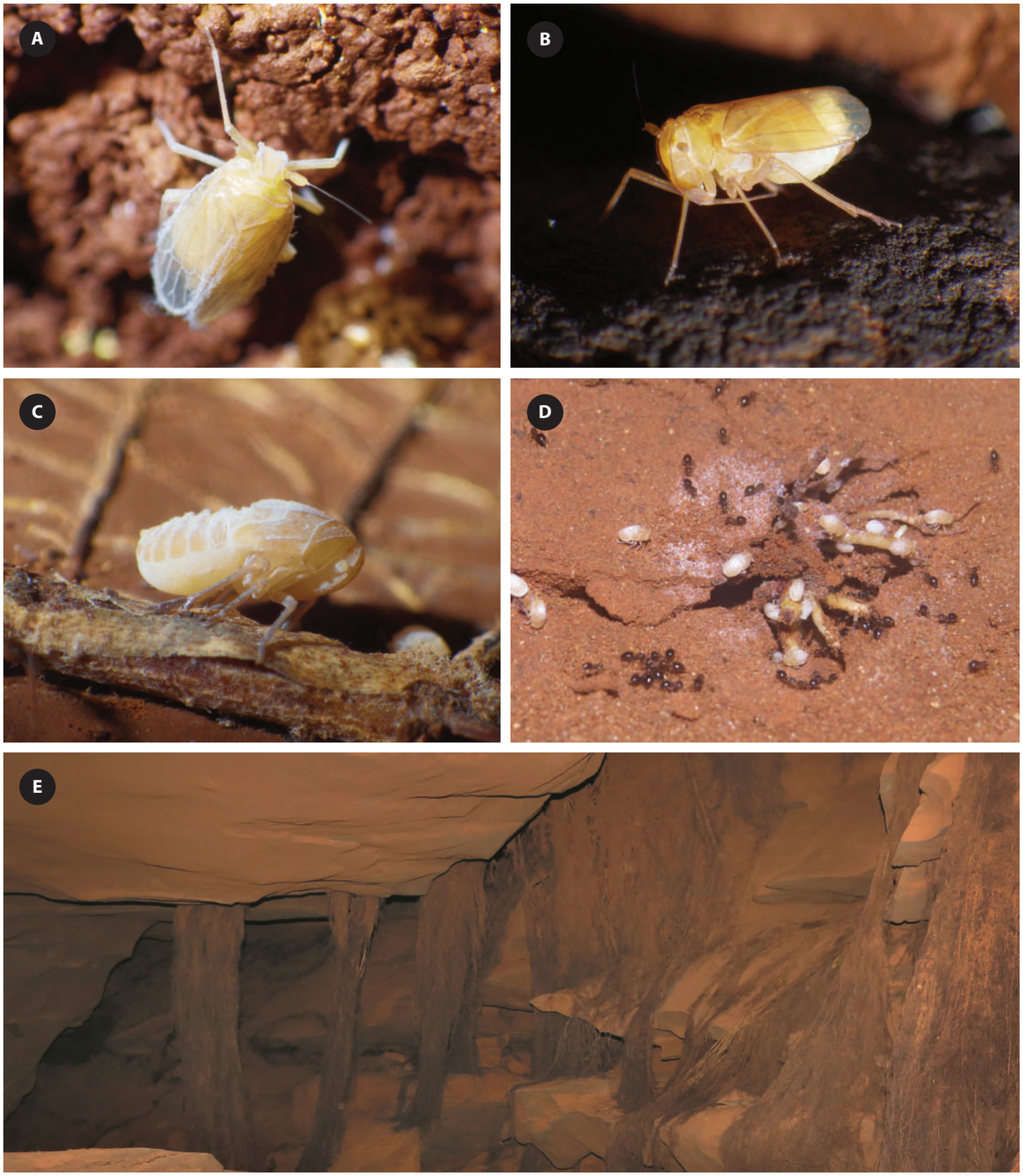


Figura 8. A) *Iuiuia caeca* Hoch & Ferreira, 2016. Fêmea em vista dorsal; **B)** Fêmea em vista lateral; **C)** Ninfa em vista lateral; **D)** Ninfas em associação com raízes; **E)** Interior da caverna Lapa do Baixão. Fotos: A, B e C (Lucas M. Rabelo); D e E (Rodrigo L. Ferreira).

em raízes presentes na zona profunda das cavernas, raramente tendo sido observados nas mesmas raízes onde ocorrem os Cixiidae não troglomórficos. A maioria dos espécimes observados em uma visita a estas cavernas são ninfas, que frequentemente concentram-se em locais próximos às extremidades das raízes em crescimento. Curiosamente, elas parecem conviver pacificamente nesses locais com outros invertebrados não troglóbios, como formigas (Figura 8-D). Espécimes adultos são mais comumente encontrados nas paredes ou sobre espeleotemas, embora também possam ser observados próximo às raízes. Predadores potenciais incluem aranhas (especialmente Ochyroceratidae), Amblypygi (*Charinus iuiu* Vasconcelos & Ferreira 2016) e uma espécie troglóbia de pseudoescorpião (*Spelaeobochica iuiu* Ratton, Mahnert & Ferreira 2012).

A área externa ao redor das cavernas onde a espécie ocorre é consideravelmente alterada por atividades antrópicas, como a agricultura e a pecuária extensiva de bovinos e caprinos. Além disso, outra grande preocupação em relação à conservação dessa espécie é que a área está sendo avaliada quanto ao seu potencial para extração de calcário. Desta forma, embora atividades de mineração ainda não ocorram na área de distribuição da espécie, é provável que tenham início em um futuro próximo, representando um risco potencial para as cavernas onde a espécie ocorre. A Ferrovia de Integração Oeste-Leste, que está sendo construída ligando o litoral brasileiro ao interior da Bahia, favorecerá o escoamento de matéria-prima (principalmente produtos agrícolas e minerais), o que certamente contribuirá para o surgimento do interesse de explorar o calcário da região.

Diante deste contexto, é recomendável, conforme também sugerido para *K. troglobia*, o estabelecimento de uma unidade de conservação para garantir a preservação das cavernas na região da Serra de Iuiú, que abriga não apenas *I. caeca,* mas também vários outros invertebrados troglóbios, muitos dos quais ainda não descritos (HOCH; FERREIRA, 2016; RATTON *et al*., 2012; SOUZA *et al.*, 2015).

Chave de identificação

A taxonomia dos fulgoroidea na América do Sul ainda é pouco explorada, sendo que muitos gêneros ainda possuem apenas a publicação das séries tipos. No Brasil, o último autor a revisar os fulgoroidea foi Baptista (2006), e embora a revisão tenha tido ênfase em Dyctiopharidae, o autor fornece uma chave de identificação das famílias atualmente alocadas em Fulgoroidea. A mais abundante família de cigarrinhas encontradas em cavernas, os Cixiidae foram revisados por Holzinger e colaboradores (2002), e os autores apresentaram uma lista com as respectivas regiões geográficas dos gêneros alocados em Cixiidae até a época, além de terem explorado melhor a morfologia da genitália feminina. Atualmente o FLOW *(Fulgoromorpha Lists On The Web)* – Hemiptera data-base abriga toda informação dos Fulgoromorpha no mundo, incluindo o Brasil. No Novo Mundo, a maior parte da informação reunida provém dos Estados Unidos, e o site em inglês "*Planthoppers of North América",* da Universidade da Delaware, abriga um grande número de informação para os Fulgoroidea, inclusive chaves e resumos para muitos gêneros de famílias que também ocorrem no Brasil. Infelizmente, para o Brasil e América do Sul não há nenhum catálogo ou banco de dados exclusivo para os fulgoroidea, embora seja um grupo muito diverso e abundante em todo o território.

Aqui iremos fornecer uma chave provisória para as principais famílias e gêneros que ocorrem em cavernas do Brasil. O status de provisória para esta chave se dá em razão do vasto material depositado em coleções científicas que ainda não foi devidamente examinado. Portanto, espera-se que a diversidade seja ainda maior.

FULGOROIDEA

1. Ocelo médio na fronte, tubérculos e cerdas nas tégminas geralmente presente. Ovipositor tubular e bastante desenvolvido geralmente ultrapassando o segmento anal ..... **Cixiidae (2)**

1'. Veias da tegmina sem tubérculos ou cerdas. Ovipositor muito reduzido. Abdome distinto..... **(3)**

2. Hábito altamente troglomórfico. Olhos ausentes. Tégminas muito reduzidas. Corpo despigmentado. Tíbia posterior com pequenos espinhos laterais. Pigóforo aproximadamente trapezoidal em vista lateral. Edeago tubular, com processo ventral comprimido surgindo próximo ao comprimento médio da haste edeagal, e margem ventral irregularmente dentada..... ***Ferricixius*** Hoch & Ferreira, 2012

2.1 Tégminas e olhos desenvolvidos, não troglomórfico. Vértice trapezoidal com dois compartimentos divididos por uma carena apical transversal. Tégminas geralmente com manchas. Células nodais com aproximadamente o mesmo tamanho e empilhadas lado a lado. Geralmente 12-13 veias atingindo a margem distal. Tíbias posteriores com espinhos laterais. Mesonoto plano em vista lateral..... ***Pintalia*** Stål, 1862

3.Tergitos 6-8 em forma de "V" (mais comum nas fêmeas). Tégminas totalmente hialinas. Até 4 células subapicais .... **Kinnaridae (4)**

3'. Pronoto moderadamente grande. Tégminas fortemente tectiformes, quando em repouso acima do abdome. Margens laterais do vértice e fronte totalmente curvas e contínuas em vista lateral. Terceiro e quinto segmentos do abdome distintos .....**(5)**

4. Tégminas e olhos desenvolvidos, não troglomórfico. Margem anterior do vértice distante do meio dos olhos. Rostro com segmento apical mais longo que o subapical. Veia transversal entre M e Cu 1 no ápice da célula basal. Edeago geralmente bulboso na base, e apice cilíndrico..... ***Oeclidius*** Van Duze, 1914

4.1 Tégminas e olhos desenvolvidos, não troglomórfico. Margem anterior do vértice ultrapassando pouco ou não ultrapassando o meio dos olhos compostos. Rostro com segmento apical mais curto do que o segmento subapical. Veia transversal entre M e Cu 1 no ápice da célula basal ausente. Edeago côncavo na base/em forma de concha ..... ***Southia*** Kirkaldy, 1904

4.2 Hábito troglomórfico. Olhos ausentes. Corpo despigmentado. Pigóforo com processos laterais na margem caudal. Segmento anal com dois processos finos. Estilos genitais distinto com três processos. Edeago sem processos laterais..... ..... ***Kinnapotiguara*** Hoch & Ferreira, 2013

4.3 Hábito troglomórfico. Olhos ausentes. Corpo despigmentado. Pigóforo com dois processos lateroventrais pequenos e "em forma de asa". Estilos genitais finos, curvados e convergindo medialmente. Edeago com dois processos laterais..... ***Iuiuia*** Hoch & Ferreira, 2016

5. Corpo comprimido. Abdome geralmente mais largo que o tórax. Segmentos basais do abdômen exibem pares de processos laterais com furos largos e evidentes..... **Achilixiidae**

5.1 Olhos e asas desenvolvidos. Vértice estreito com carena mediana ausente. Pedicelo alongado. Um par de processos laterais localizados no terceiro segmento abdominal ..... ***Bebaiotes*** Muir, 1924

Principais coleções do Brasil

Muitas espécies descritas para o Brasil durante o século XVIII e XIX estão depositadas em coleções da América do Norte e Europa. Os acervos do Smithsonian National Museum of Natural History (NMNH), Triplehorn Insect Collection (OSUC), Ohio State University, Bishop Museum (BPMNH), Honolulu, Hawaii, Naturhistoriska Riksmuseet (NHRS) e Swedish Museum of Natural History podem ser úteis para redescrições e revisões de espécies Neotropicais. A ISLA/CEBS-UFLA atualmente conta também com espécimes coletados em diversas regiões do mundo, dentre elas *Oliarius polyphemus* (Hawaii), *Tachycixius lavatubus* (Ilhas Canárias), *Confuga persephone* (Nova Zelândia), Meenoplidae (Quênia), Cixiidae (Guatemala e Japão), além de muitos espécimes das principais famílias que ocorrem em cavernas do Brasil, Achilixiidae, Cixiidae e Kinnaridae.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer profundamente aos organizadores deste livro, e especialmente ao Robson de Almeida Zampaulo por todas as sugestões e revisões para este capítulo. Ao Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS e à Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras - ISLA por todo o material gentilmente cedido para as pesquisas apresentadas aqui. E também aos demais autores Rodrigo Lopes Ferreira e Diego de Medeiros Bento por aceitarem fazer parte deste capítulo.

Referências

ASCHE, M. Preliminary thoughts on the phylogeny of Fulgoromorpha (Homoptera, Auchenorrhyncha). p. 47-53. 1987**.** *In*: AUCHENORRHYNCHA MEETING, 6, 1987, Turin, Italy. *Proceedings*…Turin, Italy: [s*.n.],* 1987.

BAPTISTA, M. S. **Taxonomia de Fulgoroidea no Brasil (Insecta: Hemiptera: Auchenorrhyncha), com ênfase em Dictyopharidae**. 2006. Tese (Doutorado em Entomologia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2006.

BARTLETT, C. R. **Planthoppers of North America, 2020**. Disponível em: https://sites.udel.edu/planthoppers/. Acesso em: jan. 2021.

BENTO, D. M.; FERREIRA, R. L.; PROUS, X.; SOUZA-SILVA, M.; BELLINI, B. C.; VASCONCELLOS, A. Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 78, n. 2, p. 61-71, 2016. DOI 10.4311/2015LSC0111.

BENTO, D. M. **Filogeografia de artrópodes troglóbios do Oeste da formação Jandaíra, Nordeste do Brasil: evolução e conectividade biológica em ambientes subterrâneos como base para ações de conservação**, 2021. 161f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2021.

BENTO, D. M.; SILVA, M. S.; VASCONCELLOS, A.; BELLINI, B. C.; PROUS, X.; FERREIRA, R. L. Subterranean "oasis" in the Brazilian semiarid region: neglected sources of biodiversity. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], p. 1-21, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1007/s10531-021-02277-6.

BOURGOIN, T. *et al.* From micropterism to hyperpterism: recognition strategy and standardized homology-driven terminology of the forewing venation patterns in planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha). **Zoomorphology**, [*s.l.*], v. 134, n. 1, p. 63-77, 2015.

BOURGOIN, T. Female genitalia in Hemiptera Fulgoromorpha, morphological and phylogenetic data. *In*: **ANNALES de la Société entomologique de France (NS)**. [*S.l.: s. n.*], 1993. p. 225-244.

BOURGOIN, T. **FLOW (Fulgoromorpha Lists on The Web)**: a world knowledge base dedicated to Fulgoromorpha. version 8, updated 07/05/2020. Disponível em: http://hemiptera-databases.org/flow/. Acesso em: 13 set. 2021.

BOURGOIN, T. Morphologie imaginale du tentorium des Hemiptera Fulgoromorpha. **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, [*s.l.*], v. 15, n. 4, p. 237-252, 1986.

BOURGOIN, T.; DEISS, V. Sensory plate organs of the antenna in the Meenoplidae-Kinnaridae group (Hemiptera: Fulgoromorpha). **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, [*s.l.*], v. 23, n. 2, p. 159-168, 1994.

BOURGOIN, T.; HUANG, J. U. Morphologie comparée des genitalia mâles des Trypetimorphini et remarques phylogénétiques (Hemiptera: Fulgoromorpha: Tropiduchidae). *In*: **ANNALES de la Société entomologique de France**. [*S.l.: s.n.*], p. 555-564. 1990.

BOURGOIN, T.; SZWEDO, J. The 'cixiid-like'fossil planthopper families. **Bulletin of Insectology**, [*s.l.*], v. 61, n. 1, p. 107-108, 2008.

CARVER, M. **Hemiptera: the insects of Australia-a textbook for students and research workers**, [*S.l.: s.n.*], 1991. p. 429-509.

CARVER, M.; GROSS, G. F.; WOODWARD, T. E. **Hemiptera (Bugs, leafhoppers, cicadas, aphids, scale insects etc.)**. [*S.l.: s.n.*], 1994. p. 316-329. Disponível em: http://hdl.handle.net/102.100.100/240828?index=1.

CEOTTO, P.;KERGOAT, G. J.; RASPLUS, J. Y.; BOURGOIN, T. Molecular phylogenetics of cixiid planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha): new insights from combined analyses of mitochondrial and nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 48, n. 2, p. 667-678, 2008.

CEOTTO, P.; BOURGOIN, T. Insights into the phylogenetic relationships within Cixiidae (Hemiptera: Fulgoromorpha): cladistic analysis of a morphological dataset. **Systematic Entomology**, [*s.l.*], v. 33, n. 3, p. 484-500, 2008.

CHINA, W. E.; FENNAH, R. G. XX: a remarkable new genus and species of fulgoroidea (Homoptera) representing a new family. **Annals and Magazine of Natural History**, [*s.l.*], v. 5, n. 50, p. 189-199, 1952.

CLARIDGE, M. F. Acoustic signals in the Homoptera: behavior, taxonomy, and evolution. **Annual review of entomology**, [*s.l.*], v. 30, n. 1, p. 297-317, 1985.

CLARIDGE, Michael F.; VRIJER, Peter W. F. Reproductive behavior: the role of acoustic signals in species recognition and speciation. *In*: **PLANTHOPPERS**. Boston, MA: Springer,1994. p. 216-233.

CRUZ, J. B.; BENTO, D. M.; BEZERRA, F. H. R.; FREITAS J. I. M.; CAMPOS, U. P. Diagnóstico Espeleológico do Rio Grande do Norte. **Revista Brasileira de Espeleologia**, [*s.l.*], v. 1, n. 1, p. 1-24, 2010.

CRYAN, J. R.; URBAN, J. M. Higher-level phylogeny of the insect order Hemiptera: is Auchenorrhyncha really paraphyletic?. **Systematic entomology**, [*s.l.*], v. 37, n. 1, p. 7-21, 2012.

DIETRICH, C. H. Keys to the families of Cicadomorpha and subfamilies and tribes of Cicadellidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha). **Florida Entomologist**, [*s.l.*], v. 88, n. 4, p. 502-517, 2005.

EMELJANOV, A. F. To the problem of division of the family Cixiidae (Homoptera, Cicadina). **Entomologicheskoe Obozrenie**, [*s.l.*], v. 68, n.1, p. 93-106. 1989. In Russian.

EMELJANOV, A. F. To the problem of division of the family Cixiidae (Homoptera, Cicadina). **Entomological Review**, [*s.l.*], v. 68, n. 4, p.54-67, 1989. English translation.

EMELJANOV, A. F. To the problem of the limits and subdivisions of the family Achilidae (Homoptera, Cicadina). **Entomologicheskoe Obozrenie**, [*s.l.*], v. 70, n.2, p. 373-393, 1991. In Russian.

EMELJANOV, A. F. To the problem of the limits and subdivisions of the family Achilidae (Homoptera, Cicadina).**Entomological Review**, [*s.l.*], v. 71, n.1, p.53-73, 1992. English translation.

EMELJANOV, A. F. Contribution to classification and phylogeny of the family Cixiidae (Hemiptera, Fulgoromorpha). Obeoesterreichisches Landesmuseum, Linz, Austria. *In*: HOLZINGER, W. (ed.). **Zikaden: Leafhoppers, Planthoppers, and Cicadas (Insecta: Hemiptera: Auchenorrhyncha)**. Denisia: [*s.n.*], 2002. v. 4, p. 103-112.

FENNAH, R. G. New and little-known neotropical Kinnaridae (Homoptera Fulgoroidea). **Proceedings of the Biological Society**, Washington, v. 93, p. 674-696, 1980.

FENNAH, R. G. The external male genitalia of Fulgoroidea (Homoptera). **Proc. Entomol. Soc. Washington**, [*s.l.*], v. 47, p. 217-229, 1945a.

FENNAH, R. G. The Fulgoroidea, or lanternflies, of Trinidad and adjacent parts of South America. **Proceedings of the United States National Museum**, [*s.l.*], v. 95, n. 3184, p. 411-520, 1945b.

FENNAH, R. G. XXII: a synopsis of the Achilixiidae of the New World (Homoptera: Fulgoroidea). **Annals and Magazine of Natural History**, [*s.l.*], v. 13, n. 99, p. 183-191, 1946.

FERREIRA, R. L., PROUS, X.; BERNARDI, L. F. O.; SOUZA SILVA, M. Fauna subterrânea do estado do Rio Grande do Norte: caracterização e impactos. **Revista Brasileira de Espeleologia**, [*s.l.*], v. 1, n. 1, p. 25-51, 2010. Título original: Subterranean Fauna of the State of Rio Grande Do Norte : Characterization and Impacts.

FERREIRA, R. L. A vida subterrânea nos campos ferruginosos. **O Carste**, [*s.l.*], v. 3, n. 17, p. 106-115, 2005.

FERREIRA, R. L.; BERNARDI, L. F. O.; SILVA, M. S. Caracterização dos ecossistemas das Grutas Aroê Jari, Kiogo Brado e Lago Azul (Chapada dos Guimarães, MT): subsídios para o turismo nestas cavidades. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, [*s.l.*], v. 9, n. 1, p. 41-58, 2009.

FIŠER, C.; ZAGMAJSTER, M.; FERREIRA, R. L. Two new Amphipod families recorded in South America shed light on an old biogeographical enigma. **Systematics and Biodiversity**, [*s.l.*], v. 11, n. 2, p. 117-139, 2013. Disponível em: https://doi.org/10.1080/14772000.2013.788579.

GRAZIA, J. *et al.* Hemiptera. *In*: **OS INSETOS DO BRASIL: diversidade e taxonomia.** Ribeirão Preto: Editora Holos, 2012. p. 348-405.

HANDLIRSCH, A. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme. II. Teil. **Annalen des naturhistorischen Museums in Wien**, [*s.l.*], p. 1-240, 1939.

HOCH, H.; WESSEL, A. Communication by substrate-borne vibrations in cave Planthoppers (Auchenorrhyncha: Homoptera: Fulgoromorpha: Cixiidae). *In*: DROSOPOULOS, S.; CLARIDGE, M. F. (ed.). **Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution**. Boca Raton, London, New York: CRC-Taylor & Francis, 2006. p 187-197.

HOCH, H.; SENDRA, A.; MONTAGUD, S.; TERUEL, S.; FERREIRA, R. L. First record of a cavernicolous Kinnaridae from the Old World (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Fulgoromorpha, Kinnaridae, Adolendini) provides testimony of an ancient fauna. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 37, p. 1, 2021.

HOCH, H. **Hidden from the light of day: planthoppers in subterranean habitats (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoromorpha)**, Denisia, v. 4, p. 139-146, 2002.

HOCH, H.; FERREIRA, R. L. *Ferricixius davidi* gen. n., sp. n.–the first cavernicolous planthopper from Brazil (Hemiptera, Fulgoromorpha, Cixiidae). **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, [*s.l.*], v. 59, n. 2, p. 201-206, 2012.

HOCH, H.; FERREIRA, R. L. *Potiguara troglobia* gen. n., sp. n.–first record of a troglobitic Kinnaridae from Brazil (Hemiptera: Fulgoromorpha). **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, [*s.l.*], v. 60, n. 1, p. 33-40, 2013.

HOCH, H.; FERREIRA, R. *Iuiuia caeca* gen. n., sp. n., a new troglobitic planthopper in the family Kinnaridae (Hemiptera, Fulgoromorpha) from Brazil. **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, [*s.l.*], v. 63, p. 171, 2016.

HOCH, H.; HOWARTH, F. Evolutionary dynamics of behavioral divergence among populations of the Hawaiian cave-dwelling planthopper *Oliarus polyphemus* (Homoptera: Fulgoroidea: Cixiidae). **Pacific Science**, [*s.l.*], v. 47, n. 4, p. 303-318, 1993.

HOCH, H.; HOWARTH, F. Multiple cave invasions by species of the planthopper genus *Oliarus* in Hawaii (Homoptera: Fulgoroidea: Cixiidae). **Zoological Journal of the Linnean**

Society, [*s.l.*], v. 127, n. 4, p. 453-475, 1999.

HOCH, H.; HOWARTH, F. Reductive evolutionary trends in two new cavernicolous species of a new Australian cixiid genus (Homoptera: Fulgroidea). **Systematic Entomology**, [*s.l.*], v. 14, n. 2, p. 179-196, 1989a.

HOCH, H.; HOWARTH, F. Six new cavernicolous cixiid planthoppers in the genus *Solonaima* from Australia (Homoptera: Fulgoroidea). **Syst Entomol.**, [*s.l.*], v. 14, p. 377-402, 1989b.

HOLZINGER, W. E.; EMELJANOV, A. F.; KAMMERLANDER, I. The family Cixiidae Spinola 1839 (Hemiptera: Fulgoromorpha) – a review. *In*: HOLZINGER, W. (ed.). **Zikaden: Leafhoppers, Planthoppers, and Cicadas (Insecta: Hemiptera: Auchenorrhyncha)**, Denisia, Linz, v. 4: p. 113-138, 2002.

HOLZINGER, W. E.; KUNZ, G. A new genus and species of Bennarellini from Costa Rica (Hemiptera: Fulgoromorpha: Cixiidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 1353, n. 1, p. 53-61, 2006.

HOWARTH, F. G. Ecology of cave arthropods. **Annual Review of Entomology**, [*s.l.*], v. 28, p. 365-389, 1983.

HOWARTH, F. G. Adaptive shifts. *In*: **ENCYCLOPEDIA of caves**. [*S.l.*]: Academic Press, 2019. p. 47-55.

HOWARTH, F. G. Cavernicoles in lava tubes on the island of Hawaii. **Science**, [*s.l.*], v. 175, n. 4019, p. 325-326, 1972.

HOWARTH, F. G. The evolution of non-relictual tropical troglobites. **Int**. **J. Speleol.**, [*s.l.*], v. 16, p. 1-16, 1987.

HOWARTH, F. G. The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. **Evolution**, [*s.l.*], v. 34, n. 2, p. 394-406, 1980.

KIRKALDY, G. W. Bibliographical and nomenclatorial notes on the Hemiptera. The Entomologist. **An illustrated Journal of Entomology**, London, v. 37, n. 3, p. 279-283, 1904.

KRAMER, J. P. Taxonomic study of the planthopper family Cixiidae in the United States (Homoptera: Fulgoroidea). **Transactions of the American Entomological Society**, [*s.l.*], p. 1-57, 1983.

LIANG, A. P. Do Achilixiidae belong to the Cixiidae? – evidence from antennal sensilla (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoroidea). *In*: INTERNATIONAL AUCHENORRHYNCHA, 10, 1999, Cardiff. **Meeting**… Wales: [*s.n.*], 6-10 Sep. 1999.

LIANG, A. P. Morphology of antennal sensillae in *Achilixius sandakanensis* Muir (Hemiptera: Fulgoromorpha: Achilixiidae) with comments on the phylogenetic position of the Achilixiidae. **The Raffles Bulletin of Zoology**, [*s.l.*], v. 49, n. 2, p. 221-225, 2001.

LIANG, Ai-Ping. Seven new species of *Kinnara* Distant (Hemiptera: Fulgoroidea: Kinnaridae), with notes on antennal sensilla and wax glands. **Zoological Studies Taipei**, [*s.l.*], v. 41, n. 4, p. 388-402, 2002.

METCALF, Z. P. Smith College, Northhampton, Massachusetts. *In*: **GENERAL Catalogue of the Hemiptera. Fascicle IV, Fulgoroidea. Part 5 Achilixiidae**. [*S.l.: s.n.*], 1945. p. 213-217.

MUIR, F. **On the Classification of the Fulgoroidea (Hompte-ra)**. [*S.l.: s.n.*], 1923a.

MUIR, F. *Achilixius*, a new genus, constituting a new family of the Fulgoroidea (Homoptera). **Philippine Journal of Science**, [*s.l.*], v. 22, n. 5, p. 483-487, 1923b.

MUIR, F. A New genus of the family Achilixiidae (Homoptera). **The Canadian Entomologist**, [*s.l.*], v. 56, n. 2, p. 33-34, 1924.

MUIR, F. A. G. On the genera of Cixiidae, Meenoplidae and Kinnaridae (Fulgoroidea, Homoptera). **Pan Pacific Entomologist**, [*s.l.*], v. 1, p. 97-110, 1925.

MUIR, F. The genus *Pintalia* Stål (Homoptera, Cixiidae). **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, [*s.l.*], v. 82, n. 2, p. 421-441, 1934a.

MUIR, F. LVIII: new and little-known Fulgoroidea (Homoptera). **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 14, n. 84, p. 561-586, 1934b.

NEI, M. *et al.* **Molecular population genetics and evolution**. North-Holland: Publishing Company, 1975.

NEI, M. Genetic distance between populations. **The American Naturalist**, [*s.l.*], v. 106, n. 949, p. 283-292, 1972.

NICKEL, H.; REMANE, R. Check list of the planthoppers and leafhoppers of Germany, with notes on food plants, diet width, life cycles, geographic range and conservation status (Hemiptera, Fulgoromorpha and Cicadomorpha). **Beiträge zur Zikadenkunde**, [*s.l.*], v. 5, p. 27-64, 2002.

O'BRIEN, L. B.; WILSON, S. W. Planthopper systematics and external morphology. **The leafhoppers and planthoppers**, [*s.l.*], v. 1985. p. 61-102.

PELLEGRINI, T. *et al.,* Linking spatial scale dependence of land-use descriptors and invertebrate cave community composition. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 18, p. 17, 2016.

PERKINS, S. A.; OUVRARD, D.; HOCH, H.; BOURGOIN, T. Singing in the Namoroka caves, first record in situ for a cave dwelling insect: *Typhlobrixia namorokensis* (Hemiptera, Fulgoromorpha, Cixiidae). **Journal of insect behavior**, [*s.l.*], v. 28, n. 6, p. 704-721, 2015.

PICKER, M. D.; SAMWAYS, M. J. Faunal diversity and endemicity of the Cape Peninsula, South Africa - a first assessment. **Biodiversity & Conservation**, [*s.l.*], v. 5, n. 5, p. 591-606, 1996.

PROUS, X.; FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Ecotone delimitation: Epigean–hypogean transition in cave ecosystems. **Austral Ecology**, [*s.l.*], v. 29, n. 4, p. 374-382, 2004.

RACOVTTZA, E. G. Essai sur les problemes biospeologiques. **Archives Zool. Exper. Gen.**,[*s.l.*], v. 4, n. 6, p. 371-488, 1907.

RATTON, P.; MAHNERT, V.; FERREIRA, R. L. A new cave-dwelling species of *Spelaeobochica* (Pseudoscorpiones: Bochicidae)

from Brazil. **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 40, n. 3, p. 274-280, 2012.

REMANE, R.; HOCH, H. Cave-dwelling Fulgoroidea (Homoptera: Auchenorrhyncha) from the Canary Islands. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 22, n. 2, p. 403-412, 1988.

ROCHA, R. P. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis avulsos de zoologia**, Brasil, v. 39, n. 6, p. 61-73, 1996.

SHCHERBAKOV, D. E. An extraordinary new family of Cretaceous planthoppers (Homoptera: Fulgoroidea). **Russian Entomological Journal**, [*s.l.*], v. 16, n. 2, p. 139-154, 2007.

SOUZA-SILVA; FERREIRA, R. L. Caracterização ecológica de algumas cavernas do Parque Nacional de Ubajara (Ceará) com considerações sobre o turismo nestas cavidades. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, [*s.l.*], v. 9, n. 1, p. 59-71, 2009.

SOUZA-SILVA; MARTINS, R. P.; FERREIRA, R. L. Cave lithology determining the structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 20, n. 8, p. 1713-1729, 2011a.

SOUZA-SILVA; NICOLAU, J. C.; FERREIRA, R. L. Comunidades de invertebrados terrestres de três cavernas quartzíticas no Vale do Mandembe, Luminárias, MG. **Espeleo-tema**, [*s.l.*], v. 22, n. 1, p. 155-167, 2011b.

SOUZA-SILVA; MARTINS, R. P.; FERREIRA, R. L. Trophic dynamics in a neotropical limestone cave. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 9, p. 127, 2011c.

SIMÕES, M. H.; SILVA, Marconi, S.; FERREIRA, R. L. Species richness and conservation of caves in the Urucuia River sub-basin, a tributary of the San Francisco River: a case study in caves of Arinos, Minas Gerais, Brazil. **Revista Brasileira de Espeleologia**, [*s.l.*], v. 2, n. 2, p. 1-17, 2013.

SIMÕES, M. H.; SILVA, M; S.; FERREIRA, R. L. Cave physical attributes influencing the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 16, p. 103, 2015.

SOUZA, S.; RIUTORT, M.; FERREIRA, R. L.; LEAL-ZANCHET, A. An integrative taxonomic approach reveals the first marine triclad (Platyhelminthes) trapped in a cave from a semiarid Neotropical environment. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 32, n. 3, p. 627-638, 2018. Disponível em: https://doi.org/10.1071/IS17062.

STÅL, C. Bidrag till Rio Janeiro-trakens Hemipterfauna. II**. K. svenska Vetensk. Akad.**, [*s.l.*], v. 3, n 6, p. 1-75, 1862.

SYNAVE, H. Un cixiide troglobie decouvert dans les galeries souterraines du systeme de Namoroka (Hemiptera-Homoptera). **Nat Malgache**, [*s.l.*], v. 2, p. 175-179, 1953.

SZWEDO, Jacek. Nymphs of a new family Neazoniidae fam. n. (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoroidea) from the Lower Cretaceous Lebanese amber. **African Invertebrates**, [*s.l.*], v. 48, n. 1, p. 127-143, 2007.

URBAN, J. M.; BARTLETT, C. R.; CRYAN, J. R. Evolution of Delphacidae (Hemiptera: Fulgoroidea): Combined-evidence phylogenetics reveals importance of grass host shifts. **Systematic Entomology**, [*s.l.*], v. 35, p. 678-691, 2010.

URBAN, J. M.; CRYAN, J. R. Evolution of the planthoppers (Insecta: hemiptera: Fulgoroidea). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 42, n. 2, p. 556-572, 2007.

VAN DUZEE, E. P. A preliminary list of the Hemiptera of San Diego County, California. **Transactions of the San Diego Society of Natural History**. San Diego, v. 2, p. 1-57, 1914.

VANDEL, A. **Biospeology: the biology of cavernicolous animals**. Oxford: Pergamon Press, 1965. p. 524.

VASCONCELOS, A. C. O.; FERREIRA, R. L. Two new species of cave-dwelling *Charinus* Simon, 1892 from Brazil (Arachnida: Amblypygi: Charinidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4312, n. 2, p. 277-292, 2017.

VIEGAS, E. F. G. *et al.* **Estudo taxonômico de Achilixiidae Muir, 1923 (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) no Brasil**. 2019. 113 f. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2019.

WESSEL, A.; ERBE, P.; HOCH, H. Pattern and Process: evolution of troglomorphy in the cave-planthoppers of Australia and Hawai'i-Preliminary observations (Insecta: Hemiptera: Fulgoromorpha: Cixiidae). **Acta carsologica**, [*s.l.*], v. 36, n. 1, 2007.

WILSON, M. R. The planthopper family Achilixiidae (Homoptera, Fulgoroidea): a synopsis with a revision of the genus *Achilixius*. **Systematic Entomology**, [*s.l.*], v. 14, n. 4, p. 487-506, 1989.

WILSON, S. W. *et al.* Evolutionary patterns of host plant use by delphacid planthoppers and their relatives. *In*: **PLANTHOPPERS**. Boston, MA: Springer, 1994. p. 7-113.

WILSON, S. W. Keys to the families of Fulgoromorpha with emphasis on planthoppers of potential economic importance in the southeastern United States (Hemiptera: Auchenorrhyncha). **Florida Entomologist**, [*s.l.*], v. 88, n. 4, p. 464-481, 2005.

XING, Ji-Chun; HOCH, H.; CHEN, Xiang-Sheng. New replacement name for the planthopper genus *Potiguara* Hoch et Ferreira, 2013 (Hemiptera: Fulgoromorpha: Kinnaridae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3734, n. 3, p. 400, 2013.

Lucas Mendes Rabelo

Diego de Medeiros Bento

Diego de Medeiros Bento

Zelurus zikani
Robson de Almeida Zampaulo

16

Hemiptera: Heteroptera

HÉLCIO R. GIL-SANTANA
Laboratório de Diptera, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz - Fiocruz

JADER OLIVEIRA
Laboratório de Entomologia em Saúde Pública, Departamento de Epidemiologia,
Faculdade de Saúde Pública, Universidade de São Paulo - USP
Laboratório de Parasitologia, Faculdade de Ciências Farmacêuticas
Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho - UNESP

FELIPE F. F. MOREIRA
Laboratório de Biodiversidade Entomológica,
Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz - Fiocruz

ROBSON DE ALMEIDA ZAMPAULO
Gerência de Espeleologia e Tecnologia – Vale
Grupo de Estudos Ambientais da Serra do Mar – GESMAR
Observatório Espeleológico - OE

Introdução geral

Heteroptera é uma das subordens da ordem Hemiptera (Insecta) cujos representantes são popularmente chamados de "percevejos". Entre os insetos de metamorfose incompleta (hemimetábolos), é o grupo com maior número de espécies. Estima-se em cerca de 37.000 a 45.000 o número de espécies já descritas (SCHAEFER; PANIZZI, 2000; SCHUH; WEIRAUCH, 2020) e em aproximadamente 25.000 o daquelas a serem descobertas (SCHAEFER; PANIZZI, 2000). No Brasil, aproximadamente 5.450 espécies de Heteroptera foram catalogadas (Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil – CTFB, disponível online: http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/). A etimologia de Heteroptera, derivada dos termos gregos hetero (= diferente) e pteron (= asa), é alusiva à estrutura das asas anteriores, os hemiélitros, que têm a metade anterior coriácea e a posterior membranosa (GRAZIA; FERNANDES, 2012), definindo uma das características de grande parte dos heterópteros. Embora em alguns a asa anterior seja completamente coriácea ou membranosa, na maior parte dos representantes da subordem ela é do tipo hemiélitro (COSTA LIMA, 1940). Uma característica proeminente do grupo compartilhada com os demais hemípteros, é a estrutura do aparelho bucal em forma de lábio segmentado, que contém as peças bucais picadoras-sugadoras. O seu aparelho bucal é especializado para picar e sugar, o que pode ter sido um dos fatores do sucesso evolutivo dos hemípteros em geral (GRAZIA *et al.*, 2012). A presença do conexivo, i.e., de margens laterais do abdome achatadas, salientando-se lateralmente em maior ou menor extensão (COSTA LIMA, 1940), é outra peculiaridade da maioria dos heterópteros que facilita o seu reconhecimento em relação a outros insetos. A metamorfose de ovo a adulto ocorre como em outros insetos hemimetábolos. Os imaturos (ninfas), após emergirem dos ovos, passam, em geral, por cinco estádios. As ninfas, embora sejam estruturalmente semelhantes aos adultos, não possuem nem genitália nem asas desenvolvidas e podem ser de coloração diversa destes. As asas só se apresentam funcionais e completamente desenvolvidas no adulto, ao passo que nas ninfas elas desenvolvem-se externamente protegidas por tecas alares, que surgem a partir do terceiro estádio ninfal, aumentando gradativamente de tamanho até o último estádio (COSTA LIMA, 1940; GRAZIA; FERNANDES, 2012).

Heteroptera são insetos terrestres, semiaquáticos ou aquáticos, com comprimento variando entre 0,5 e 110mm (GRAZIA; FERNANDES, 2012). Quanto aos hábitos alimentares, incluem principalmente grupos fitófagos, com diversas espécies de importância econômica por danos a plantas cultivadas; predadores, basicamente de outros artrópodes; e algumas poucas famílias cujas espécies são hematófagas, incluindo Triatominae (Reduviidae) ("barbeiros"), transmissores da Doença de Chagas. Atualmente, Heteroptera é dividida em sete infraordens: Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Gerromorpha, Nepomorpha, Leptodomorpha, Cimicomorpha e Pentatomomorpha (GRAZIA; FERNANDES, 2012; PANIZZI; GRAZIA, 2015; SCHUH; WEIRAUCH, 2020), com a ocorrência de 57 famílias no Brasil (CTFB).

Enquanto considera-se que nenhum outro grande grupo de insetos utiliza uma variedade grande de habitats de forma tão bem-sucedida como os heterópteros (SCHUH; WEIRAUCH, 2020), incluindo cavernas (*e.g.* KŁYS; LIS, 2013; PAPE, 2013; WYGODZINSKY, 1966), pouco tem sido registrado sobre sua biologia e ecologia nesse ambiente no Brasil (*e.g.* OLIVEIRA *et al.*, 2008; PINTO-DA-ROCHA, 1995; RESENDE *et al.*, 2016; TRAJANO, 2000). Uma das poucas exceções corresponde à publicação de Ferreira *et al.* (2016), que apresenta dados sobre a diversidade de *Zelurus* Hahn, 1826 registrados em cavernas do Brasil, bem como uma avaliação sobre a distribuição das diferentes espécies desse gênero.

Aqui, apresentamos uma síntese do conhecimento atual sobre as principais famílias de Heteroptera registradas em cavernas brasileiras, incluindo contribuições recentes. Esperamos que os conhecimentos aqui apresentados, sirvam como ponto de partida para todos os interessados no estudo deste grupo.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Heterópteros terrestres

ANTHOCORIDAE

Insetos muito pequenos (minúsculos), escuros, com aspecto achatado, ovais ou alongados. Embora sejam predadores,

podem alimentar-se de pólen e outras partes das plantas (CARPINTERO, 2015). Schuh e Weirauch (2020) apresentaram uma visão geral da família em todo o mundo, incluindo uma chave para as sete tribos, e Carpintero (2002) publicou o primeiro catálogo dedicado às espécies neotropicais. Lattin (2000) revisou as espécies que ocorrem em ecossistemas manejados. Aparentemente, são importantes no controle biológico de pragas em agroecossistemas (BORROR *et al*., 1989). No Brasil, existem cerca de 100 espécies registradas (GRAZIA; FERNANDES, 2012). Em cavernas, foram reportados por Pinto-da-Rocha (1995) e Loyola *et al*., (2007).

CYDNIDAE

Os cidnídeos são chamados de percevejos-cavadores, possuem formato ovoide e tamanho pequeno a médio. A coloração varia do preto ao marrom. Apresentam cabeça achatada e as pernas com espinhos fortes e longos, tíbias e tarsos são modificados em espécies com hábitos fossoriais, que se alimentam de raízes. Alguns cidnídeos vivem acima do solo, na vegetação, alimentando-se de sementes ou tecidos vegetais que caem (SCHAEFER, 2009; SCHWERTNER; NARDI, 2015; SCHUH; WEIRAUCH, 2020). Os cidnídeos têm distribuição mundial, estando bem representados nas regiões tropicais e temperadas. A família inclui mais de 750 espécies descritas em 93 gêneros e é dividida em seis subfamílias. Os cidnídeos nos neotrópicos são pouco conhecidos. Froeschner (1981) apresentou uma chave para a fauna sul-americana da subfamília Cydninae, a maior e mais diversa da família, com 90 gêneros e 300 espécies. Apenas dados sobre Cydnidae não identificados foram apresentados em muitos artigos acerca de cavernas brasileiras, especialmente aqueles encontrados associados com guano de morcegos frugívoros (GNASPINI NETTO 1989; PELLEGRINI; FERREIRA, 2012; PINTO-DA-ROCHA, 1995; SIMÕES *et al.,* 2015; SOUZA-SILVA; FERREIRA, 2015; SOUZA *et al.*, 2020). Em geral, tais espécies são abundantes e encontradas na superfície do solo junto a raízes e ao guano, bem como embaixo de blocos. Dias *et al.* (2018) realizaram o sequenciamento do genoma mitocondrial de uma espécie troglófila encontrada em cavernas de formação ferrífera da região de Carajás.

DIPSOCORIDAE

A família Dipsocoridae compreende os gêneros *Alpagut* Kiyak, 1995 (paleártico), *Cryptostemma* Herrich-Schäffer, 1835 (mundialmente distribuído) e *Pachycoleus* Fieber, 1860 (paleártico) e cerca de 30 espécies descritas. De acordo com Štys (1995), *Pachycoleus*, que muitas vezes foi considerado um subgênero de *Cryptostemma*, é representado na região neotropical por muitas espécies não descritas. As espécies são difíceis de distinguir, em parte devido a descrições originais mal ilustradas que carecem de detalhes sobre características genitais importantes (WEIRAUCH; FERNANDES, 2015). A descrição excepcionalmente bem ilustrada de Wygodzinsky (1952) de *C. haywardi* Wygodzinsky, 1952 é uma exceção. Diante desse contexto, Pinto da Rocha (1995) e Cordeiro *et al*. (2014) relataram a ocorrência da família em cavernas e não avançaram na identificação específica.

ENICOCEPHALIDAE

Esta família inclui a maior parte dos gêneros e espécies de Enicocephalomorpha descritos e a maior parte de espécimes depositados em coleções. As espécies são pequenas (de 2 a 15mm de comprimento) e, em geral, de cor variando do amarelo uniforme ou marrom ao preto de tons opacos (com exceções) (ŠTYS, 1995). Em todo o mundo, Enicocephalidae compreende cerca de 300 espécies descritas, que são classificadas em 47 gêneros e cinco subfamílias (ŠTYS, 1995, 2002). Štys (2008) indicou que pelo menos 30 gêneros e centenas de novas espécies permanecem não descritas até agora (FERNANDES; WEIRAUCH, 2015). Uma chave para as subfamílias de Enicocephalidae foi fornecida por Štys (1995). Essa família já foi relatada em cavernas por Bernardi *et al*. (2012), Pinto da Rocha (1995) e Silva *et al*. (2020), porém nenhum espécime foi identificado no nível de espécie.

LYGAEIDAE

Apresentam entre 1,2–12 mm de comprimento, com variações em forma e cor, existindo padrões que vão do marrom ao preto, exibindo, em alguns casos, coloração aposemática. Baranowski e Slater (2005) publicaram uma chave para as 10 sub-

famílias. No Brasil, 120 espécies e 58 gêneros estão registrados (GRAZIA; FERNANDES, 2012). Em um levantamento em seis cavernas no Parque Estadual do Sumidouro (Pedro Leopoldo, Minas Gerais), Iniesta *et al.* (2012) relataram o encontro da família com uma amostragem de seis indivíduos.

REDUVIIDAE

Trata-se da segunda maior família de Heteroptera, com aproximadamente 7.000 espécies descritas em todo mundo (MALDONADO, 1990; SCHUH; WEIRAUCH, 2020; WEIRAUCH *et al.*, 2014). Desse total, cerca de 11% (~ 800) estão catalogadas para o Brasil (CTFB). Com exceção de Triatominae hematófagos, os demais reduviídeos são considerados predadores de outros artrópodes. São muito variáveis em tamanho, conformação do corpo e dos apêndices, desde algumas espécies de *Empicoris* Wollf, 1811 (Emesinae), com apêndices delicados e com somente 3mm de comprimento total, até diversas espécies de corpo robusto, que podem atingir 40mm de comprimento (SCHUH; WEIRAUCH, 2020; WYGODZINSKY, 1966). Características diagnósticas para Reduviidae incluem: olhos usualmente grandes; ocelos geralmente presentes; lábio geralmente curvo e robusto, mas podendo ser reto e/ou fino, com três segmentos visíveis (exceto em Hammacerinae que tem quatro); prosterno com sulco estridulatório (stridulitrum); membrana do hemiélitro geralmente com duas ou três células alongadas; e fossa esponjosa presente na extremidade ventral das tíbias anteriores e médias em muitos táxons (GIL-SANTANA *et al.*, 2015; SCHUH; WEIRAUCH, 2020). Entre estas características, o sulco estridulatório é diagnóstico de Reduviidae há bastante tempo (*e.g.* COSTA LIMA, 1940), sendo particularmente útil para separá-los de heterópteros de outras famílias por não especialistas (HRG-S, obs. pess.).

Atualmente, 24 subfamílias de Reduviidae são reconhecidas como válidas (SCHUH; WEIRAUCH, 2020), das quais 20 são representadas na região neotropical (GIL-SANTANA *et al*., 2015) e 18 no Brasil (CTFB). As chaves mais recentes para subfamílias de Reduviidae são as de Forero (2004), abrangendo a região neotropical; a de Grazia e Fernandes (2012) para o Brasil; e as de Weirauch *et al*. (2014) e Schuh e Weirauch (2020), para as do mundo todo. As duas últimas, pelas ilustrações que as acompanham, facilitam o entendimento das dicotomias. A consulta a Gil-Santana *et al*. (2015a) permite o acesso a chaves de identificação para os gêneros de diversas subfamílias ou informações respectivas para tanto e a sumários acerca da taxonomia e biologia dos reduviídeos neotropicais. O catálogo taxonômico geral de Reduviidae é o de Maldonado (1990), que abrange toda a fauna mundial, enquanto para o Brasil, o CTFB permite a consulta a dados faunísticos atualizados. Entre os reduviídeos encontrados em cavernas no Brasil, o maior número de espécies pertence às subfamílias Emesinae e Reduviinae. Representantes de Ectrichodiinae, Triatominae e Saicinae também têm sido registrados, como apresentado a seguir:

Ectrichodiinae

Atualmente, nas Américas são reconhecidos 24 gêneros, incluindo mais de uma centena de espécies de Ectrichodiinae (GIL-SANTANA *et al.*, 2015, 2020a; FORTHMAN; WEIRAUCH, 2017) dentre os quais 16 gêneros e pouco mais de 60 espécies foram registrados para o Brasil (CTFB). Os gêneros encontrados no Brasil podem ser identificados pela chave apresentada por Gil-Santana *et al.* (2015) ou pela mais atualizada de Gil-Santana *et al*. (2020a). Os representantes de Ectrichodiinae podem ser facilmente reconhecidos por terem o escutelo bífido (*e.g.* Figura 1B), tegumento todo ou em maior parte glabro (*e.g.* Figura 1A-C), com muitas espécies apresentando padrões aposemáticos, de cores brilhantes (*e.g.* Figura 1A). Em muitas espécies, as fêmeas têm as asas reduzidas de tamanho (*e.g.* Figura 1A), em graus variáveis ou ausentes. Os escassos dados de biologia sugerem que Ectrichodiinae sejam predadores especializados de diplópodes (Gil-Santana *et al*., 2015). Os gêneros com maior número de espécies, incluindo as mais comuns, são *Brontostoma* Kirkaldy, 1904, *Pothea* Amyot & Serville, 1843 e *Rhiginia* Stål, 1859 (CTFB; COSTA LIMA, 1940a). Pertencem também a estes gêneros as espécies já encontradas em cavernas cujo registro foi realizado pelo autor-júnior (RAZ) e são apresentadas aqui pela primeira vez na literatura: *B. trux* (Stål, 1859) (Figura 1A) – a fêmea desta figura apresenta coloração com variação bem pronunciada, mas mesmo assim a consideramos como sendo dessa espécie). Outro espécime com coloração peculiar de *B. trux* também já foi coletado por RAZ; *P. furtadoi* Gil-Santana & Costa, 2005 (Figura 1B) e *R. atripennis* (Walker, 1873). Ressalte-se que todas estas espécies são conhecidas, primariamente, de ambientes abertos (*e.g.* GIL-SANTANA *et al.,* 2013; GIL-SANTANA, 2014; HRG-S obs. pess.).

Emesinae

O corpo e pernas alongadas e relativamente finas, em conjunto com o aspecto das pernas anteriores raptoriais, que lembram as dos mantídeos ("louva-a-Deus"), características apresentadas pela maior parte dos emesíneos, facilita diferenciá-los de outros reduviídeos (Figura 1D-L). Também é digno de nota que os emesíneos são um dos exemplos de heterópteros em que a asa anterior é inteiramente membranosa, sem a estrutura de hemiélitro. No Brasil, registraram-se quase 90

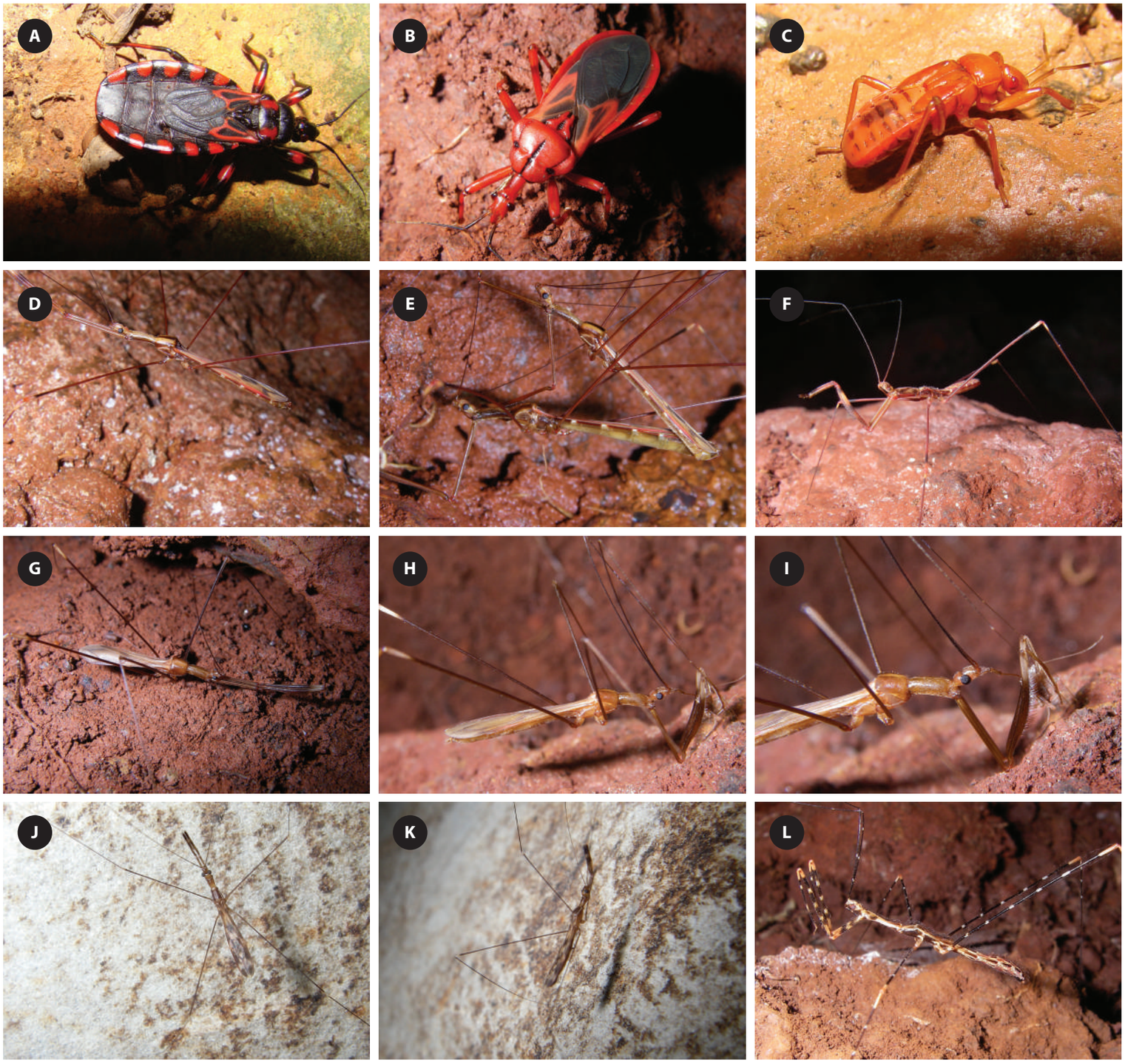


Figura 1. A) *Brontostoma* cf. *trux* (Stål, 1859), fêmea; **B)** *Pothea furtadoi* Gil-Santana & Costa, 2005, fêmea; **C)** Ninfa de Ectrichodiinae de espécie não identificada; **D-F)** *Phasmatocoris catarinae* Gil-Santana, 2015, **D)** adulto, **E)** casal em cópula, ninfa; **G-I)** *Phasmatocoris galvaoi* Gil-Santana, 2015, **G)** adulto, **H-I)** Adulto em predação, I – detalhe; **J-K)** *Ploiaria* sp., adulto em repouso, **J)** vista dorsal, **K)** vista lateral; **L)** Emesinae sp., vista lateral. Fotos: (Robson de A. Zampaulo).

espécies incluídas em 17 gêneros (CTFB). Muitas espécies de Emesinae são ocasionalmente ou frequentemente encontradas em cavernas (WYGODZINSKY, 1966), sendo variável o grau de adaptação e a frequência ou a exclusividade das espécies em relação a esse habitat. *Mayemesa lapinhaensis* (Wygodzinsky, 1950), por exemplo, originalmente conhecida somente de cavernas (WYGODZINSKY, 1966), foi encontrada posteriormente tanto em ambientes completamente dissociadas das mesmas (GIL-SANTANA *et al*., 1999), como novamente em cavernas (HRG-S, obs. pessoal). Um sumário atualizado da literatura mundial, incluindo uma discussão sobre o conhecimento da ecologia e biologia de emesíneos encontrados ou que vivem em cavernas, foi apresentado por Pape (2013). No Brasil, espécies de *Dohrnemesa* Wygodzinsky, 1945, *Phasmatocoris* Breddin, 1904 (Figura 1D-I) e *Ploiaria* Scopoli, 1786 (Figura 1J-K) são frequentes em cavernas, com alguns dos dois primeiros gêneros descritos e só conhecidos desse ambiente até o momento, como por exemplo *Ph. catarinae* Gil-Santana, 2015 e *Ph. galvaoi* Gil-Santana, 2015 (*e.g.* GIL-SANTANA *et al*., 2007; GIL-SANTANA 2015; GIL-SANTANA; FERREIRA, 2016, 2017), enquanto que de *Ploiaria*, há pelo menos duas espécies comuns em cavernas que aguardam identificação, sendo possivelmente novas (HRG-S, obs. pessoal) (*e.g.*, Figura 1J-K). Em geral, imaturos de diferentes estágios de Emesinae podem ser encontrados associados a serrapilheira no piso de cavernas em zonas de entrada e disfóticas, onde provavelmente encontram alimento em abundância. Por sua vez, em geral, os adultos ou últimos instares são mais frequentemente observados juntos a paredes e ao teto de cavernas, em especial em áreas predominantemente secas. Estes reduviídeos são frequentemente registrados alimentando-se de dípteros (*e.g.* Psychodidae), larvas de coleópteros, aranhas, grilos imaturos, entre outros artrópodes de pequeno porte. Emesíneos também podem ser encontrados associados a aranhas dos gêneros *Loxosceles* Heineken & Lowe, 1832 e *Mesabolivar* González-Sponga, 1998, podendo apresentar comportamento cleptoparasita (RESENDE *et al*., 2016).

Reduviinae

Reduviinae inclui nove gêneros no Brasil, com cerca de uma centena de espécies (CTFB; GIL-SANTANA *et al.*, 2015), dos quais *Zelurus* é o mais diverso, com quase 90 espécies registradas no país. Ferreira *et al*. (2016) apresentaram uma síntese das numerosas referências taxonômicas sobre as espécies de *Zelurus*, sendo este um dos táxons cavernícolas mais ubíquos no Brasil. Neste trabalho, os autores apresentaram uma relação de dez espécies de *Zelurus* registradas em cavernas brasileiras, entre as quais estão ilustradas neste capítulo *Z. diasi* (Costa Lima, 1940) (Figuras 2A-B), *Z. sipolisi* (Fallou, 1889) (Figura 2C), *Z. zikani* (Costa Lima 1940) (Figuras 2D-E) e *Z. festivus* (Stål, 1859) (Figura 2F). Acrescentamos ainda a ocorrência de *Z. circumcinctus* (Hahn, 1825) e *Z. pintoi* (Costa Lima, 1940), atualizando para 12 as espécies registradas em caverna brasileiras.

Vale destacar que as ninfas conhecidas desse gênero apresentam coloração críptica em relação ao substrato, apresentando-se amiúde recobertas por partículas do solo ou mesmo outras estruturas do ambiente (*e.g.* líquens) (Figuras 9A-D), o que incrementa esta camuflagem. Já os adultos parecem ser miméticos de vespas do gênero *Pepsis* Fabricius, 1804 (Hymenoptera: Pompilidae), tanto pela coloração e forma do corpo (HOGUE, 1993), quanto pelo movimento que executam ao voarem (COSTA LIMA, 1940b). São predadores generalistas, de hábitos noturnos e bastante agressivos (GROSSI *et al.,* 2012; SCHUH; WEIRAUCH, 2020).

Em geral, as ninfas são encontradas em grande quantidade na zona de entrada de cavernas predominantemente secas, enquanto os adultos são relativamente raros nestes ambientes. Uma das hipóteses plausíveis é que cavernas funcionem como locais de reprodução e desenvolvimento das formas imaturas, uma vez que pressões seletivas diferentes do ambiente epígeo (*e.g.* menor abundância de predadores, ausência de luminosidade e condições microclimáticas específicas) poderiam favorecer o sucesso reprodutivo das inúmeras espécies deste gênero.

Formas adultas de *Zelurus* sp. foram registradas como predadoras de opiliões (*Goniosoma* sp., Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae) em quase todas as cavernas pesquisadas no estudo de Machado *et al*. (2003), enquanto *Serracutisoma spelaeum* (Mello-Leitão, 1933 [citado como *Goniosoma spelaeum*]) foi observado como presa de *Zelurus travassosi* (Costa Lima, 1940). Esta última espécie foi considerada o mais importante predador do trogloxeno *S. spelaeum* no estado de São Paulo e do troglófilo *Daguerreia inermis* Soares & Soares, 1947 (Opiliones, Gonyleptidae), no estado do Paraná (MACHADO *et al*., 2003). Já as formas imaturas apresentam um grande repertório de presas, podendo alimentar-se de grilos, larvas de coleópteros, dípteros, aranhas, entre outros.

Saicinae

No Brasil, ocorrem sete gêneros e 22 espécies de Saicinae (CTFB; GIL-SANTANA *et al*., 2015, 2020b). Pouco se sabe sobre a biologia de seus representantes, os quais são geralmente coletados por atração luminosa (SCHUH; WEIRAUCH, 2020). Os dados de biologia do grupo para as Américas foram sumarizados por Gil-Santana *et al*. (2010), enquanto Gil-Santana *et al.,* (2020b), baseando-se em ninfas e adultos encontrados em uma única caverna no estado do Tocantins, descreveram um

novo gênero e espécie de Saicinae, *Quasitagalis* Gil-Santana, Oliveira & Zampaulo, 2020 e *Q. afonsoi* Gil-Santana, Oliveira & Zampaulo, 2020, registrando pela primeira vez uma espécie desta subfamília como habitante de cavernas nas Américas.

Triatominae

Os triatomíneos destacam-se dentre os Reduviidae por alimentarem-se de sangue de vertebrados em todas as suas fases de vida e por serem vetores do protozoário *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909), agente etiológico da doença de Chagas, patologia que ainda é de significativa importância em saúde pública na América Latina (MONTEIRO *et al*., 2018). Várias espécies de Triatominae têm sido coletadas ou encontradas em cavernas (LENT; WYGODZINSKY, 1979). A etimologia de *Cavernicola* Barber, 1937 reflete a especialização para viver em cavernas da espécie para a qual o gênero foi descrito, *C. pilosa* Barber, 1937, de larga distribuição geográfica na América do Sul e encontrada principalmente em cavernas habitadas por morcegos (OLIVEIRA *et al.*, 2008; GALVÃO; GONÇALVES, 2014; GALVÃO, 2020). *Panstrongylus geniculatus* (Latreille, 1811) (Figuras 2J-L) é uma das espécies de triatomíneos relativamente comuns e com maior distribuição geográfica nas Américas do Sul e Central, e encontrada em diversos habitats, entre os quais se incluem cavernas com colônias de morcegos (LENT; WYGODZINSKY, 1979) ou cavernas em geral (GALVÃO; GONÇALVES, 2014). Outra espécie que ocorre no Brasil e já registrada em cavernas é *Eratyrus mucronatus* Stål, 1859 (GALVÃO; GONÇALVES, 2014; GALVÃO, 2020).

Reduviídeos de outras subfamílias

Além de representantes das subfamílias relacionadas acima, que são as de maior frequência, registramos o encontro de Reduviidae de outras subfamílias (HRG-S obs. pess.), e. g. *Apiomerus* sp. (ninfa) (Harpactorinae; Apiomerini) e *Vescia* sp. (Vesciinae) (Figura 2 I).

THYREOCORIDAE

Membros de Thyreocoridae (= Corimelaenidae) são conhecidos como percevejos negros. A família divide-se em Thyreocorinae e Corimelaeninae, esta última representada na região Neotropical. São relativamente pequenos e de cor escura, com corpo oval-alongado e escutelo grande (GRAZIA; FERNANDES, 2012). *Galgupha* Amyot & Serville, 1843 é o gênero neotropical mais diverso, com 155 espécies em 15 subgêneros. Cerca de 160 espécies da família são registradas na região Neotropical, mas sua biologia é pouco conhecida. Os percevejos negros são fitófagos, alimentando-se de flores e frutos em desenvolvimento ou maduros (MATESCO; GRAZIA, 2015). Apesar de ocorrerem em muitas lavouras, são considerados pragas menores em pomares e não são mencionados entre os heterópteros de importância econômica (SCHAEFER; PANIZZI, 2000). Em cavernas, foi encontrada uma espécie por Simões *et al*. (2015), no estado de Minas Gerais, em um estudo sobre a influência de atributos físicos das cavernas em relação a estrutura e composição das comunidades de invertebrados cavernícolas.

TINGIDAE

Os tingídeos, conhecidos como "percevejos rendados" (*lace bugs*), são insetos delicados e pequenos, que apresentam um crescimento do pronoto e das asas anteriores com aspecto rendado. A família é dividida em três subfamílias (Tinginae, Cantacaderinae e Vianaidinae), todas representadas na região neotropical (SCHUH *et al.*, 2006, GUIDOTI *et al.,* 2015). Atualmente, há cerca de 300 gêneros e 2.500 espécies nesta família, com 70 gêneros e 600 espécies nos neotrópicos. Poucas espécies foram estudadas nesta região com relação à sua biologia, como *Corythaica cyathicollis* (Costa, 1864) (KOGAN, 1960) e *Leptopharsa heveae* Drake & Poor, 1935 (Cividanes *et al.,* 2004), ambas de importância econômica. Com relação a espécies encontradas em cavernas, existe apenas um registro de ninfas de quinto instar e machos de *Thaumamannia vanderdrifti* Van Doesburg, 1977 em cavernas da formação ferrífera da Floresta Nacional de Carajás, no Município de Parauapebas, estado do Pará (GUIDOTI *et al*., 2014). Apesar de existirem outros registros para a família no estado de Minas Gerais (dados não publicados), tais espécimes são considerados relativamente raros em cavernas do Brasil de forma geral.

Heterópteros aquáticos e semiaquáticos

Percevejos aquáticos e semiaquáticos são bem menos diversos que seus parentes terrestres, mas correspondem a quase 5.000 espécies distribuídas nas infraordens Leptopodomorpha (ca. 380), Gerromorpha (ca. 2.100) e Nepomorpha (ca. 2.300) (POLHEMUS; POLHEMUS, 2008). A fauna de Leptopodomorpha do Brasil é pobremente conhecida, com registros escassos de apenas 10 espécies da família Saldidae (CTFB), nenhum dos quais foi baseado em espécimes coletados em cavernas. Registros nesses ambientes no Brasil também são relativamente raros para Gerromorpha e Nepomorpha, sendo mais abundantes no caso da primeira infraordem. Pinto-da-Rocha (1995) sumarizou registros em cavernas do Brasil das famílias Gerridae, Veliidae

Figura 2. A-B) *Zelurus diasi* (Costa Lima, 1940), adulto, **A)** vista dorsal, **B)** detalhe, vista lateral; **C)** *Zelurus sipolisi* (Fallou, 1889), adulto, vista frontal; **D-E)** *Zelurus zikani* (Costa Lima, 1940), **D)** adulto, vista dorsal, **E)** casal em cópula; **F)** *Zelurus festivus* (Stål, 1859); **G)** *Zelurus cf. flavipennis* (Mayr, 1865), vista dorsolateral; **H)** *Zelurus* sp., vista dorsal; **I)** *Vescia* sp., vista dorsal; **J-L)** *Panstrongylus geniculatus* (Latreille, 1811), adultos, **J)** vista dorsal, **K)** lateral, **L)** ninfa, parcialmente coberta com detritos do solo. Fotos: (Robson de A. Zampaulo).

(Gerromorpha), Belostomatidae e Naucoridae (Nepomorpha), porém nenhum com identificação em nível de espécie.

GERROMORPHA

Gerromorfos são percevejos semiaquáticos e, na maioria das espécies, passam quase todo o período ativo de vida na superfície ou nas margens de corpos d'água doce. Algumas outras, porém, são secundariamente terrestres, ocupam habitats marinhos costeiros, ou até mesmo o oceano aberto (MOREIRA 2015). A infraordem é dividida em oito famílias, das quais Gerridae, Hebridae, Hydrometridae, Mesoveliidae e Veliidae são registradas no Brasil. Até o momento, 243 espécies foram registradas no país (CTFB), das quais 15 já foram reportadas em cavernas.

Brachymetra albinervus (Amyot & Serville, 1843) (Gerridae: Charmatometrinae) (Figura 3A), de ampla distribuição no neotrópico, foi registrada na Caverna dos Troncos, Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, estado de Minas Gerais (MONTE; BICHUETTE, 2020), e no Duto do Quebó, município de Nobres, estado de Mato Grosso (MAGALHÃES *et al.*, 2021). Esta espécie é muito comum, abundante e, geralmente, vive em riachos com fundo arenoso, sendo encontrada, ocasionalmente, em cavernas e nas suas proximidades. *Cylindrostethus palmaris* Drake & Harris, 1934 (Gerridae: Cylindrostethinae) (Figuras 3B-C) tem preferências de habitat similares a *B. albinervus* e foi recentemente registrada na Gruta do Catão, município de São Desidério, estado da Bahia, e no Duto do Quebó, mencionado anteriormente (MAGALHÃES *et al.,* 2021). Trata-se da espécie mais comum de *Cylindrostethus* na América do Sul e a única que possui adultos alados, o que pode estar relacionado com sua ampla área de distribuição.

Em Hydrometridae, dois gêneros monotípicos foram recentemente descritos com base em espécimes troglóbios. Ambos foram alocados provisoriamente na subfamília Hydrometrinae com base na articulação apical entre os antenômeros I e II. *Cephalometra pallida* Polhemus & Ferreira, 2018 (Figura 7D) ocorre na Gruta da Natividade, estado de Tocantins, enquanto *Spelaeometra gruta* Polhemus & Ferreira, 2018 (Figuras 7B-C) foi coletada em quatro cavernas do Parque Nacional Cavernas do Peruaçu (POLHEMUS; FERREIRA, 2018).

Mesovelia amoena Uhler, 1894 (Mesoveliidae: Mesoveliinae) (Figura 4A) ocorre ao longo de quase todo o continente americano e ainda foi introduzida no Havaí (DAMGAARD *et al.,* 2012). No Brasil, esta espécie foi registrada uma vez em cavernas, com base em material de São Desidério, assim como *C. palmaris* mencionada anteriormente (CORDEIRO; MOREIRA, 2015).

O maior número de espécies de Gerromorpha registrado em cavernas do Brasil ocorre na família Veliidae. *Microvelia ayacuchana* Drake & Maldonado, 1952 (Veliidae: Microveliinae) (Figura 4B) foi registrada a partir de material coletado em poças de uma caverna no município de Canaã dos Carajás, estado do Pará (MOREIRA; CAMPOS, 2012). Geralmente, representantes dessa espécie vivem nas margens em poças laterais a cachoeiras, correndo para a terra quando perturbados. Já *Microvelia ioana* Drake & Hottes, 1952 (Figuras 6E-F), endêmica da Mata Atlântica, foi registrada na Gruta do Saco Grande, Município de Florianópolis, estado de Santa Catarina (MAGALHÃES *et al.,* 2021).

Rhagovelia kararao Floriano & Moreira, 2015 (Veliidae: Rhagoveliinae) (Figuras 4C-D) foi descrita a partir de material coletado em duas cavernas, uma em Altamira e outra em Vitória do Xingu, estado do Pará, e ainda não registrada novamente. Espécimes desse gênero geralmente são coletados em ambientes lóticos abertos de corrente moderada a forte, mas a espécie acima foi encontrada em cavernas de arenito, em águas de corrente lenta (FLORIANO; MOREIRA 2015). *Rhagovelia robusta* Gould, 1931 (Figuras 3F-G) e *R. whitei* (Breddin, 1898) (Figuras 6A-B), mais amplamente distribuídas no centro-sul da América do Sul, foram registradas em cavernas dos estados de Mato Grosso e de Minas Gerais (CORDEIRO; MOREIRA, 2015; MAGALHÃES *et al.*, 2021; TAYLOR; FERREIRA, 2012), mas são muito mais comuns em ambientes abertos. *Rhagovelia henryi* Polhemus, 1997 (Figuras 3D-E), por sua vez, é encontrada exclusivamente na Mata Atlântica e, recentemente, foi registrada pela primeira vez em cavernas, a partir de material coletado no município de Iporanga, estado de São Paulo (MAGALHÃES *et al.,* 2021).

No gênero *Paravelia* Breddin, 1898 (Veliidae: Veliinae), duas espécies foram descritas e, até o momento, encontradas somente em cavernas. *Paravelia cunhai* Rodrigues & Moreira, 2016 (Figuras 5A-B) foi coletada neste tipo de ambiente nos municípios de Canaã dos Carajás e Vitória do Xingu, Pará (Rodrigues & Moreira 2016a), enquanto *P. digitata* Rodrigues & Moreira, 2016 (Figuras 6C-D) foi coletada em uma série de cavernas da Bahia e do Rio Grande do Norte (MAGALHÃES *et al.*, 2021; RODRIGUES; MOREIRA, 2016b). Entretanto, não há na morfologia desses animais indicativos de restrição a ambientes subterrâneos. *Paravelia polhemusi* Rodrigues, Moreira, Nieser, Chen & Melo, 2014 (Figura 5C) e *P. splendoris* (Drake & Harris, 1933) (Figura 5D), por sua vez, já foram registradas no Brasil tanto em cavernas quanto em ambientes abertos (DIAS-SILVA *et al.*, 2013; RODRIGUES *et al.*, 2014; RODRIGUES; MOREIRA, 2016b; RODRIGUES; ÁLVAREZ-ARANGO, 2019; FRANCO *et al*., 2020).

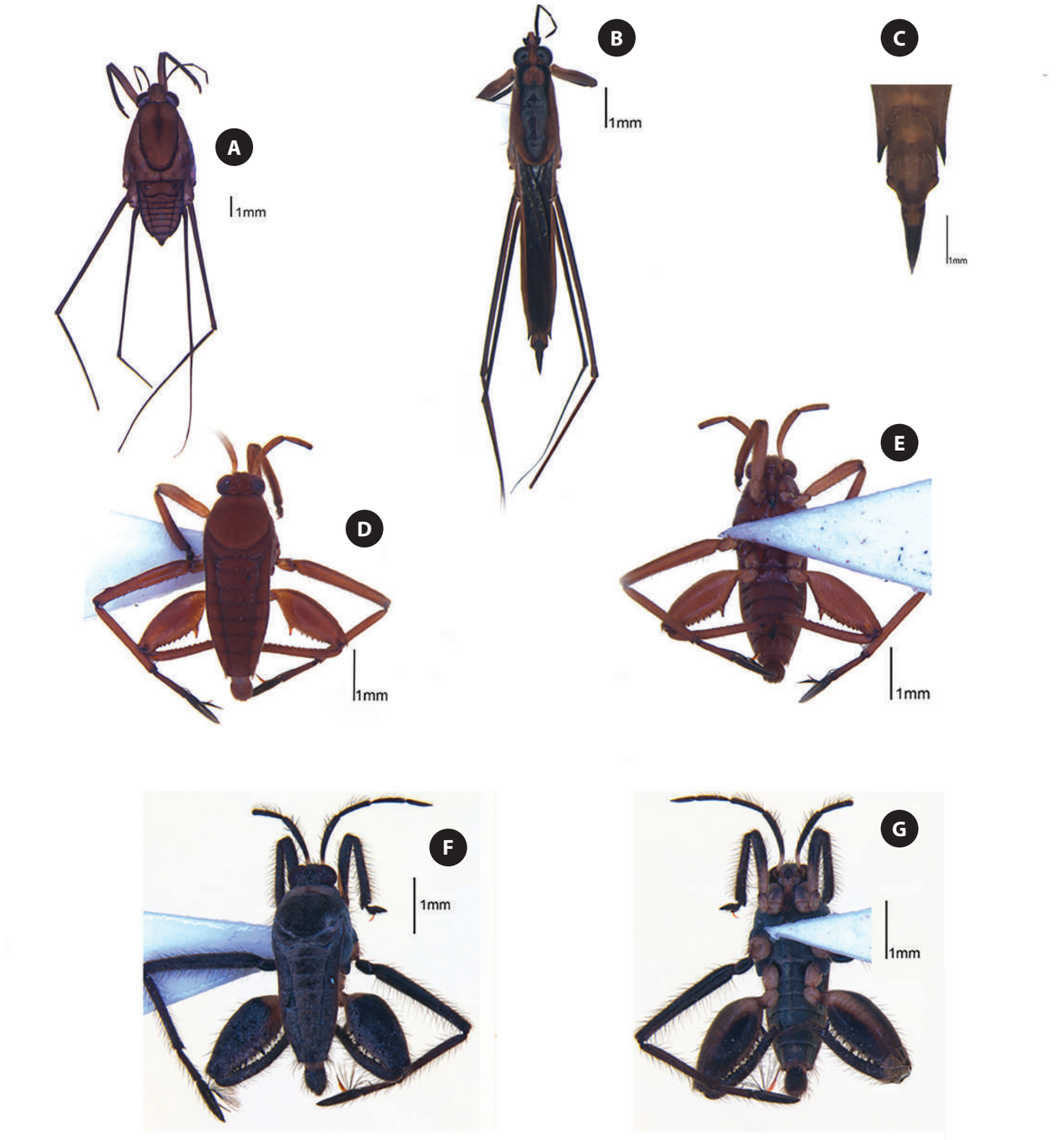


Figura 3. A) *Brachymetra albinervus*, fêmea áptera, vista dorsal; **B)** *Cylindrostethus palmaris*, macho macróptero, vista dorsal; **C)** *Cylindrostethus palmaris*, macho macróptero, ápice do abdome, vista ventral; **D)** *Rhagovelia henryi*, macho áptero, vista dorsal; **E)** *Rhagovelia henryi*, macho áptero, vista ventral; **F)** *Rhagovelia robusta*, macho áptero, vista dorsal; **G)** *Rhagovelia robusta*, macho áptero, vista ventral. Publicadas originalmente em Magalhães *et al.,* (2021).

NEPOMORPHA

Nepomorfos, ou percevejos verdadeiramente aquáticos, vivem submersos em corpos d'água doce a maior parte da vida, com representantes de duas famílias sendo secundariamente aéreos (BARBOSA; RODRIGUES, 2015). A depender do autor, a infraordem divide-se em 11 ou 13 famílias, das quais Belostomatidae, Corixidae (*sensu lato*), Gelastocoridae, Helotrephidae, Naucoridae, Nepidae, Notonectidae, Ochteridae, Pleidae e Potamocoridae ocorrem no Brasil. Ao todo, 310 espécies foram registradas no país (CTFB), porém apenas três delas foram reportadas a partir de material coletado em cavernas.

Nerthra terrestris (Kevan, 1948) (Gelastocoridae: Nerthrinae) pode ser encontrada nas margens de corpos d'água ou afastada deles (NIESER, 1975). No Brasil, essa espécie foi registrada uma vez no Abrigo da Gravura, município de Altamira, estado do Pará (CORDEIRO; MOREIRA, 2015). *Maculambrysus stali* (La Rivers, 1962) e *Australambrysus teutonius* (La Rivers, 1951) (Naucoridae: Ambrysinae), por sua vez, são comumente coletadas em riachos pedregosos em áreas abertas, com corrente moderada a forte, porém já foram registradas em cavernas do Pará e de Minas Gerais, respectivamente (CORDEIRO; MOREIRA, 2015; TAYLOR; FERREIRA, 2012).

Principais troglomorfismos

Até o momento, dentre as espécies conhecidas para o Brasil (Figura 8), apenas duas – *Cephalometra pallida* e *Spelaeometra gruta* (Gerromorpha: Hydrometridae) – apresentam adaptações morfológicas que indiquem algum grau de restrição a ambientes subterrâneos, sendo consideradas efetivamente troglóbias. Para estas espécies, foram observadas especializações como redução de asas, despigmentação, redução de estruturas oculares e alongamento de estruturas corporais.

Para Emesinae (Reduviidae), Pape (2013) discute que troglomorfismos avançados são aparentemente pouco comuns, sendo que até o momento apenas duas espécies troglóbias do gênero *Collartida* Villiers, 1949 (*C. anophthalma* Espanol & Ribes, 1983 e *C. tanausu* Ribes, Oromi & Ribes, 1998), descritas para tubos de lava das Ilhas Canárias, e uma espécie do gênero *Nesidiolestes* Kirkaldy, 1902 (*N. ana* Gagné & Howarth, 1974), descrita para cavernas de tubo de lava do Hawaii, foram consideradas troglóbias. No entanto, neste mesmo trabalho, o autor cita que, das 44 espécies de Emesinae com registros em cavernas, 24 são conhecidas apenas para este tipo de ambiente, o que pode indicar que algumas espécies efetivamente subterrâneas podem não apresentar os troglomorfismos clássicos para a maioria dos

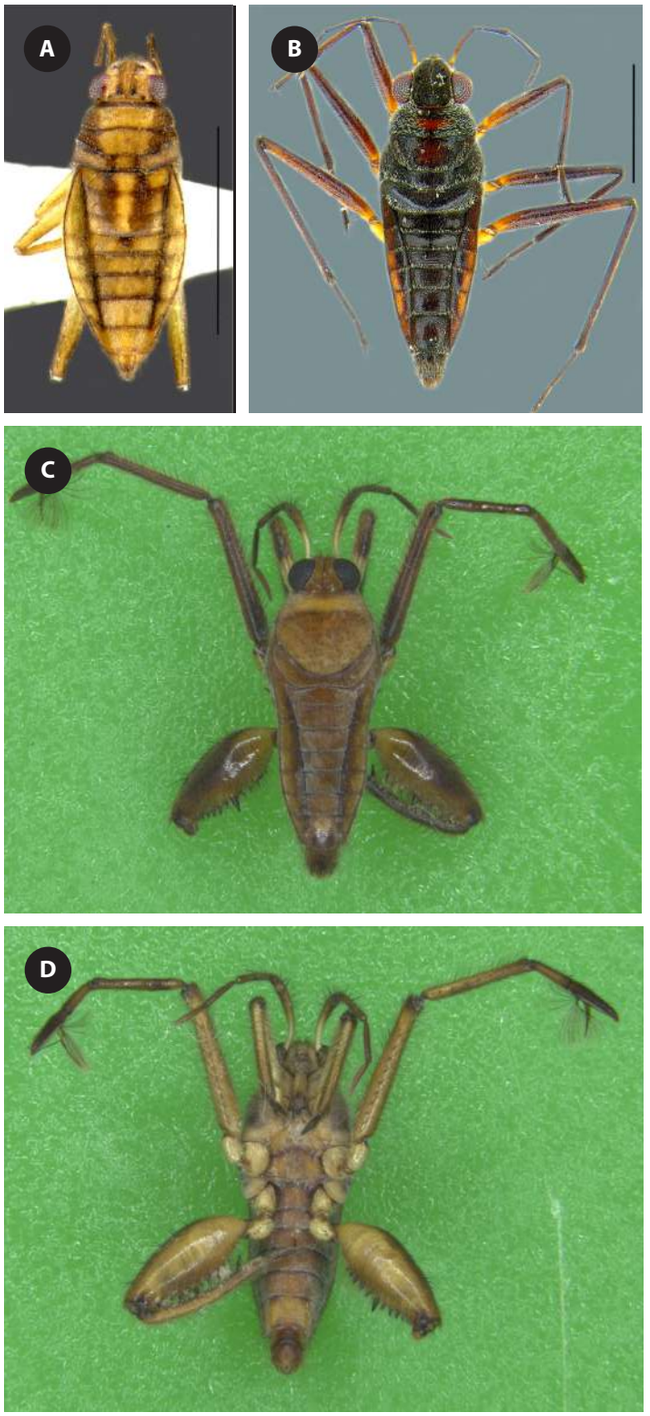


Figura 4. A) *Mesovelia amoena*, fêmea áptera, vista dorsal; **B)** *Microvelia ayacuchana*, macho áptero, vista dorsal; **C)** *Rhagovelia kararao*, macho áptero, vista dorsal; **D)** *Rhagovelia kararao*, macho áptero, vista ventral. Barras de escala: 1 mm e só se aplicam às figuras A e B. Publicadas originalmente em Rodrigues *et al.,* (2021) (A, B) e Floriano & Moreira (2015) (C, D).

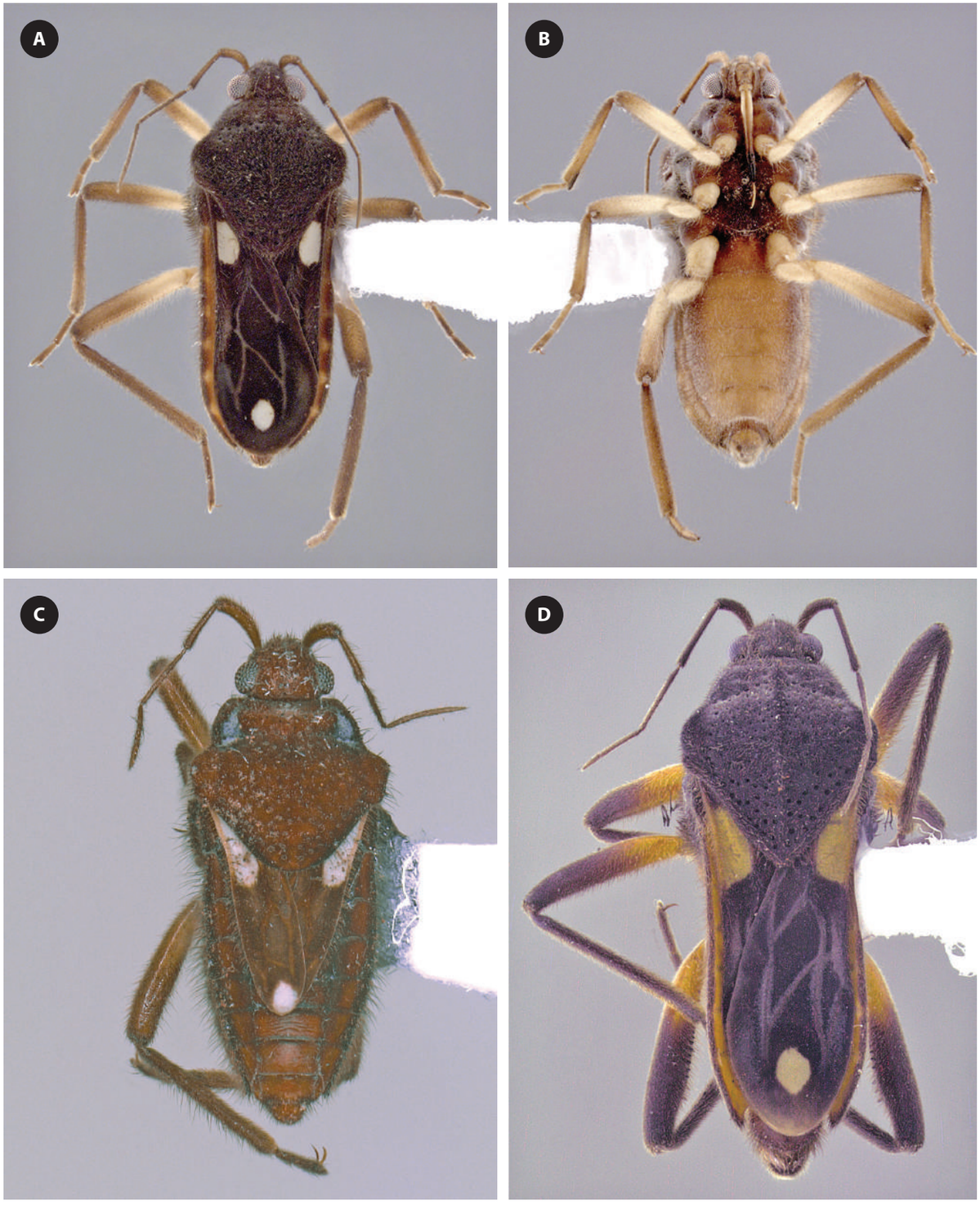


Figura 5. A) *Paravelia cunhai*, macho macróptero, vista dorsal; **B)** *Paravelia cunhai*, macho macróptero, vista ventral; **C)** *Paravelia splendoris*, macho braquíptero, vista dorsal; **D)** *Paravelia polhemusi*, macho macróptero, vista dorsal. Barra de escala: 1 mm e só se aplica às figuras A e B. Publicadas originalmente em Rodrigues & Moreira (2016a) (A, B), Rodrigues *et al.* (2014) (C) e Rodrigues Álvarez-Arango (2019) (D).

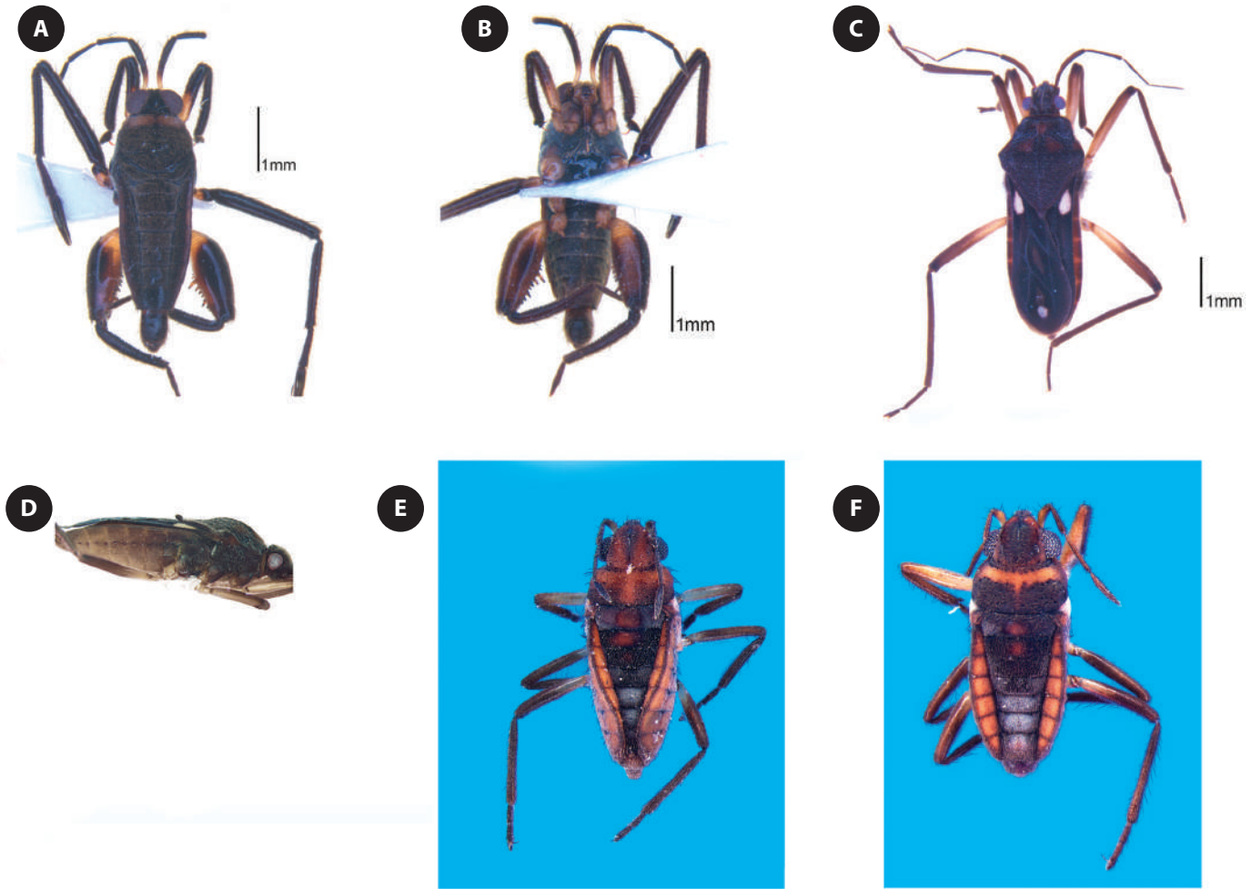


Figura 6. A) *Rhagovelia whitei*, macho áptero, vista dorsal; **B)** *Rhagovelia whitei*, macho áptero, vista ventral; **C)** *Paravelia digitata*, macho macróptero, vista dorsal; **D)** *Paravelia digitata*, macho macróptero, vista lateral; **E)** *Microvelia ioana*, fêmea áptera, vista dorsal; **F)** *Microvelia ioana*, macho áptero, vista dorsal. Publicadas originalmente em Magalhães *et al.,* (2021).

grupos cavernícolas, como observado por Wygodzinsky, (1966), Gil-Santana *et al.* (2007), Pape (2013) e Chłond *et al.* (2018). Tal condição pode indicar uma subestimativa do número de espécies troglóbias conhecidas do Brasil.

Principais métodos de coleta e conservação

Métodos de coleta para heterópteros terrestres em ambientes epígeos incluem a utilização de guarda-chuvas entomológicos, armadilhas luminosas, armadilhas com isca atrativa, armadilhas de queda, extratores (Berlese, Berlese-Tüllgren e Winkler), além da coleta manual em diversos substratos como a vegetação, solo, troncos ou embaixo de blocos, por exemplo. Em cavernas, assim como para outros invertebrados, o método de coleta mais eficiente e comumente empregado corresponde à busca ativa. Dentre os grupos mais ubíquos, os reduviídeos do gênero *Zelurus* são encontrados frequentemente associados ao sedimento do piso durante a fase jovem onde, na maioria das vezes, utilizam este substrato para recobrir o seu corpo como uma estratégia de camuflagem (Figuras 9A-D).

Exemplares adultos são bem menos frequentes (quando comparados às formas imaturas), sendo encontrados associados às paredes e ao teto das cavernas. Para os demais grupos, Emesinae jovens são recorrentes junto à serrapilheira, mas também podem ser encontrados associados ao piso desnudo e às paredes das cavernas. Exemplares das famílias Enicocephalidae e Tingidae são mais recorrentes junto ao solo, serrapilheira, raízes e embaixo de blocos. Espécimes da família Cydnidae são frequentemente encontrados associados a depósitos de guano, em especial aqueles produzidos por morcegos frugívoros e hematófagos. As demais famílias podem ser encontradas em di-

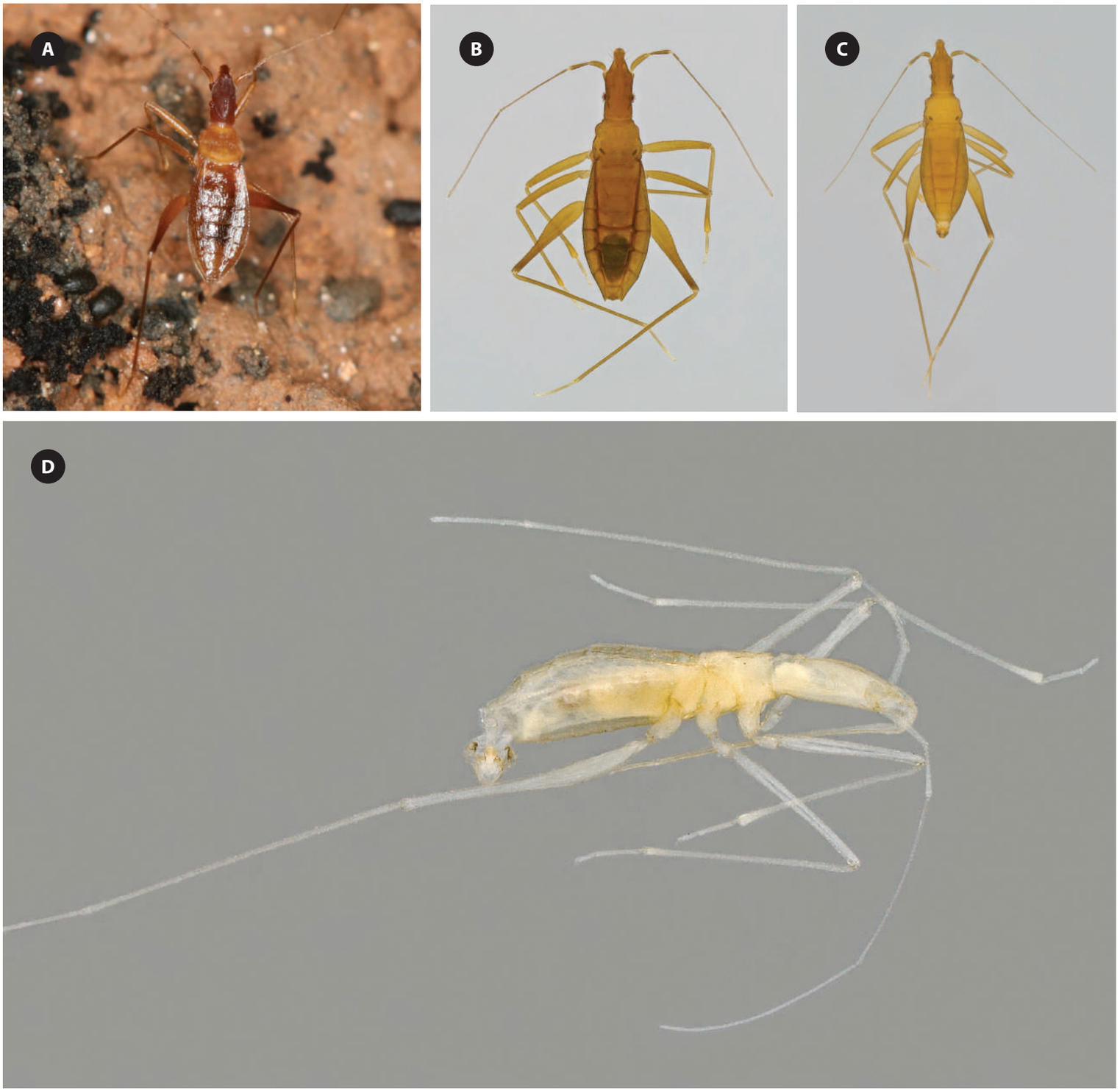


Figura 7. A) Exemplar vivo de *Spelaeometra* sp.; **B)** *Spelaeometra gruta*, fêmea áptera, vista dorsal; **C)** *Spelaeometra gruta*, macho áptero, vista dorsal; **D)** *Cephalometra pallida*, macho áptero, vista lateral. Fotos: A (Rodrigo L. Ferreira); B-C (Publicadas originalmente em Polhemus & Ferreira, 2018).

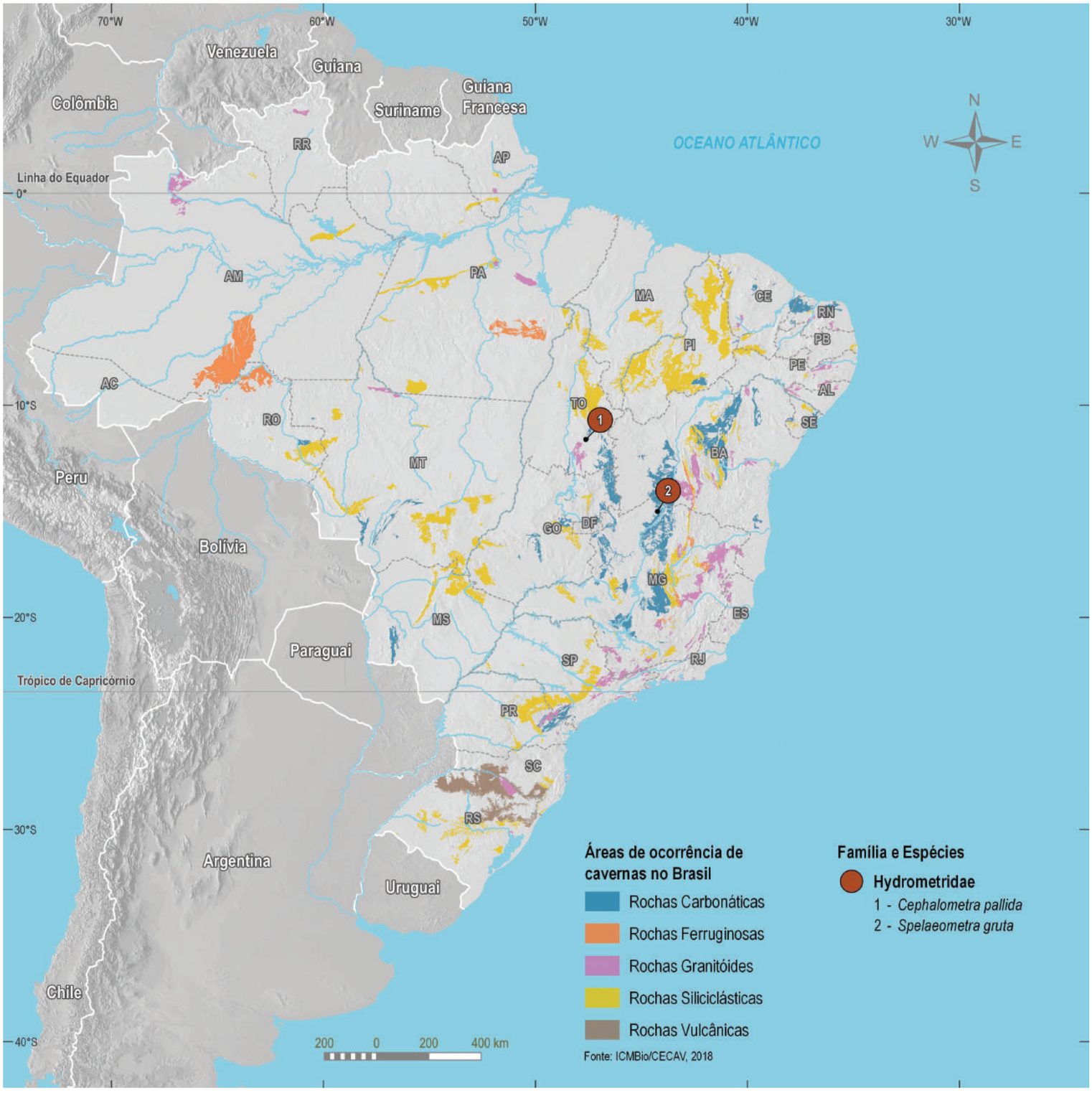


Figura 8. Mapa com a localidade-tipo das espécies de hemípteros (Heteroptera) troglóbios descritos para o Brasil.

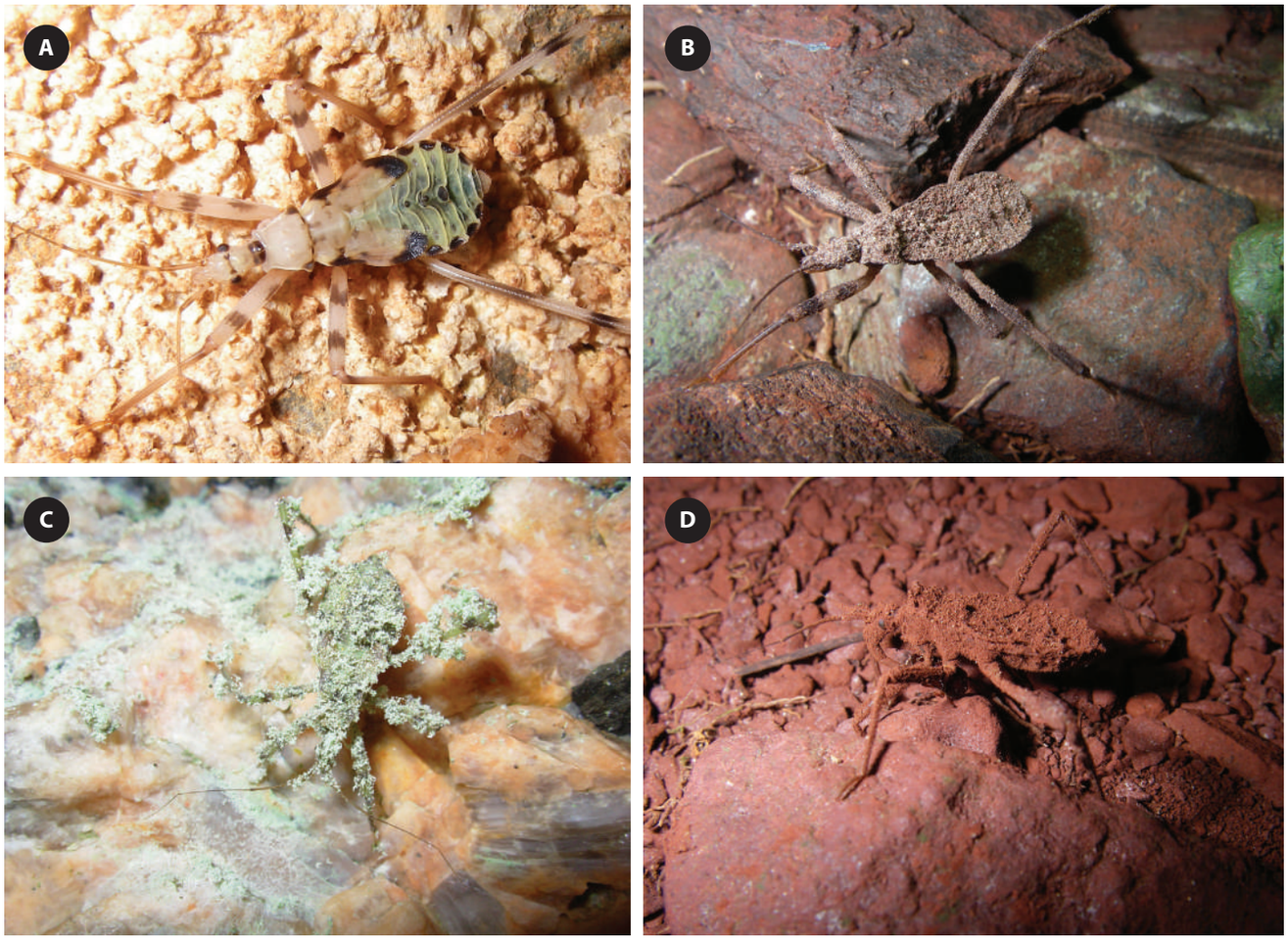


Figura 9. A-D. Ninfas de *Zelurus* sp.; **A)** Exemplar sem camuflagem; **B)** Exemplar camuflado com sedimento; **C)** Exemplar camuflado com liquens; **D)** Exemplar camuflado com sedimento de caverna em minério de ferro. Fotos: (Robson de A. Zampaulo).

ferentes substratos, especialmente nas zonas de entrada e de penumbra.

Em relação aos heterópteros aquáticos (Nepomorpha) e semiaquáticos (Gerromorpha) (NIESER; MELO, 1997), na prática, a grande maioria das cavernas acessíveis são secas, pois encontram-se atualmente em uma condição senil, sendo, portanto, estes grupos pouco representativos em cavernas de forma geral. No entanto, em cavernas com presença de surgências, rios, lagos (associados ao nível de base ou não), represas de travertinos ou qualquer outro tipo de depósito hídrico (incluindo poças d'água), seja ele perene ou intermitente, estes grupos podem ser encontrados. Indivíduos de Gerromorpha vivem sobre a película superficial ou nas margens de corpos d'água (SCHUH; SLATER, 1995), o que facilita sua identificação visual e amostragem. Já representantes de Nepomorpha, por serem bentônicos, costumam apresentar relações mais estreitas com substratos de fundo (HUNGERFORD ,1948). Sendo assim, métodos mais específicos devem ser empregados.

De forma geral, poucos são os trabalhos que avaliaram a diversidade de invertebrados aquáticos em cavernas do Brasil e que utilizaram métodos particulares para amostragem deste compartimento da fauna, sendo, portanto, grupos completamente subestimados no país (*e.g.* PELLEGRINI *et al.*, 2020; PELLEGRINI *et al.*, 2018; ZEPON *et al.*, 2019). Amostragens em pequenas poças de água e represas de travertinos podem ser facilmente realizadas com o auxílio de pipetas e redes manuais de pequenas dimensões. No entanto, em drenagens ou lagos maiores, aconselha-se a amostragem nos diferentes substratos submersos, como raízes, sedimentos, cascalho, rochas e junto à matéria orgânica depositada no fundo destes corpos hídricos.

Neste caso, recomenda-se o uso de peneiras, puçás, coletores do tipo surber ou redes em "D" (rapiché), todos com malha fina. Em estudos mais específicos, também é recomendada a retirada de amostras de sedimento e de matéria orgânica para o processamento *in loco* com o auxílio de bandejas plásticas ou, posteriormente, em laboratório. Um detalhamento sobre o processamento destas amostras em laboratório pode ser obtido em Silveira *et al.,* (2004). Para a conservação do material coletado, recomenda-se a utilização de álcool 70% para estudos taxonômicos em geral e álcool absoluto e armazenamento a -20ºC para evitar a degradação do material genético para estudos moleculares.

Principais coleções do Brasil

Para Heteroptera em geral, particularmente Miridae e Reduviidae, a coleção com maior número de tipos e espécimes em geral no Brasil foi a do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, completamente destruída no grande incêndio que atingiu essa instituição em 02 de setembro de 2018 (ESCOBAR, 2018). Em seguida, para Reduviidae, vale mencionar as coleções no campus do Instituto Oswaldo Cruz em Manguinhos, no Rio de Janeiro. A Coleção de Triatomíneos do Instituto Oswaldo Cruz - CTIOC, que além de ser a maior coleção de triatomíneos no mundo, inclui numerosos tipos e exemplares de Reduviidae predadores, particularmente de espécies de *Zelurus* referidas nos numerosos artigos de Herman Lent e Pedro (Petr) Wolfgang Wygodzinsky sobre esse grupo (MALDONADO, 1990); e a Coleção Entomológica do mesmo Instituto - CEIOC, em que se destaca o material de Reduviidae estudado por Ângelo Moreira da Costa Lima, separado em um acervo próprio (Coleção Costa Lima), o qual inclui espécimes, tipos, recentemente catalogados por Almeida *et al.* (2014) e Rodrigues *et al.* (2017), e demais exemplares referidos em seus artigos, como em sua revisão de *Zelurus* (como *Spiniger*) (COSTA LIMA, 1940b). Outras coleções com menor número de espécimes tipo, como a coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP (catálogo recente por CARRENHO *et al.,* 2020), ou com acervos menos numerosos, mas incluindo tipos ou espécimes provenientes de cavernas, descritos mais recentemente, como o da Coleção de Invertebrados Subterrâneos da Universidade Federal de Lavras (ISLA/UFLA) Minas Gerais, merecem ser mencionadas.

Para os heterópteros aquáticos oriundos de cavernas, a maior parte do material coletado atualmente encontra-se depositado no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP, na Coleção de Invertebrados Subterrâneos do Centros de Estudos em Biologia Subterrâneas da Universidade Federal de Lavras - CEBS/UFLA, na Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz - IOC e no Laboratório de Estudos Subterrâneos da Universidade Federal de São Carlos - LES/UFSCar.

Agradecimentos

Agradecemos a todos que contribuem com a coleta de exemplares de heterópteros cavernícolas e de informações que tem permitido uma melhor compreensão sobre a presença desses animais nestes singulares ecossistemas. Jader Oliveira e Felipe F. F. Moreira agradecem respectivamente a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP, a Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (processos #E-26/201.362/2021 e #E-26/203.250/2021) e o Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPQ (processo #301942/2019-6) pelos financiamentos recebidos.

Referências

ALMEIDA, M. D.; RODRIGUES, J. M. S.; MOREIRA, F. F. F.; JURBERG, J. Lista dos exemplares tipo de Heteroptera (Insecta: Hemiptera) da Coleção Costa Lima, Instituto Oswaldo Cruz, **EntomoBrasilis**, Rio de Janeiro, Brasil, v. 7, n. 2, p. 151-158, 2014.

BARANOWSKI, R. M.; SLATER, J. A. **The Lygaeidaeofthe West Indies, Florida AgricExperimentStation. Bull 402**. Gainesville: Agricultural Experiment Station, 2005. 266 p.

BARBOSA, J. F.; RODRIGUES, H. D. D. The true water bugs (Nepomorpha). *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (ed.). **True bugs of the Neotropics**. Dordrecht: Springer, 2015. p. 159-199. DOI: 10.1007/978-94-017-9861-7_7.

BERNARDI, L.; PELLEGRINI, T.; TAYLOR, E.; FERREIRA, R. Aspectos ecológicos de uma caverna granítica no sul de Minas Gerais. **Espeleotema**, [*s.l.*], v. 23, p. 5-11, 2012.

BORROR, D. J.; TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. **An introduction to the study of insects**. 5th ed. Orlando, Holt: Rinehart and Winston, 1989. 875 p.

CARPINTERO, D. L. Catalogue of the Neotropical Anthocoridae (Heteroptera). **Revista de la Sociedad Entomológica de Argentina**, v. 61, n. 1-2, p. 25–44, 2002.

CARPINTEIRO, D. L. Minute Pirate Bugs (Anthocoridae and Lyctocoridae). *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (eds.). **True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, The Netherlands: Springer Science, 2015. v. 2. p. 395–419.

CARRENHO, R.; RODRIGUES, H. D. D.; LIMA, A. C.; SCHWERTNER, C. F. Type specimens of true bugs (Hemiptera: Heteroptera) housed in the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 60, 2020. e20206017. DOI: 10.11606/1807-0205/2020.60.17.

CATÁLOGO Taxonômico da Fauna do Brasil (CTFB). [*S.l.: s.n.*], [2015 -]. Disponível em: http://fauna.jbrj.gov.br. Acesso em: 13 set. 2021.

CHŁOND, D.; GUILBERT, E.; FAILLE, A.; BAŇAŘ, P.; DAVRANOGLOU, L. A. Remarkable new species of cavernicolous Collartidini from Madagascar (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4425, n. 2, p. 372-384, 2018. DOI: 10.11646/zootaxa.4425.2.11.

CIVIDANES, F. J.; FONSECA, F. S.; SANTOS, T. M. Distribuição de Leptopharsa heveae em seringal no Estado de São Paulo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, [*s.l.*], v. 39, p. 1053-1056, 2004.

CORDEIRO, I. R. S.; MOREIRA, F. F. F. New distributional data on aquatic and semiaquatic bugs (Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha & Nepomorpha) from South America. **Biodiversity Data Journal**, [*s.l.*], v. 3, 2015. e4913. DOI: 10.3897/BDJ.3.e4913.

CORDEIRO, L. M.; BORGHEZAN, R.; TRAJANO, E. Subterranean biodiversity in the Serra da Bodoquena karst area, Paraguay river basin, Mato Grosso do Sul, Southwestern Brazil. **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 14, n. 3, 2014.

COSTA-LIMA, A. M. **Insetos do Brasil**: hemipteros. Rio de Janeiro: Imprensa Nacional. 1940. Tomo 2, 351 p.

COSTA-LIMA, A. M. Sobre as espécies de Spiniger (Hemiptera: Reduviidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 35, n. 1, p. 1-123, 1940. DOI: 10.1590/S0074-02761940000100001.

DAMGAARD, J.; MOREIRA, F. F. F.; HAYASHI, M.; WEIR, T. A.; ZETTEL, H. Molecular phylogeny of the pond treaders (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Mesoveliidae), discussion of the fossil record and a checklist of species assigned to the family. **Insect Systematics & Evolution**, [*s.l.*], v. 43, p. 175-212, 2012. DOI: 10.1163/1876312X04302004.

DIAS, M. C.; OLIVEIRA, R. R. M.; VASCONCELOS, S.; PIRES, E. S.; PROUS, X.; PIETROBON, T.; OLIVEIRA, G. Complete mitochondrial genome of a troglophile Cydnidae (Hemiptera). **Mitochondrial DNA Part B**, [*s.l.*], v. 4, n. 1, p. 420-422, 2019. DOI: 10.1080/23802359.2018.1547153.

DIAS-SILVA, K.; MOREIRA, F. F. F.; GIEHL, N. F. S.; NÓBREGA, C. C.; CABETTE, H. S. R. Gerromorpha (Hemiptera: Heteroptera) of eastern Mato Grosso state, Brazil: checklist, new records, and species distribution modeling. **Zootaxa**, [*s. l.*], v. 3736, n. 3, p. 201-235, 2013. DOI: 10.11646/zootaxa.3736.3.1.

ESCOBAR, H. In a 'foretold tragedy,' fire consumes Brazil museum. **Science**, [*s.l.*], v. 361, n. 6406, 2018. DOI: 10.1126/science.361.6406.960.

FERNANDES, J. A. M; WEIRAUCH, C. The Unique-Headed Bugs (Enicocephalomorpha). *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (ed.). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics, Entomology in Focus 2**. Dordrecht: Springer, 2015. p. 91-98.

FERREIRA, M. I. G.; FERREIRA, R. L.; GIL-SANTANA, H. R. The genus Zelurus Hahn, 1826, in Brazilian caves: description of new species and comments on the potential distribution of the genus in South America. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4170, n. 2, p. 250-270, 2016. DOI: 10.11646/zootaxa.4170.2.2.

FLORIANO, C. F. B.; MOREIRA, F. F. F. A new species of Rhagovelia Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Brazil. **Zootaxa**, [*s. l.*], v. 4018, n. 3, p. 437-443, 2015. DOI: 10.11646/zootaxa.4018.3.7.

FORERO, D. Diagnosis de los gêneros neotropicales de la família Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera), y su distribución em Colombia (excepto Harpactorinae). *In*: FERNÁNDEZ, F.; ANDRADE, G.; AMAT, G. (eds.). **Insectos de Colombia**, Bogotá D. C., Colombia, v. 3, p. 128–175, 2004.

FORTHMAN, M.; WEIRAUCH, C. Millipede assassins and allies (Heteroptera: Reduviidae: Ectrichodiinae, Tribelocephalinae): total evidence phylogeny, revised classification and evolution of sexual dimorphism. **Systematic Entomology**, [*s.l.*], v. 42, n. 3, p. 575-595, 2017. DOI: 10.1111/syen.12232.

FRANCO, C. L.; LIMA, L. R. C.; RODRIGUES, J. M. S.; AZEVÊDO, C. A. S.; MOREIRA, F. F. F. New records of Gerromorpha (Insecta, Hemiptera, Heteroptera) from Piauí state, northeastern Brazil. **Check List**, [*s. l.*], v. 16, n. 6, p. 1755-1763, 2020. DOI: 10.15560/16.6.1755.

FROESCHNER, R. C. Family Anthocoridae Amyot & Serville. Heteroptera or true bugs of Ecuador: a partial catalog. **Smithson Control Zool.**, [*s. l.*], v. 122, p. 12–13, 1981.

GALVÃO, C.; GONÇALVES, R. G. Vetores conhecidos no Brasil, *In*: GALVÃO, C. (org.). **Vetores da doença de Chagas no Brasil [online]**. Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia, 2014. p. 88-170. Disponível em: http://books.scielo.org/id/mw58j. Acesso em: 13 set. 2021.

GALVÃO, C. Taxonomia dos vetores da doença de Chagas: da forma à molécula, quase três séculos de história. *In*: OLIVEIRA, J. *et al.* (org.). **Atualidades em medicina tropical no Brasil.** Rio Branco: Stricto Sensu, 2020 p. 9-37. DOI 10.35170/ss.ed.9786586283129.01.

Gil-SANTANA, H. R.; FERREIRA, R. L. A new species of Dohrnemesa from Brazil, with notes on the male of *D. carvalhoi* and on *D. albuquerquei* (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Emesinae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4173, n. 6, p. 583-595, 2016. DOI: 10.11646/zootaxa.4173.6.6.

Gil-SANTANA, H. R.; FERREIRA, R. L. A new species of Dohrnemesa and a new species of Polauchenia from Brazil (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Emesinae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4338, n. 2, p. 201-240, 2017. DOI: 10.11646/zootaxa.4338.2.1.

Gil-SANTANA, H. R. Pothea berengeri sp. nov. from Brazil, with

taxonomic notes on Pothea furtadoi Gil-Santana & Costa and Pothea jaguaris (Carpintero) and reinstatement of Parapothea Carpintero as junior synonym of Pothea Amyot & Serville (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Ectrichodiinae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3826, n. 3, p. 497-516, 2017. DOI: 10.11646/zootaxa.3826.3.4.

GIL-SANTANA, H. R. Two new species of Phasmatocoris Breddin from Brazil, and description of the male of Phasmatocoris borgmeieri (Wygodzinsky) (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Emesinae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4059, n. 1, p. 51-70, 2015. DOI: 10.11646/zootaxa.4059.1.3.

GIL-SANTANA, H. R.; ALVES, V. R.; BARRETT, T. V.; COSTA, L. A. A. A new species of Phasmatocoris Breddin (Hemiptera: Reduviidae: Emesinae) from the Amazon, Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 1642, p. 43-51, 2007.

GIL-SANTANA, H. R.; BAENA, M.; GRILLO, H.; GIL-SANTANA, B. Coletto-Silva, a junior synonym of Ectrichodiella Fracker & Bruner, with new records and taxonomic notes on Ectrichodiinae from Brazil, and with keys to Ectrichodiinae and Reduviinae genera of the New World (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3652, n. 1, p. 60-74, 2013. DOI: 10.11646/zootaxa.3652.1.2.

GIL-SANTANA, H. R.; FORERO, D.; WEIRAUCH, C. Assassin bugs (Reduviidae excluding Triatominae) *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (ed.). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht: Springer Science, 2015. p. 307-351.

GIL-SANTANA, H. R.; GOUVEIA, F. B. P.; ZERAIK, S. O. Tagalis evavilmae sp. nov. (Hemiptera: Reduviidae: Saicinae), an inhabitant of birds' nests in Amazonas, Brazil, with taxonomical notes and a key to the species of Tagalis Stål. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 2721, p. 1-14, 2010.

GIL-SANTANA, H. R.; OLIVEIRA, J.; BÉRENGER, J. M. A new genus and a new species of Ectrichodiinae from French Guiana and an updated key to the genera of the New World (Hemiptera, Reduviidae). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 968, p. 85-109, 2020. DOI: 10.3897/zookeys.968.54291.

GIL-SANTANA, H. R.; OLIVEIRA, J.; ZAMPAULO, R. A. Quasitagalis afonsoi, a new genus and a new species of Saicinae (Hemiptera, Reduviidae) inhabiting a cave in Brazil, with an updated key to the genera of Saicinae of the New World. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 966, p. 9-39, 2020. DOI: 10.3897/zookeys.966.52930.

GIL-SANTANA, H. R.; ZERAIK, S. O.; COSTA, L. A. A. Sinonimização dos gêneros Amilcaria Wygodzinsky, 1950 e Mayemesa Wygodzinsky, 1945 e descrição do macho de M. lapinhaensis (Wygodzinsky, 1950), combinação nova (Hemiptera, Reduvidae, Emesinae). **Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia**, [*s.l.*], v. v. 400, p. 1-10, 1999.

GNASPINI NETTO, P. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil: primeira aproximação. **Revista Brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 33, p. 183-192, 1989.

GRAZIA, J.; FERNANDES, J. A. M. Subordem Heteroptera Linnaeus, 1758, *In*: RAFAEL, J. A.; MELO, G. A. R.; CARVALHO, C. J. B.; CASARI, S. A.; CONSTANTINO, R. (ed.). **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia.** Ribeirão Preto: Holos Editora, 2012. 795 p.

GRAZIA, J.; CAVICHIOLI, R. R.; WOLFF, V. R. S.; FERNANDES, J. A. M.; TAKIYA, D. M. Hemiptera *In*: RAFAEL, J. A.; MELO, G. A. R.; CARVALHO, C. J. B.; CASARI, S. A.; CONSTANTINO, R. (ed.). **Insetos do Brasil**: diversidade e taxonomia. Ribeirão Preto: Holos Editora, 2012. p. 450-525.

GROSSI, P. C.; KOIKE, R. M.; GIL-SANTANA, H. R. Predation on Species of Leptinopterus Hope (Coleoptera, Lucanidae) by three Species of Reduviidae (Hemiptera, Heteroptera) in the Atlantic Forest, Brazil. **Entomobrasilis**, [*s.l.*], v. 5, n. 2, p. 88-92, 2012.

GUIDOTI, M.; BARCELLOS, A.; FERREIRA, R. L. Novelties from a cave lace bug (Heteroptera, Tingidae): first nymphal description with a discussion on the morphological patterns of Vianaidinae immatures. **Iheringia, Série Zoologia**, [*s.l.*], v. 104, n. 1, p. 93-103, 2014.

GUIDOTI, M.; MONTEMAYOR, S. I.; GUILBERT, E. Lace bugs (Tingidae). *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (ed.), **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics, Entomology in Focus 2**. Dordrecht: Springer, 2015. p. 395-419.

HOGUE, C. L. **Latin American Insects and Entomology**. Los Angeles: University of California Press, 1993. 536 p.

HUNGERFORD, H. B. The Corixidae of the Western Hemisphere (Hemiptera). **University of Kansas Science Bulletin**, [*s.l.*], v. 32, 1948.

KŁYS, G.; LIS, J. A. First cave records for Palearctic burrower bugs (Hemiptera: Heteroptera: Cydnidae) from Tajikistan, with a checklist of the World Cydnidae associated with caves. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3670, n. 2, p. 137-156, 2013.

KOGAN, M. Corythaica cyathicollis (Costa, 1864), aspectos sistemáticos, biológicos e econômicos (Hemiptera, Tingidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, [*s.l.*], v. 58, p. 59-88, 1960.

LATTIN, J. D. Minute pirate bugs (Anthocoridae). *In*: SCHAEFER, C. W.; PANIZZI, A. R. (eds.). **Heteroptera of economic importance**. Boca Raton: CRC Press, 2000. p. 607–637.

LENT, H.; WYGODZINSKY, P. Revision of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas' disease. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, [*s.l.*], v. 163, p. 123-520, 1979.

LOYOLA, R.; BRITO, S.; FERREIRA, R. Ecosystem Disturbances and Diversity. Increase: Implications for Invertebrate Conservation. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 15, p. 25-42, 2007.

MACHADO, S. F.; FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Aspects of the population ecology of Goniosoma sp. (Arachnida Opiliones Gonyleptidae) in limestone caves in southeastern Brazil. **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 16, p. 13-31, 2003. DOI: 10.1080/03946975.2003.10531181.

MAGALHÃES, O. M.; CORDEIRO, I. R. S.; BICHUETTE, M. E.; MOREIRA, F. F. F. New records of cave-inhabiting Gerromorpha (Insecta,

Hemiptera, Heteroptera) from Brazil. **Check List**, [*s.l.*], v. 17, p. 1137-1146, 2021.

MALDONADO, C. J. **Systematic catalogue of the Reduviidae of the World (Insecta: Heteroptera)**. Mayaguez: University of Puerto Rico, 1990. 694 p.

MATESCO, V. C.; GRAZIA, J. Negro bugs (Thyreocoridae). *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (ed.). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics. Entomology in Focus 2**. Dordrecht: Springer, [200?]. p. 789-820.

MONTE, B. G. O.; BICHUETTE, M. E. Taxonomic distinctness of the subterranean fauna from Peruaçu Caves National Park, state of Minas Gerais, eastern Brazil. **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 20, 2020. e20190810. DOI: 10.1590/1676-0611-BN-2019-0810.

MONTEIRO, F. A.; WEIRAUCH, C.; FÉLIX, M.; LAZOSKI, C.; ABAD-FRANCH, F. Evolution, Systematics, and Biogeography of the Triatominae, Vectors of Chagas Disease. **Advances in Parasitology**, [*s.l.*], v. 99, p. 265-344, 2018. DOI: 10.1016/bs.apar.2017.12.002.

MOREIRA, F. F. F. The The semiaquatic gerromorphans *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (ed.). **True bugs of the Neotropics**. Dordrecht: Springer, 2015, p. 113-156. DOI 10.1007/978-94-017-9861-7_6.

MOREIRA, F. F. F.; CAMPOS, G. G. F. New distributional data concerning some Gerromorpha (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) from Brazil. **Check List**, [*s.l.*], v. 8, p. 542-547, 2012. DOI: 10.15560/8.3.542.

MORETTI-INIESTA, L.; ÁZARA, L.; SILVA, M.; FERREIRA, R. Biodiversidade em seis cavernas no parque estadual do sumidouro (Lagoa Santa, MG). **Revista Brasileira de Espeleologia**, [*s.l.*], p. 18-37, 2012.

NIESER, N.; MELO, A. L. **Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais: guia introdutório com chave de identificação para as espécies de Nepomorpha e Gerromorpha.** Belo Horizonte: Editora UFMG, 1997. 180 p.

NIESER, N. The water bugs (Heteroptera: Nepomorpha) of the Guyana Region. **Studies on the Fauna of Suriname and other Guyanas**, [*s.l.*], v. 16, 1975.

OLIVEIRA, M. A.; FERREIRA, R. L.; CARNEIRO, M. A.; DIOTAIUTI, L. Ecology of Cavernicola pilosa barber, 1937 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in the Boa Esperança cave, Tocantins, Brazil. **Ecotropica**, [*s.l.*], *v.* 14, p. 63-68, 2008.

PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. Introduction to True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics. *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (ed.). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht: Springer Science, 2015. p. 3-20.

PAPE, R. B. Description and ecology of a new cavernicolous, arachnophilous thread-leeged bug (Hemiptera: Reduviidae: Emesini) from Kartchner Caverns, Cochise County, Arizona. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3670, p. 137-156, 2013. DOI: 10.11646/zootaxa.3670.2.2.

PELLEGRINI, T. G.; FARIA, L. D. B.; FERREIRA, R. L. Temporal diversity patterns of benthic insects in subterranean streams: a case study in Brazilian quartzite caves. **Hydrobiologia**, [*s.l.*], v. 847, n. 11, p. 2417-2431, 2020.

PELLEGRINI, T. G.; POMPEU, P. S.; FERREIRA, R. L. Cave benthic invertebrates in south-eastern Brazil: are there 'key' factors structuring such communities?. **Marine and Freshwater Research**, [*s.l.*], v. 69, n. 11, p. 1762-1770, 2018.

PELLEGRINI, T. G.; FERREIRA, R. L. Management in a neotropical show cave: planning for invertebrates conservation. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 41, n. 2, p. 359-366, 2012.

PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 39, n. 6, p. 61- 173, 1995.

POLHEMUS, D. A.; FERREIRA, R. L. Two unusual new genera of cavernicolous Hydrometridae (Insecta: Heteroptera) from eastern Brazil. **Tijdschrift voor Entomologie**, [*s.l.*], v. 161, p. 25-38, 2018. DOI: 10.1163/22119434-00002072.

POLHEMUS, J. T.; POLHEMUS, D. A. Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater. **Hydrobiologia**, [*s.l.*], v. 595, p. 379-391, 2008. DOI: 10.1007/s10750-007-9033-1.

RESENDE, L. P. A.; ZEPON, T.; BICHUETTE, M. E.; PAPE, R. B.; GIL-SANTANA, H. Associations between Emesinae heteropterans and spiders in limestone caves of Minas Gerais, southeastern Brazil. **Neotropical Biology and Conservation**, [*s.l.*], v. 11, n. 3, p. 114-121, 2016. DOI 10.4013/nbc.2016.113.01.

RODRIGUES, J. M. S.; NERY, L.; RODRIGUES, H. D. D.; MOREIRA, F. F. F. Survey of the semiaquatic bugs (Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha) from Alagoas and Sergipe, Northeast Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4958, p. 103-159, 2021.

RODRIGUES, H. D. D.; ÁLVAREZ-ARANGO, L. F. A new species of Oiovelia from Colombia, with notes for other three species of South American Veliinae (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 59, 2019, e20195935. DOI: 10.11606/1807-0205/2019.59.35.

RODRIGUES, H. D. D.; MOREIRA, F. F. F. A new species, new synonymy, and notes on Paravelia Breddin (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 56, p. 183-188, 2016a. DOI: 10.11606/0031-1049.2016.56.17.

RODRIGUES, H. D. D.; MOREIRA, F. F. F. Four new species of Paravelia (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Brazil, with notes on previously described species. **Canadian Entomologist**, [*s.l.*], v. 148, p. 642-667, 2016b. DOI: 10.4039/tce.2016.18.

RODRIGUES, H. D. D.; MOREIRA, F. F. F.; NIESER, N.; CHEN, P. P.; MELO, A. L.; DIAS-SILVA, K.; GIEHL, N. F. S. The genus Paravelia Breddin, 1898 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) in Brazil, with descriptions of eight new species. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3784, p. 1-47, 2014. DOI: 10.11646/zootaxa.3784.1.1.

RODRIGUES, J. M. S.; CORDEIRO, I. R. S.; MOREIRA, F. F. F. Additions and corrections to the type list of Heteroptera (Insecta: Hemiptera) of the Costa Lima Collection, Oswaldo Cruz

Foundation. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4311, n. 2, p. 183-210, 2017. DOI: 10.11646/zootaxa.4311.2.2.

SCHAEFER, C. W.; PANIZZI, A. R. **Heteroptera of economic importance**. Boca Raton: CRC Press, 2000. 828 p.

SCHAEFER, C. W.; PANIZZI, A. R. Economic importance of Heteroptera: a general view. *In*: SCHAEFER, C. W.; PANIZZI, A. R. (ed.). **Heteroptera of economic importance**. Boca Raton: CRC Press, 2000. p. 3-8.

SCHAEFER, C. W. Prosorrhyncha (Heteroptera and Coleorrhyncha). *In*: RESH, V. H.; CARDÉ, R. T. (ed.). **Encyclopedia of insects**. 2nd ed. Amsterdan: Academic, 2009. p. 839-855.

SCHUH, R. T.; SLATER, J. A. **True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera). Classification and natural history**. Cornell: Cornell University Press, 1995. 336p.

SCHUH, R. T.; WEIRAUCH, C. **True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera). Classification and natural history**. 2nd ed. Manchester, UK: Siri Scientific Press, 2020. 767 p.

SCHUH, R. T.; CASSIS, G.; GUILBERT, É. Description of the first recent macropterous species of Vianaidinae (Heteroptera: Tingidae) with comments on the phylogenetic relationships of the family with in the Cimicomorpha. **Journal of the New York Entomological Society**, [*s.l.*], v. 114, p. 38-53, 2006.

SCHWERTNER, C. F.; NARDI, C. Burrower bugs (Cydnidae). *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (ed.). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics, Entomology in Focus 2**. Dordrecht: Springer, 2015. p. 639- 680.

SILVA, M.; INIESTA, L.; FERREIRA, R. Cave lithology y effect on subterranean biodiversity: A case study in quartzite and granitoid caves. **Acta Oecologica**, [*s.l.*], v. 108, 2020.

SILVEIRA, M. P.; QUEIROZ, J. F.; BOEIRA, R. C. **Protocolo de coleta e preparação de amostras de macroinvertebrados bentônicos em riachos**. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, out. 2004. p. 1-7. (Comunicado Técnico, 19)

SIMÕES, M. H.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Cave physical attributes influencing the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 16, p. 103-121, 2015.

SITES, R. W.; REYNOSO-VELASCO, D. Review of the Ambrysus stali La Rivers species complex (Heteroptera: Nepomorpha: Naucoridae) with the description of a new species from Mesoamerica. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4018, p. 279-291, 2015.

SOUZA, S. M.; INIESTA, L. F. M.; FERREIRA, R. L. Invertebrates diversity in mountain Neotropical quartzite caves: which factors can influence the composition, richness, and distribution of the cave communities?. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 33, p. 23-43, 2009.

SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Cave invertebrates in Espírito Santo state, Brazil: a primary analysis of endemism, threat sand conservation priorities. **Subterranean Biology**, [*s. l.*], v. 16, p. 79-102, 2015.

SOUZA-SILVA, M.; INIESTA, L. F. M.; FERREIRA, R. L. Invertebrates diversity in mountain Neotropical quartzite caves: which factors can influence the composition, richness, and distribution of the cave communities? **Subterranean Biology**, [*s. l.*], v. 33, p. 23–43, 2020. DOI: https://doi.org/10.3897/subtbiol.33.46444.

STATION BULL 402. Gainesville: Agricultural Experiment Station, 2005. 266 p.

ŠTYS, P. Dipsocoromorpha. *In*: SCHUH, R. T.; SLATER, J. A.; (ed.). **True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history. Com stock Publishing Associates**. Ithaca: Cornell University Press, 1995. p. 67-73.

ŠTYS, P. Key to the genus-group taxa of the extant Enicocephalomorpha of the world, their list, and taxonomic changes (Heteroptera). **Acta Universitatis Carolina e Biologica**, [*s.l.*], v. 45, p. 339-368, 2002.

ŠTYS, P. Zoogeography of Enicocephalomorpha (Heteroptera). **Bulletin of Insectology**, [*s.l.*], v. 61, p. 137-138, 2008.

TAYLOR, E. L. S.; FERREIRA, R. L. L. Determinants on the structure of an aquatic invertebrate community in a Neotropical limestone cave. **Revista Brasileira de Espeleologia**, [*s. l.*], v. 2, n. 1, p. 1-12, 2012. Disponível em: https://revistaeletronica.icmbio.gov.br/RBEsp/article/view/118/pdf_118. Acesso em: 4 fev. 2021.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 7, p. 1-16, 2010.

TRAJANO, E. Cave Faunas in the Atlantic Tropical Rain Forest: Composition, Ecology, and Conservation. **Biotropica**, [*s.l.*], v. 32, n. 4b, p. 882-893, 2000.

WEIRAUCH, C.; BÉRENGER, J. M.; BERNIKER, L.; FORERO, D.; FORTHMAN, M.; FRANKENBERG, S.; FREEDMAN, A.; GORDON, E.; HOEY-CHAMBERLAIN, R.; HWANG, W. S.; MICHAEL, A.; UDAH, O.; WATSON, C.; ZHANG, G.; ZHANG, J. An illustrated identification key to assassin bug subfamilies and tribes (except Emesinae). **Canadian Journal of Arthropod Identification**, [*s. l.*], v. 26, 2014. DOI: 10.3752/cjai.2014.26.

WEIRAUCH, C.; FERNANDES, J. A. M. The minute litter Bugs (Dipsocoromorpha) *In*: PANIZZI, A. R.; GRAZIA, J. (ed.). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics, Entomology in Focus 2**. Dordrecht: Springer, 2015. p. 99-109.

WYGODZINSKY, P. Sobre algunos Cryptostemmatidae, principalmente de la Argentina. **Acta Zoológica**, Lilloana, v. 10, p. 51-74, 1952.

WYGODZINSKY, P. W. A monograph of the Emesinae (Reduviidae, Hemiptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, [*s.l.*], v. 133, p.1-614, 1966.

ZEPON, T.; RABELLO, G. C.; BICHUETTE, M. E. Histórico sobre estudos ecológicos com foco na fauna aquática subterrânea brasileira. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 35, 2019, Bonito. **Anais** [...] Campinas: SBE, 2019. p. 662-677. Disponível em: http://www.cavernas.org.br/anais35cbe/35cbe_662-677.pdf. Acesso em: 13 set. 2021.

Iuiuniscus iuiuensis
Rodrigo Lopes Ferreira

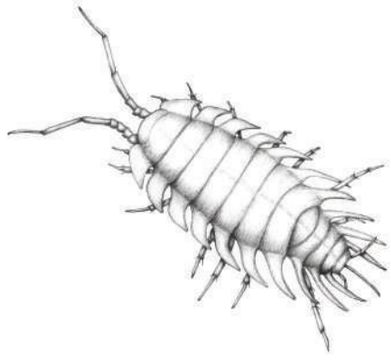
17

Isopoda: Oniscidea

IVANKLIN SOARES CAMPOS-FILHO
University of Cyprus, Department of Biological Sciences
Lefkosia (Nicosia) – Cyprus

GIOVANNA MONTICELLI CARDOSO
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea – CEBS
Departamento de Biologia
Universidade Federal de Lavras – UFLA

MARIA ELINA BICHUETTE
Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES
Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva
Universidade Federal de São Carlos – UFSCar



Introdução geral

Os isópodes terrestres, comumente conhecidos como "baratinhas de praia"[1], "tatuzinhos de jardim" ou "tatu bolinha"[2], pertencem à Ordem Isopoda, Subordem Oniscidea (ARAUJO, 1999a; WORMS, 2021). O grupo evoluiu de ancestrais marinhos, provavelmente durante o Carbonífero Superior (ca. 236 Ma) e, devido a modificações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, tornou-se, entre os crustáceos, a única linhagem completamente adaptada ao ambiente terrestre (BROLY *et al.*, 2013; HORNUNG, 2011; RICHARDSON; ARAUJO, 2015; TAITI, 2018). Atualmente, o grupo possui cerca de 4.000 espécies (CAMPOS-FILHO; TAITI, 2021) distribuídas em mais de 500 gêneros e 38 famílias, ocorrendo nos mais variados ambientes terrestres, incluindo a região litorânea, florestas tropicais, desertos, montanhas (elevações de até três mil metros), ambientes urbanos e, claro, o ambiente cavernícola (JAVIDKAR *et al.*, 2015; SCHMALFUSS, 2003; SFENTHOURAKIS; TAITI, 2015).

A subordem Oniscidea, em diversos estudos morfológicos e moleculares, teve sua monofilia confirmada (ERHARD, 1995, 1996, 1997; SCHMALFUSS, 1974, 1989; POORE, 2005; WÄGELE, 1989; WILSON, 2009). Contudo, com o avanço recente das metodologias moleculares, o grupo demostra possuir relações incertas quanto à presença da família Ligiidae Leach, 1814 dentro de Oniscidea, emergindo uma discussão acerca de possíveis invasões múltiplas do ambiente terrestre (DIMITRIOU *et al.*, 2019). Até o momento, a subordem possui cinco seções reconhecidas: Ligiidae, Tylida, Microcheta, Synocheta e Crinocheta, sendo que a última seção abrange mais de 80% de toda a diversidade do grupo (SCHMALFUSS, 1989; SCHMIDT, 2002, 2008).

MORFOLOGIA

Os isópodes terrestres, como um representante do filo Arthropoda, possuem o corpo segmentado, uma cutícula rígida e apêndices articulados (BRUSCA *et al.*, 2016). Em geral, o corpo pode ser dividido em três porções: (1) a **cabeça**, ou cefalotórax, incluindo dois pares de antenas, olhos compostos (às vezes reduzidos ou ausentes) e as peças bucais, compostas de um par de mandíbulas, maxílulas, maxila e maxílipodos; (2) o **pereon**, ou tórax, composto de sete segmentos, incluindo um par de pereópodos por segmento dispostos ventralmente; e (3) o **pleon**, ou abdomen, dividido em cinco segmentos, incluindo um par de pleópodos birremes por segmento dispostos ventralmente, o pleotélson e um par de urópodos birremes (Figura 1) (SUTTON, 1972). Observando atentamente a Figura 1, podemos notar que as estruturas mencionadas anteriormente podem ser subdivididas em subunidades, ou subarticulações, e suas nomenclaturas serão utilizadas daqui em diante. Para uma melhor compreensão, as descreveremos nos trechos a seguir.

A cabeça (Figura 2), ou cefalotórax, é formada pela fusão de um segmento do pereon e, por essa razão, possui um par de maxílipodos e, às vezes, pode apresentar *noduli laterales* (descritos mais à frente). A cabeça é bem conhecida morfologicamente dentro de Oniscidea (JACKSON, 1926, 1928) e apresenta importantes características utilizadas na taxonomia do grupo. Em linhas gerais, dorsalmente, a cabeça apresenta um vértex[3], os olhos compostos dispostos lateralmente (podem estar reduzidos ou ausentes em espécies endógenas e/ou cavernícolas), os lobos laterais (mais bem visualizados em vista dorsal) e o lobo medial (às vezes, pode estar bem desenvolvido). Frontalmente, podem ser visualizados o *profrons*, o *postfrons*,

1 O termo "baratinha de praia", também utilizado para Oniscidea, geralmente, remete aos representantes da família Ligiidae que, em sua grande maioria, habitam o ambiente litorâneo rochoso. No Brasil, os representantes da família pertencem ao gênero *Ligia* Fabricius, 1798 (ver Campos-Filho *et al*., 2018) e possuem uma interessante estratégia ecológica-evolutiva, o hábito corredor (ver Schmalfuss, 1984). Logo, quando você (leitor) deparar com um pequeno animal superveloz na praia, provavelmente está observando isópodes terrestres do gênero *Ligia*. Recentemente, o grupo de comédia *Porta dos Fundos*, em uma de suas produções intitulada *Reencarnação* menciona o grupo, ainda que não apresente os representantes de Oniscidea (ver link do vídeo disponível nas referências). Para os mais assíduos, na série *The Witcher*, hospedada pela Netflix, no segundo episódio da segunda temporada, representantes de Oniscidea foram descobertos pelo personagem *Geralt of Rivia*, em um momento no qual ele revira um tronco de árvore (também uma excelente forma de coleta). Outros vídeos de Oniscidea podem ser encontrados no YouTube, digitando a palavra *isopods* no buscador da plataforma.

2 Os termos "tatuzinho de jardim" e "tatu bolinha" referem-se aos representantes da família Armadillidiidae, gênero *Armadillidium* Brandt, 1831, comumente encontrados em ambientes antropizados e com a capacidade de enrolar-se em uma bola perfeita. Assim como o hábito corredor, este hábito também é classificado como uma estratégia ecológica-evolutiva (ver Schmalfuss, 1984).

3 O vértex pode apresentar tubérculos e as inserções musculares, estas bem visíveis como áreas despigmentadas.

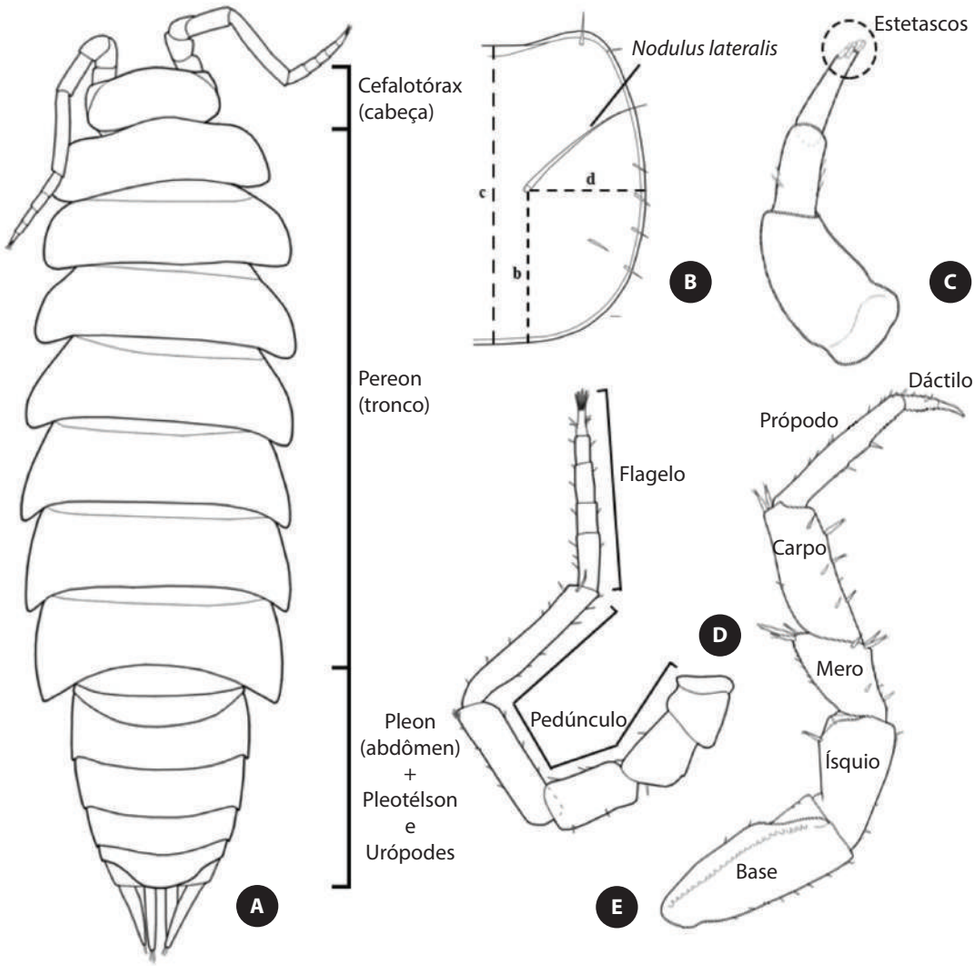


Figura 1. Esquema corporal de Oniscidea. **A)** *Xangoniscus* sp.; **B)** Exemplo de pereonito com destaque para a posição do *nodulus laterales* (Philosciidae); **C)** Antênula (*Xangoniscus* sp.); **D)** Antena (*Xangoniscus* sp.); **E)** Pereópodo 7 (Styloniscidae).

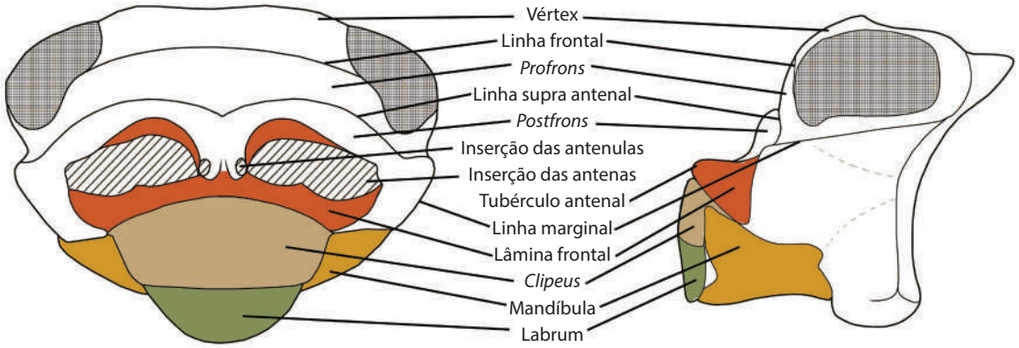


Figura 2. Esquema morfológico da cabeça de Oniscidea. *Ligia oceanica* (Linnaeus, 1767), adaptado de Jackson (1928).

o *clipeus* e o *labrum*; ainda, encontram-se a linha frontal (*linea frontalis*), subdividindo o *profrons* e o *postfrons*, e a linha supra antenal (*linea suprantennalis*), delimitando a porção superior do *postfrons*[4]. No *postfrons*, estão inseridos os dois pares de antenas (ver também Figura 1A, C, D) e, medialmente, pode haver uma lâmina frontal (*lamina frontalis*)[5] (VANDEL, 1943, 1952). Lateralmente, a cabeça apresenta uma linha marginal, que delimita os lobos laterais (JACKSON, 1926). Ventralmente, a cabeça apresenta as peças bucais, compostas de um par de mandíbulas, maxílas, maxílulas e maxílipodos, as quais apresentam importantes informações taxonômicas.

O pereon é formado por sete segmentos, os pereonitos. Dorsalmente, os pereonitos podem apresentar a superfície dorsal lisa ou tuberculada (em alguns casos os tubérculos são reduzidos, conferindo uma aparência granulada). Nesta superfície, encontram-se duas estruturas, que em geral são muito pequenas e, em muitas vezes, podem não ser percebidas por não-especialistas, sendo as setas escamosas e os *noduli laterales* (HORNUNG, 2011; WOOD *et al.*, 2017 para referências completas). As setas escamosas possuem formatos distintos, podendo variar em níveis de família, gênero ou espécie. Em alguns representantes, como a espécie do gênero *Trichorhina* Budde-Lund, 1908 ou *Metaprosekia* Leistikow, 2000, os pereonitos podem possuir um aspecto piloso, o que nada mais é do que a alta densidade dessas setas. Os *noduli laterales* (Figura 1) são setas sensoriais presentes nos epímeros dos pereonitos 1-7 (região lateral dos pereonitos) e, em alguns grupos, podem estar retidas na cabeça (lembrando que a cabeça é formada pela fusão de um segmento do pereon), por exemplo, em *Pagana* Budde-Lund, 1908, família Trachelipodidae Strouhal, 1953. Estas setas, em geral, são morfologicamente distintas das setas escamosas, mas em alguns grupos não são discerníveis, como em *Ischioscia* Verhoeff, 1928; em outros, são facilmente observadas, como em *Androdeloscia* Leistikow, 1999; e em outros, são menos perceptíveis, como os representantes de Armadillidae Brandt, 1831 ou Scleropactidae Verhoeff, 1938. Neste caso, um "olho treinado" será necessário. O posicionamento dos *noduli* ao longo dos pereonitos é de grande importância para a taxonomia, pois suas medidas em relação às margens laterais e posteriores (medidas d/c e b/c, respectivamente) geram um gráfico de coordenadas cartesianas (VANDEL, 1962), auxiliando no reconhecimento de gêneros e, em alguns casos, de espécies (ver Figura 1B).

Ainda no pereon, ventralmente, localizam-se sete pares de apêndices locomotores, os pereópodos, que são compostos pelos artículos: base, ísquio, mero, carpo, própodo e dáctilo (Figura 1E). Em geral, o primeiro e sétimo pares possuem as maiores informações taxonômicas, mas, em alguns casos, como nos representantes de *Xangoniscus* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014, todos os pereópodos podem apresentar características distintas. O carpo e o próp odo do pereópodo 1 possuem o aparato limpador de antenas (campo denso de setas), que pode estar disposto transversal ou longitudinalmente. O dáctilo é formado por duas garras, uma mais delgada internamente e outra mais robusta externamente. Aqui cabe ressaltar que em alguns grupos a garra interna pode estar reduzida ou ausente (SCHMIDT, 2002). Entre estas garras, localiza-se uma seta sensorial – a seta ungual – e dorsalmente à garra externa, encontra-se outra seta sensorial – a seta dactilar ou órgão dactilar – que pode variar distintamente entre espécies do mesmo gênero e é muito útil na taxonomia do grupo. Em grupos mais basais ou até em grupos mais derivados, o sexto e o sétimo pares de pereópodos podem apresentar escamas específicas utilizadas na captura e transporte de água. Em Oniscidea, estes pereópodos são também utilizados para a reprodução quando o macho se prende à fêmea. De uma forma geral, na taxonomia de Oniscidea, os pereópodos possuem importantes informações, como formato dos artículos das espécies, disposição e tipos de setas, disposição do aparato limpador das antenas, presença de lobos, entre outras. Estas estruturas merecem atenção especial quando observadas.

Por fim, o pleon (Figuras 1 e 3), ou abdômen, constituído por cinco segmentos, os pleonitos, um par de urópodos e o pleotélson, que é a fusão do último segmento do pleon e o télson (Figura 1A). O pleon possui um plano corporal reduzido em relação ao pereon, sendo os pleonitos 1 e 2 reduzidos e mais proximamente inseridos na porção posterior do sétimo pereonito. Os pleonitos 3 a 5 possuem as margens laterais expandidas, podendo esta expansão variar. Em representantes de plano corporal do tipo corredor ou nadador[7] é mais comum que os epímeros dos pleonitos sejam reduzidos, favorecendo a dinâmica da corrida ou do nado. Já em

4 A presença e/ou ausência das linhas frontal e supra antenal, muito utilizadas na taxonomia, podem variar de acordo com o grupo de Oniscidea.

5 Assim como as linhas frontal e supra antenal, a lâmina frontal pode variar dentro dos representantes de Oniscidea.

6 Estas escamas também estão dispostas ventralmente próximas à região de separação entre os epímeros dos pereonitos e os oostegitos (placas ventrais), junto à base de inserção dos pereópodos. Apresentam um sulco ou linha, na qual percorrem todos os pereonitos de forma transversa (ver Hoese 1981).

7 Aqui vale mencionar que a espécie troglóbia *Iuiuniscus iuiuensis* Souza, Senna & Ferreira, 2015 apesar de ser um representante anfíbio, possui os epímeros dos pereonitos 1-7 e pleonitos 3-5 extremamente desenvolvidos. Contudo, esta espécie apresenta uma estratégia ecológico-evolutiva do tipo construtor, devido à habilidade de ela construir abrigos com o sedimento da caverna.

representantes com o plano corporal aderente, rastejador ou volvacional é mais comum observar estes epímeros expandidos, de forma que preencham o espaço entre o epímero do pereonito 7 e pleotélson. Os urópodos são estruturas birremes inseridas lateralmente ao pleotélson e compostos de um protópodo (base) e dois ramos: o exópodo e o endópodo. De acordo com as categorias mencionadas anteriormente, assim como os epímeros dos pleonitos 3-5, o protópodo pode encontrar-se expandido, preenchendo o espaço entre o epímero do pleonito 5 e o pleotélson. O pleotélson, ou apenas télson, pode ter o seu formato variando de acordo com o grupo estudado (Figura 1A). Em taxonomia, as estruturas do pleon são de grande importância para o reconhecimento de famílias e/ou gêneros.

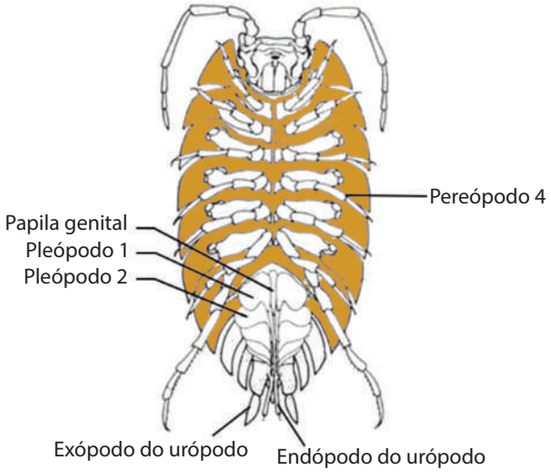


Figura 3. Esquema corporal de Oniscidea, porção ventral. *Oniscus asellus* Linnaeus, 1758, adaptado de Sutton (1980).

O pleon, em sua porção ventral, apresenta cinco pares de pleópodos birremes, constituídos por um exópodo e um endópodo[8]. Cabe ressaltar que os dois primeiros pares do macho, além de apresentarem as modificações reprodutivas, portam informações extremamente úteis para a taxonomia do grupo. Os dois primeiros pares endópodos são alongados e podem apresentar uma estruturação complexa. Em Synocheta, o protópodo, o exópodo do pleópodo 1 e o endópodo do pleópodo 2 do macho possuem formatos distintos de acordo com o grupo. Exemplo: espécies de *Xangoniscus* e *Pectenoniscus* Andersson, 1960 apresentam a porção distal do endópodo do pleópodo 2 do macho com estruturação complexa. Em Crinocheta, o protópodo dos pleópodos 1 e 2 encontram-se reduzidos e as principais características estão retidas no pleópodo 1 e, em alguns casos, no endópodo 2. Por exemplo, em representantes de *Benthana* Budde-Lund, 1908 ou *Trichorhina* o endópodo é tido como simples, enquanto em espécies de *Androdeloscia* ou *Erophiloscia* Vandel, 1972, os mesmos podem estar extremamente modificados.

Como mencionado anteriormente, os Oniscidea conquistaram o ambiente terrestre e tornaram-se independentes de uma fonte externa de água para o desenvolvimento embrionário. Logo, dentre as modificações morfológicas que possibilitaram esse processo evolutivo, podemos destacar duas importantes estruturas: a primeira é o surgimento e desenvolvimento dos pulmões pleopodais, estruturas especializadas para a respiração aérea, podendo variar desde uma simples área respiratória (redução do espessamento da cutícula do exópodo) até uma estrutura ramificada que pode atingir as proximidades do coração (FERRARA *et al.*, 1994, 1997; LEISTIKOW; ARAUJO, 2001; PAOLI *et al.*, 2002). A segunda estrutura é o marsúpio ou microaquário, que propicia o desenvolvimento da prole independentemente de uma fonte externa de água (APPEL *et al.*, 2011; HOESE, 1984; HOESE; JANSSEN, 1989; WIESER, 1984).

REPRODUÇÃO

A cópula (Figura 4) ocorre quando o macho se posiciona no dorso da fêmea de forma oblíqua ou transversa[10] (KIGHT, 2009; SUTTON, 1980). O contato ocorre em um curto espaço de tempo, a fim de reduzir o risco de predação. Tanto este processo como todos os fatores fisiológicos reprodutivos são complexamente modulados por: 1) fatores abióticos, como por exemplo, temperatura, fotoperíodo, umidade, latitude, etc.; 2) fatores bióticos, como presença e interação com os machos (aumento da vitelogênese e receptividade), escolha do parceiro, competição espermática, presença de microrganismos, e etc.; e, 3) fatores genéticos (CAUBET *et al.,* 1998; KIGHT, 2009; LEFEBVRE; CAUBET, 2010; LEFEBVRE *et al.,* 2000; MOREAU *et al.,* 2001). O desenvolvimento da prole é direto, isto é, não há estágios larvais como em outros grupos de crustáceos. Logo, ao longo dos estágios do desenvolvimento, eles nascem como "mancas"[11] (ARAUJO *et al.*, 2004; BRUM; ARAUJO,

8 Em representantes de Synocheta, por exemplo Styloniscidae, o protópodo encontra-se desenvolvido e, em Tylidae, o pleópodo 1 está ausente.

9 O marsúpio pode ser classificado em dois tipos, o do tipo anfíbio ou aberto, encontrado em representantes Ligiidae Leach, 1814, e o do tipo terrestre ou fechado, encontrado nas formas mais derivadas (ver Hoese, 1984).

10 Para uma melhor visualização do processo de cópula, em uma publicação recente acerca do grupo, dois vídeos de curta duração demostram claramente o posicionamento dos espécimes (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2022, ver material suplementar).

11 Diferenciados dos jovens por possuírem o pereon composto de 6 segmentos, o qual passará a ser composto por sete segmentos após a primeira ou segunda muda.

2007; SOKOLOWICZ; ARAUJO, 2011; MONTESANTO, 2018; ZECCHIN; MONTESANTO, 2019), passam a ser juvenis e tornam-se adultos, com morfologias semelhantes, todos estes atravessando um estágio de muda, comum em Arthropoda.

Morfologicamente, os apêndices reprodutores dos machos, endópodo dos pleópodos 1 e 2 (ver Figura 3), são mais conhecidos em Oniscidea, provavelmente devido ao seu uso na taxonomia. A genitália das fêmeas, localizada no pereonito 5, próximo à base do respectivo pereópodo, apenas poderá ser observada em seu momento reprodutivo[12] (SUZUKI, 2005; SUZUKI; ZIEGLER, 2005), e esta possui uma importante peculiaridade: a presença de uma espermateca[13] (SUZUKI; ZIEGLER, 2005, 2014), a fim de armazenar espermatozoides. Este armazenamento, muito importante para a vitelogênese, pode ser visto como uma estratégia evolutiva para uma possível ausência de machos na população ou nos casos em que machos não consigam estimulá-las adequadamente (LEFEBVRE *et al.* 2019). Durante a reprodução, as fêmeas possuem papel fundamental para o sucesso reprodutivo e não desempenham apenas as funções de carregar, proteger e fornecer alimento[14] à prole. São também responsáveis pela escolha do macho, do momento da cópula e do pareamento com o macho, entre outros (LEFEBVRE *et al.* 2019).

Figura 4. *Xangoniscus santinhoi* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020 em cópula. Foto: (Rodrigo L. Ferreira).

O cuidado parental, comum em outros representantes de crustácea, é raro em Oniscidea. Poucos são os representantes do grupo que apresentam este comportamento. No geral, os isópodes habitantes de regiões desérticas demostram algum tipo de comportamento social, incluindo o cuidado parental. *Hemilepistus reaumurii* (Milne Edwards, 1840) (Agnaridae), o mais conhecido, apresenta também características comportamentais peculiares, como monogamia e único evento reprodutivo ao longo da vida[15] (ACHOURI, 2012; SHACHAK *et al.,* 1979; THIEL, 2000). Outros comportamentos específicos, podendo ser relacionados com o cuidado parental, como construção, manutenção e defesa das galerias, hábitos diurnos ou noturnos e reconhecimento químico da prole, são conhecidos para *H. reaumurii* (SHACHAK *et al.*, 1979), espécies do gênero *Porcellio* (Porcellionidae) habitantes de regiões desérticas na Tunísia (MEDINI-BOUAZIZ, 2018; MEDINI-BOUAZIZ *et al.*, 2016) e *Schizidium tiberianum* Verhoeff, 1923 (Armadillidiidae) (WARBURG, 1994; WARBURG; COHEN, 1991). O cuidado parental em *H. reaumurii* é realizado por ambos os indivíduos adultos e, contrariamente, em *Porcellio albinus* Budde-Lund, 1885[16], apenas as fêmeas guardam a prole (MEDINI-BOUAZIZ *et al.*, 2017; THIEL, 2000).

COMPORTAMENTO E ECOLOGIA

Dentre as adaptações comportamentais, podemos mencionar duas características que estão estritamente ligadas aos aspectos morfológicos e fisiológicos. A primeira envolve a capacidade de enrolar-se (volvação) e está presente em algumas famílias do grupo, como Armadillidae, Pudeoniscidae e Scleropactidae, onde as características morfológicas do mecanismo de encaixe são importantes em um contexto taxonômico (SCHMIDT, 2002, 2003). Além do mais, esta habilidade é, em parte, responsável pela resistência à perda de água (WIESER, 1963) e também usada como estratégia de defesa contra predadores (SCHMALFUSS, 1984). A segunda envolve o hábito gregário (ALEE, 1926), o qual é estimulado por feromônios de agregação ou de reprodução, a fim de reduzir a superfície corporal exposta sensível à transpiração, prevenindo a perda de água (BROLY *et al.,* 2014; SCHMALFUSS, 1998; TAKEDA, 1980,

12 Aqui, também são necessários olhos bem treinados, tanto para reconhecer os poros como para identificar se a fêmea está em fase de muda de reprodução.

13 Um aspecto interessante, já mencionado por outros pesquisadores e/ou colegas que se aventuram em criar isópodes em aquários, é que, às vezes, não compreendem como o seu aquário tornou-se repleto de isópodes quando eles colocaram apenas um indivíduo. Como resposta, sempre perguntamos qual era o sexo do indivíduo.

14 Cabe lembrar que em espécies sem extensão marsupial, a fêmea não se alimenta quando está ovígera, devido ao estreitamento do ducto alimentar e, em espécies com extensão marsupial, a fêmea se alimenta mesmo ovígera. Para uma melhor compreensão deste ver Hoese (1984), Hoese e Janssen (1989) e Appel *et al.* (2011).

15 Monogamia e semélparidade é também observada em *Hemilepistus klugii* (Brandt, 1833) e *Schizidium tiberianum* (ver Warburg & Cohen, 1991; Warburg, 1994; Kashani *et al.*, 2011).

16 Espécie considerada iterópora.

1984). Este hábito também possui benefícios adicionais, como a redução do consumo de oxigênio, o aumento do crescimento corporal, os estímulos bióticos para a reprodução e outros (BROLY *et al.*, 2012, 2013, 2015).

Não podemos esquecer ainda que o processo de terrestrialização envolve uma nova dieta. Logo, a dieta dos oniscídeos passou a consistir, principalmente, de matéria orgânica em decomposição, como folhas, madeira, fungos e tapetes de bactérias. Algumas vezes, os oniscídeos podem predar outros invertebrados e, ocasionalmente, larvas de insetos (PAOLETTI; HASSAL, 1999; ZIMMER *et al.*, 1996, 2003; ZIMMER; TOPP, 2000, 2002). Como estes animais, em conjunto com outros organismos, compõem a macrofauna edáfica e são considerados importantes detritívoros relacionados ao processo de decomposição da matéria orgânica, sua dinâmica e densidade populacional influenciam este processo, podendo afetar a composição física e química do solo (QUADROS; ARAUJO, 2008; ZIMMER *et al.*, 2005; ZIMMER; TOPP, 2000).

Como todo animal em algum nível faz parte de uma teia trófica, os Oniscidea também podem servir de alimento para diversos animais, como outros artrópodes (aranhas, escorpiões e insetos) e vertebrados (anfíbios, répteis e mamíferos insetívoros) (ARAUJO, 1999a; PARIS, 1963; WARBURG *et al.*, 1984). Porém, quando atacados, mostram diferentes estratégias de defesa diretamente relacionadas à sua constituição corporal (Figura 5), sendo classificados como: corredores, aderentes, escavadores, espinhosos, volvacionais (roladores) e não conformistas, espécies que não se encaixam dentro categorias anteriores (SCHMALFUSS, 1984, para maior clareza acerca destas categorias). Além dessas, outras duas categorias funcionais foram propostas: os saltadores (HASSALL *et al.*, 2006), registrada para um representante de *Burmoniscus* do Sabah, Malásia, e os nadadores (TAITI; XUE, 2012), presentes, principalmente, em representantes cavernícolas adaptados secundariamente ao ambiente aquático do meio subterrâneo.

As cavernas no Brasil e os Oniscidea

O Brasil apresenta uma grande quantidade de cavidades naturais subterrâneas (cavernas) em seu território, ultrapassando 22.000 registros na base de dados oficial do CECAV/ICMbio (CANIE, 2020). Essas cavernas são formadas por diversos tipos de rocha, como carbonáticas, siliciclásticas, ígneas e ferruginosas. É interessante observar que as cavernas parecem configurar um refúgio importantíssimo para os isópodes, pois são ambientes de alta umidade e pouca flutuação de temperatura, mesmo em regiões com climas mais semiáridos (FERNANDES *et al.*, 2019). Tal fato corrobora a ideia de que, possivelmente, os isópodes terrestres representarão o grupo com o maior número de táxons subterrâneos no Brasil, levando em consideração os representantes troglóbios e troglófilos. Diversos grupos de Oniscidea do meio subterrâneo aparentam ter preferência por micro-habitats específicos, como depósitos de guano frescos e matéria vegetal decomposta ou são oportunistas no uso destes recursos (Figura 6).

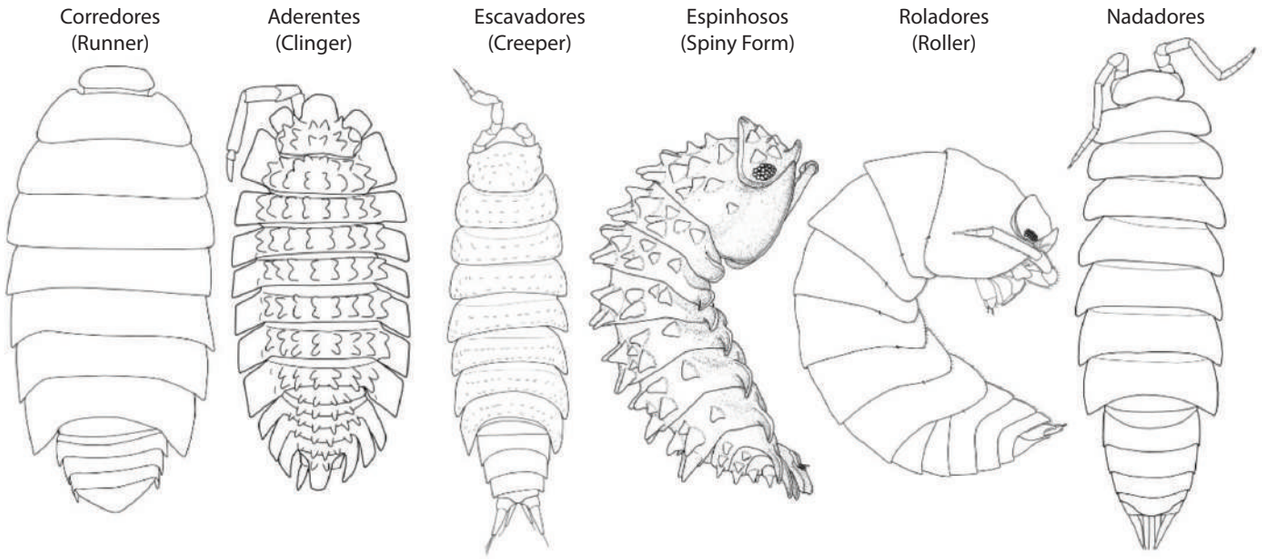


Figura 5. Categorias ecomorfológicas de Oniscidea para o ambiente cavernícola brasileiro, *sensu* (SCHMALFUSS, 1984) e (TAITI; XUE, 2012), incluindo espécies epígeas. A partir da esquerda: *Benthana* sp. (Philosciidae), *Neotroponiscus* sp. (Bathytropidae), *Pectenoniscus* sp. (Styloniscidae), *Diploexochus echinatus* Brandt, 1833 (Armadillidae), *Circoniscus* sp. (Scleropactidae) e *Xangoniscus* sp. (Styloniscidae).

Figura 6. A) Maria E. Bichuette em coleta na Gruta da Tapagem (Caverna do Diabo), Parque Estadual Caverna do Diabo, Eldorado, estado de São Paulo; **B)** *Xangoniscus loboi* Campos-Filho, Gallão & Bichuette, 2022 dentro de poça d'água na Gruta da Pingueira II, Serra do Ramalho, estado da Bahia; **C)** Entrada da caverna de minério de ferro demostrando a cobertura vegetal de entorno, Parauapebas, estado do Pará; **D)** Material de coleta junto à matéria orgânica em decomposição; **E)** Dubioniscidae sp. em cobertura vegetal úmida (musgo) na parede em caverna no município de Altamira, estado do Pará. Fotos: A (Tamirez Zepon) B-E (Maria Elina Bichuette).

Diversidade de espécies troglóbias

Até o momento, 72 espécies de isópodes terrestres foram registradas para o ambiente subterrâneo no Brasil, sendo que 38 são classificadas como troglóbias (Tabela 1, Figuras 7 e 8). As demais espécies são classificadas como troglófilas. Certamente, há casos em que as espécies podem ser consideradas como possíveis trogloxenas ou acidentais. No entanto, de forma geral, faltam informações de ocorrência fora das cavernas, ou seja, ausência de coletas no ambiente epígeo ou superficial.

Geralmente, as principais características troglomórficas em Oniscidea são a ausência de pigmentação e de olhos, clássicas em outros diversos grupos de invertebrados. Em alguns grupos, é possível observar o alongamento do corpo e/ou apêndices (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2014; FERNANDES *et al.*, 2016; REBOLEIRA *et al.*, 2015).

A lista a seguir traz todas as espécies consideradas troglóbias até junho de 2022 e o mapa (Figura 8) mostra as ocorrências dessas espécies. Pelas regiões de ocorrência das espécies, fica claro que o mapa é resultado do esforço de coletas dos dois laboratórios mais ativos, que têm o foco em estudos da fauna subterrânea no Brasil: Laboratório de Estudos Subterrâneos da Universidade Federal de São Carlos (LES/UFSCar) e Centro de

Estudos em Biologia Subterrânea da Universidade Federal de Lavras (CEBS/UFLA). Observam-se ainda muitas lacunas de distribuição para estudos faunísticos, que demandam tempo para coletas, recursos humanos para o processamento das amostras e especialistas para o reconhecimento delas.

A maioria das espécies ocorre fora de Unidades de Conservação e, principalmente, na litologia calcária, havendo poucos registros em litologia arenítica e quartzítica, o que também demonstra esforços maiores de coleta neste tipo de litologia no Brasil. Vale destacar ainda a existência de centenas a milhares de espécimes coletados em cavernas ferruginosas provenientes, especialmente, de estudos de consultoria ambiental (licenciamento). No entanto, podemos dizer que para estes espécimes os estudos ainda estão no início, pois a maioria não foi determinada ou mesmo descrita para a ciência. Assim como observado para outros táxons, o impedimento taxonômico também é a regra para os Oniscidea subterrâneos brasileiros. Cabe ainda ressaltar que, certamente, há dezenas a centenas de Oniscidea troglófilos a serem descritos, o que aumentará a representatividade deste grupo nas cavernas brasileiras.

A Figura 9 demonstra um pouco da diversidade de espécies de Oniscidea encontradas em cavernas do Brasil.

Tabela 1. Lista das espécies troglóbias descritas para o Brasil e seus registros atualizados.

Família **Styloniscidae** Vandel, 1952

Gênero ***Chaimowiczia*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2021
1. ***Chaimowiczia obyobytyra*** Cardoso, Bastos-Pereira & Ferreira, 2022
Chaimowiczia obyobytyra Cardoso *et al*., 2022a: 141, figs 1-5, 6C, D.
Espécie anfíbia registrada apenas para a caverna Serra Verde, município de Coribe, estado da Bahia (CARDOSO *et al.*, 2022a).

2. ***Chaimowiczia tatus*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2021
Chaimowiczia tatus Cardoso *et al*., 2021: 48, figs 2-5.
Espécie anfíbia registrada apenas para a caverna Gruta do Padre, município de Santana, estado da Bahia (CARDOSO *et al.*, 2021).

3. ***Chaimowiczia uai*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2021
Chaimowiczia uai Cardoso *et al.*, 2021: 53, figs 6-9.
Espécie anfíbia registrada apenas para a caverna Lapa d'água do Zezé, município de Itacarambi, estado de Minas Gerais (CARDOSO *et al.*, 2021).

Gênero ***Iuiuniscus*** Souza, Ferreira & Senna, 2015
4. ***Iuiuniscus iuiuensis*** Souza, Ferreira & Senna, 2015
Iuiuniscus iuiuensis Souza et al., 2015: 6, figs. 1–3, 4D, E, 5, 6; Campos-Filho *et al.*, 2016: 2; Angarten *et al.*, 2017: 17; Bastos-Pereira *et al.*, 2017: 292; Campos-Filho *et al.*, 2017: 70; Cavalcanti, 2017: 50, Tab. 2; Campos-Filho *et al.*, 2018: 4; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Silva *et al.*, 2018: 55; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423 e 425, figs 3-6, 17A; Fernandes *et al.* 2019: 1104, Tab. 1; Cardoso *et al.*, 2020a: 84.
Espécie anfíbia registrada apenas para a caverna Lapa do Baixão, município de Iuiu, área cárstica da Serra do Iuiu, estado da Bahia (SOUZA *et al.*, 2015).

Gênero ***Pectenoniscus*** Andersson, 1960
5. ***Pectenoniscus carinhanhensis*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Pectenoniscus carinhanhensis Cardoso *et al.*, 2020b: 13, figs 11-13, 21, 22D.
Espécie registrada para as cavernas Gruna da Água Clara, Gruna dos Peixes II e Gruna dos Índios, todas localizadas no município de Carinhanha, área cárstica da Serra do Ramalho, estado da Bahia (CARDOSO *et al.*, 2020b).

6. ***Pectenoniscus fervens*** Campos-Filho, Taiti & Bichuette, 2022
Pectenoniscus fervens Campos-Filho *et al.*, 2022a: 46, figs 1, 2C, D, 4D, E, 7,8.
Espécie registrada para a caverna Gruta Toca Coroa do Frade, município de Coronel José Dias, estado do Piauí (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2022a).

7. ***Pectenoniscus iuiuensis*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Pectenoniscus iuiuensis Cardoso *et al.,* 2020b: 10, figs 8-10, 21, 22C.
Espécie registrada para a caverna Baixa da Fortuna, município de Iuiu, área cárstica da Serra do Iuiu, estado da Bahia (CARDOSO *et al.,* 2020b).

8. ***Pectenoniscus juveniliensis*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Pectenoniscus juveniliensis Cardoso *et al.*, 2020b: 6, figs 5-7, 21, 22B.
Espécie registrada para a caverna Gruta do Tabuleirinho, também conhecida como Lapa Grande, município de Juvenília, estado de Minas Gerais (CARDOSO *et al.,* 2020b).

9. ***Pectenoniscus liliae*** Campos-Filho, Bichuette & Taiti, 2019
Pectenoniscus liliae Campos-Filho *et al.,* 2019: 430, figs 8-10, 17; Cardoso *et al.,* 2020b: 2, fig. 21.
Espécie registrada para as cavernas Gruna do Chico Pernambuco e Gruna do Enfurnado, ambas localizadas no município de Coribe, área cárstica da Serra do Ramalho, estado da Bahia (CAMPOS-FILHO *et al.,* 2019).

10. ***Pectenoniscus montalvaniensis*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Pectenoniscus montalvaniensis Cardoso *et al.,* 2020b: 2, figs 1-4, 21, 22A.
Espécie registrada para a caverna Abrigo da Ema, município de Montalvânia, estado de Minas Gerais (CARDOSO *et al.,* 2020b).

11. ***Pectenoniscus morrensis*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Pectenoniscus morrensis Cardoso *et al.,* 2020b: 17-20, 21, 22F.
Espécie registrada para a caverna Gruta dos Brejões, município de Morro do Chapéu, estado da Bahia (CARDOSO *et al.,* 2020b).

12. ***Pectenoniscus pankaru*** Campos-Filho, Torres & Bichuette, 2022
Pectenoniscus pankaru Campos-Filho *et al.*, 2022a: 43, figs 1, 3E, 4A-C, 5, 6.
Espécie registrada para a caverna Gruna do Govi, município de Feira da Mata, estado da Bahia (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2022a).

13. ***Pectenoniscus santanensis*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Pectenoniscus santanensis Cardoso *et al.,* 2020b: 14-16, 21, 22E.
Espécie registrada para a caverna Gruta do Padre, município de Santana, estado da Bahia (CARDOSO *et al.,* 2020b).

Gênero ***Spelunconiscus**** Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014
14. ***Spelunconiscus castroi*** Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014
Spelunconiscus castroi Campos-Filho, Araujo & Taiti *in* Campos-Filho *et al.,* 2014: 368, figs. 5–8, 40; Campos-Filho *et al.,* 2016: 2; Angarten *et al.,* 2017: 17; Bastos-Pereira *et al.,* 2017: 292; Campos-Filho *et al.,* 2017: 70; Cavalcanti, 2017: 50, Tab. 2; Campos-Filho *et al.,* 2018: 4; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Silva *et al.,* 2018: 56; Campos-Filho *et al.,* 2019: 423.
Espécie anfíbia registrada para a caverna da Eritrina, município de Matozinhos, estado de Minas Gerais (CAMPOS-FILHO *et al.,* 2014).

Gênero ***Xangoniscus*** Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014
15. ***Xangoniscus aganju*** Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014
Thailandoniscus sp. 2 Trajano & Bichuette, 2010: 10, Tab. 1; Cavalcanti, 2017: 50, Tab. 2.
Xangoniscus aganju Campos-Filho, Araujo & Taiti *in* Campos-Filho *et al.*, 2014: 373, figs. 9–13, 40.; Campos-Filho *et al.*, 2016: 2; Campos-Filho *et al.*, 2017: 70; Fernandes *et al.*, 2016: 7, Tab. 1; Trajano *et al.*, 2016: 1817; Angarten *et al.*, 2017: 17; Bastos-Pereira *et al.*, 2017: 292; Cavalcanti, 2017: 50, Tab. 2; Campos-Filho *et al.*, 2018: 5; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423; Cardoso *et al.*, 2020a: 84, fig. 20.
Espécie anfíbia registrada para as cavernas Gruna do Chico Pernambuco, Gruna do Domingão e Gruna do Mandiaçu, todas localizadas no município de Carinhanha, área cárstica da Serra do Ramalho, estado da Bahia (CAMPOS-FILHO *et al.,* 2014, 2019).

* Após a elaboração deste capítulo, uma nova espécie troglóbia do gênero *Spelunconiscus* foi descrita para a região de Lagoa Santa, Minas Gerais (BASTOS-PEREIRA *et al*., 2022).

16. ***Xangoniscus ceci*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Xangoniscus ceci Cardoso *et al.*, 2020a: 93, figs 9-11, 19C, 20.
Espécie anfíbia registrada para caverna Mãe Diná, município de São João da Ponte, estado de Minas Gerais (CARDOSO *et al.*, 2020a).

17. ***Xangoniscus dagua*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Xangoniscus dagua Cardoso *et al.*, 2020a: 89, figs 5-8, 19B, 20.
Espécie anfíbia registrada para a caverna Lapa D'Água, Parque Estadual da Lapa Grande, município de Montes Claros, estado de Minas Gerais (CARDOSO *et al.*, 2020a).

18. ***Xangoniscus ibiracatuensis*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Xangoniscus ibiracatuensis Cardoso *et al.*, 2020a: 97, figs 12-14, 19D, 20.
Espécie anfíbia registrada para a caverna Gruta São José III, município de Ibiracatu, estado de Minas Gerais (CARDOSO *et al.*, 2020a).

19. ***Xangoniscus itacarambiensis*** Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2017
Xangoniscus itacarambiensis Bastos-Pereira *et al.*, 2017: 292, figs. 1D-5; Campos-Filho *et al.*, 2017: 70; Campos-Filho *et al.*, 2018: 5; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Silva *et al.*, 2018: 56, Tabs. 1–4, figs. 2c, 3–9, 10a-d, f; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423; Cardoso *et al.*, 2020a: 84, fig. 20.
Espécie anfíbia registrada para a caverna Gruta Olhos D'Água, município de Itacarambi, Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, estado de Minas Gerais (BASTOS-PEREIRA *et al.*, 2017).

20. ***Xangoniscus lapaensis*** Campos-Filho, Gallo & Bichuette, 2022
Xangoniscus lapaensis Campos-Filho, Gallo & Bichuette *in* Campos-Filho *et al.* 2022b: 4, figs 1, 2, 4-7.
Espécie anfíbia registrada para a caverna Gruna Boca da Lapa, município de Feira da Mata, área cárstica da Serra do Ramalho, estado da Bahia (CAMPOS-FILHO *et al.* 2022b).

21. ***Xangoniscus loboi*** Campos-Filho, Gallão & Bichuette, 2022
Xangoniscus loboi Campos-Filho, Gallão & Bichuette *in* Campos-Filho *et al.* 2022b: 7, figs 1, 3, 8-11.
Espécie anfíbia registrada para a caverna Gruna da Pingueira II, município de Feira da Mata, área cárstica da Serra do Ramalho, estado da Bahia (CAMPOS-FILHO *et al.* 2022b).

22. ***Xangoniscus lundi*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Xangoniscus lundi Cardoso *et al.*, 2020a: 85, figs 1-4, 19A, 20.
Espécie endêmica e anfíbia registrada para a caverna Lapa Grande, Parque Estadual da Lapa Grande, município de Montes Claros, estado de Minas Gerais (CARDOSO *et al.*, 2020a).

23. ***Xangoniscus odara*** Campos-Filho, Bichuette & Taiti, 2016
Xangoniscus odara Campos-Filho *et al.*, 2016: 2, figs. 2–7, 14; Angarten *et al.*, 2017: 17; Campos-Filho *et al.*, 2017: 70; Bastos-Pereira *et al.*, 2017: 292; Campos-Filho *et al.*, 2018: 5; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Silva *et al.*, 2018: 56; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423; Cardoso *et al.*, 2020a: 84, fig. 20.
Espécie anfíbia registrada para a caverna Lapa do Cipó, Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, município de Itacarambi, estado de Minas Gerais (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2016).

24. ***Xangoniscus santinhoi*** Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020
Xangoniscus santinhoi Cardoso *et al.* 2020a: 100, figs 15-18, 19E, 20.
Espécie anfíbia registrada para a caverna Lapa do Zezé e Lapa d'Água do João Ferreira, município de Itacarambi, estado de Minas Gerais (CARDOSO *et al.*, 2020a).

Família **Philosciidae** Kinahan, 1857

Gênero ***Alboscia*** Schultz, 1995
25. ***Alboscia jotajota*** Campos-Filho, Bichuette & Taiti, 2020
Alboscia jotajota Campos-Filho, Bichuette & Taiti *in* Campos-Filho *et al.*, 2020: 6, figs 2-4, 14.
Espécie registrada para as cavernas Gruta Minotauro, Parque Estadual de Intervales, e caverna Ressurgência das Areias de Água Quente, Parque Estadual Turístico Alto do Ribeira, ambas localizadas no município de Iporanga, estado de São Paulo (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2020).

Gênero ***Benthana*** Budde-Lund, 1908
26. ***Benthana iporangensis*** Lima & Serejo, 1993
Benthana iporangensis Lima & Serejo, 1993: 490, figs. 1–4; Pinto-da-Rocha, 1995: 97; Souza-Kury, 1998: 659; Leistikow & Wägele, 1999: 14; Schmalfuss, 2003: 53; Campos-Filho *et al.*, 2015: figs. 30, 31, 32C; Pires *et al.*, 2015: 69, Tab. 1; Trajano *et al.*, 2016: 1819; Bastos-Pereira *et al.*, 2017: 292; Cavalcanti, 2017: 49, Tab. 2; Campos-Filho *et al.*, 2018: 10; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423; Campos-Filho *et al.*, 2020: 16, fig. 14.
Espécie registrada para as cavernas Gruta Detrás (Parque Estadual de Intervales), Ressurgência das Areias de Água Quente, Gruta do Couto e Gruta do Morro Preto (Parque Estadual Turístico Alto do Ribeira), todas localizadas no município de Iporanga, estado de São Paulo (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2020).

27. ***Benthana xiquinhoi*** Campos-Filho, Bichuette & Taiti, 2019
Benthana xiquinhoi Campos-Filho, Bichuette & Taiti *in* Campos-Filho *et al.*, 2019: 434, figs 11-13, 18D.
Espécie registrada para as cavernas Gruna Parede Vermelha, Gruna Veio de Aurélio e Gruna Lava Pé, todas localizadas no Povoado de Igatu, no município de Andaraí, nos limites do Parque Nacional da Chapada Diamantina, estado da Bahia (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2019).

Gênero ***Metaprosekia*** Leistikow, 2000
28. ***Metaprosekia igatuensis*** Campos-Filho, Fernandes & Bichuette, 2020
Metaprosekia igatuensis Campos-Filho, Fernandes & Bichuette *in* Campos-Filho *et al.*, 2020: 18, figs 8-10, 14.
Espécie registrada para a caverna Gruna Rio dos Pombos, Povoado de Igatu, município de Andaraí, nos limites do Parque Nacional da Chapada Diamantina, estado da Bahia (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2020).

Família **Scleropactidae** Verhoeff, 1938

Gênero ***Amazoniscus*** Lemos de Castro, 1967
29. ***Amazoniscus eleonorae*** Souza, Bezerra & de Araújo, 2006
Amazoniscus eleonorae Souza *et al.*, 2006: 37, figs. 1–20; Campos-Filho *et al.*, 2014: 361, fig. 40; Pires *et al.*, 2015: 69, Tab. 1; Campos-Filho *et al.*, 2016: 2; Angarten *et al.*, 2017: 17; Bastos-Pereira *et al.*, 2017: 292; Campos-Filho *et al.*, 2017: 70; Cavalcanti, 2017: 49, Tab. 2; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Campos-Filho *et al.*, 2018: 16; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423.
Espécie registrada para as cavernas Pedra da Cachoeira, Planaltina e Limoeiro, todas as cavernas localizadas no município de Altamira, estado do Pará (SOUZA *et al.*, 2006).

30. ***Amazoniscus leistikowi*** Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014
Amazoniscus leistikowi Campos-Filho, Araujo & Taiti *in* Campos-Filho *et al.*, 2014: 391, figs. 23–25, 40; Campos-Filho *et al.*, 2016: 2; Angarten *et al.*, 2017: 17; Campos-Filho *et al.*, 2017c: 11; Campos-Filho *et al.*, 2017: 70; Cavalcanti, 2017: 49, Tab. 2; Campos-Filho *et al.*, 2018: 16; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423.
Espécie registrada para a caverna Abrigo do Sismógrafo, município de Altamira, estado do Pará (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2014).

31. ***Amazoniscus spica*** Campos-Filho, Aguiar & Taiti, 2020
Amazoniscus spica Campos-Filho, Aguiar & Taiti *in* Campos-Filho *et al.*, 2020: 23, figs 11-14.

Espécie registrada para a caverna ferruginosa CAV-20, Jaguar, município de Parauapebas, estado do Pará (CAMPOS-FILHO *et al.* 2020).

Gênero ***Circoniscus*** Pearse, 1917
32. ***Circoniscus buckupi*** Campos-Filho & Araujo, 2011
Circoniscus buckupi Campos-Filho & Araujo, 2011b: 28, figs. 1–3, 7; Pires *et al.*, 2015: 69, Tab. 1; Campos-Filho *et al.*, 2016: 2; Angarten et al., 2017: 17; Bastos-Pereira *et al.*, 2017: 292; Campos-Filho *et al.*, 2017: 70; Cavalcanti, 2017: 49, Tab. 2; Bueno *et al*., 2018: 6, Tab. 2; Campos-Filho *et al.*, 2018: 17; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423.
Espécie registrada para diversas cavernas ferruginosas da região do município de Parauapebas, estado do Pará (CAMPOS-FILHO; ARAUJO, 2011; CAMPOS-FILHO *et al.,* 2018).

33. ***Circoniscus carajasensis*** Campos-Filho & Araujo, 2011
Circoniscus carajasensis Campos-Filho & Araujo, 2011: 34, figs. 4–7; Campos-Filho *et al.*, 2014: 396, fig. 40; Pires *et al.*, 2015: 69, Tab. 1; Campos-Filho *et al.*, 2016: 2; Angarten *et al.*, 2017: 17; Bastos-Pereira *et al.*, 2017: 292; Campos-Filho *et al.*, 2017: 70; Cavalcanti, 2017: 49, Tab. 2; Campos-Filho *et al.*, 2018: 17; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423.
Espécie registrada para diversas cavernas ferruginosas da região do município de Canaã dos Carajás, estado do Pará (CAMPOS-FILHO; ARAUJO, 2011; CAMPOS-FILHO *et al.,* 2018).

Família **Pudeoniscidae** Lemos de Castro, 1973

Gênero ***Iansaoniscus*** Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2017
34. ***Iansaoniscus georginae*** Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2017
Iansaoniscus georginae Campos-Filho, Araujo & Taiti *in* Campos-Filho *et al.*, 2017: 78, figs.
6–8; Campos-Filho *et al.*, 2018b: 457; Campos-Filho *et al.*, 2018: 24; Gallão & Bichuette, 2018: 7, Tab. 1; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423; Cardoso *et al*., 2022b: 128, fig. 9.
Espécie registrada para a caverna das Borboletas, município de Paripiranga, estado da Bahia (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2017).

35. ***Iansaoniscus iraquara*** Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2017
Iansaoniscus iraquara Campos-Filho, Araujo & Taiti *in* Campos-Filho *et al.*, 2017: 74, figs. 3–5; Campos-Filho *et al.*, 2018: 24; Campos-Filho *et al.*, 2019: 423; Cardoso *et al*., 2022b: 128, fig. 9.
Espécie registrada para a caverna Buraco do Cão (Bolo de Noiva), município de Iraquara, estado da Bahia (CAMPOS-FILHO *et al.*, 2017).

36. ***Iansaoniscus leilae*** Cardoso, Bastos-Pereira & Ferreira, 2022
Iansaoniscus leilae Cardoso *et al.*, 2022: 129, figs 1-4.
Espécie registrada para a Toca do Gonçalo e Toca da Tiquara, município de Campo Formoso, estado da Bahia (CARDOSO *et al.*, 2022).

37. ***Iansaoniscus paulae*** Cardoso, Bastos-Pereira & Ferreira, 2022
Iansaoniscus paulae Cardoso *et al.*, 2022: 134, figs 5-8.
Espécie registrada para a caverna Lapa do Bode, município de Itaeté, estado da Bahia (CARDOSO *et al*., 2022).

Família **Armadillidae** Brandt, 1831

Gênero ***Gabunillo*** Schmalfuss & Ferrara, 1983
38. ***Gabunillo aridicola*** Souza, Senna & Kury, 2010
Gabunillo aridicola Souza *et al.*, 2010: 2, figs. 1–9.
Espécie registrada para a caverna Gruta do Sobradinho, Sítio Pé Queimado, município de Aiuaba, estado do Ceará (SOUZA *et al.* 2010).

Figura 7. A) *Chaimowiczia uai* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2021; **B)** *Iuiuniscus iuiuensis* Souza, Ferreira & Senna, 2015; **C)** *Pectenoniscus carinhanhensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020; **D)** *Spelunconiscus castroi* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014; **E)** *Xangoniscus dagua* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020; **F)** *Metaprosekia igatuensis* Campos-Filho, Fernandes & Bichuette, 2020; **G)** *Amazoniscus spica* Campos-Filho, Aguiar & Taiti, 2020; **H)** *Circoniscus buckupi* Campos-Filho & Araujo, 2011; **I)** *Gabunillo* sp. Barra de escala: 1 mm.

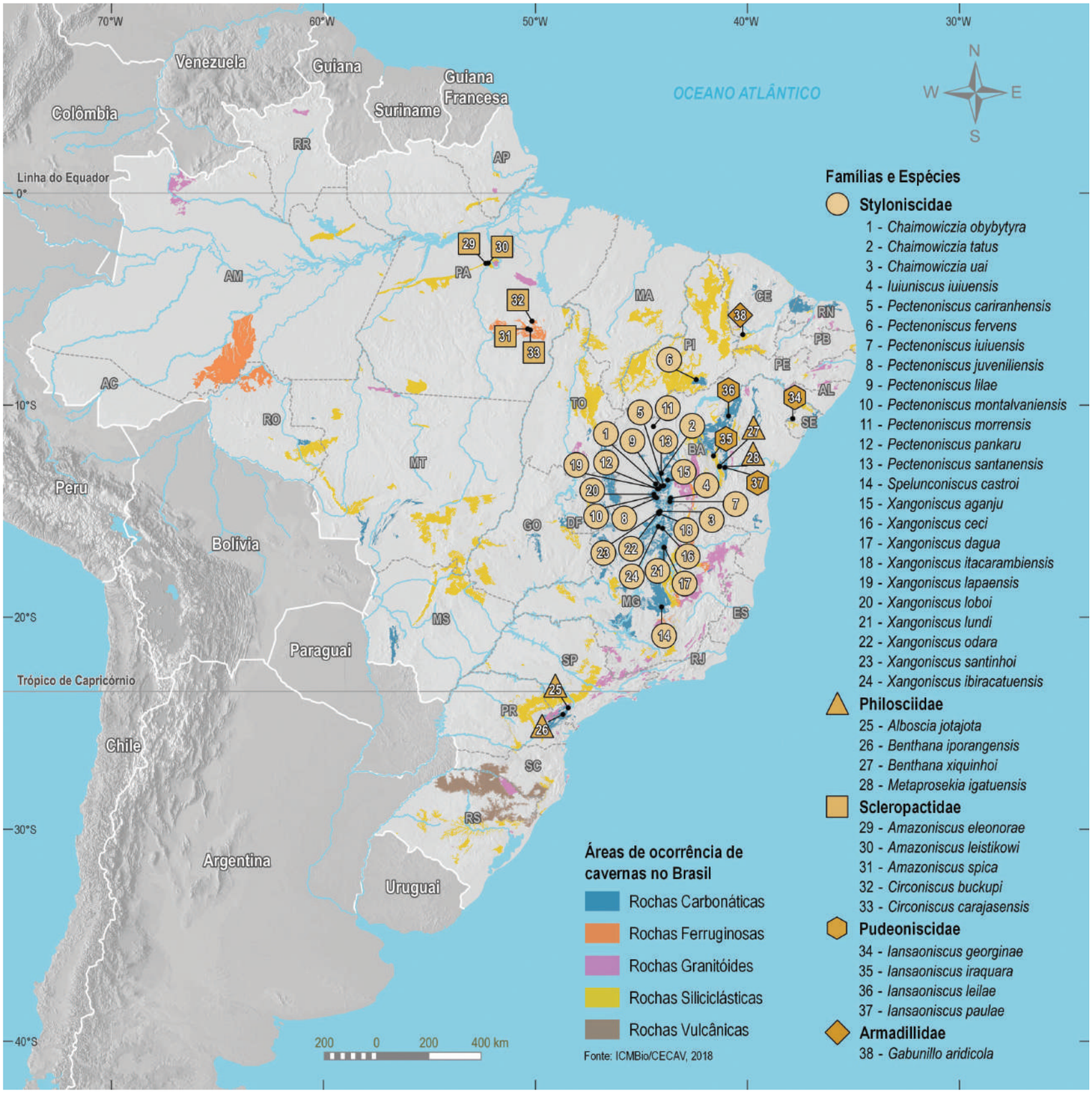


Figura 8. Mapa com a localidade-tipo das espécies de isópodes troglóbios descritos para o Brasil.

Figura 9. A) *Iuiuniscus iuiuensis* Souza, Ferreira & Senna, 2015; **B)** *Pectenoniscus iuiuensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020; **C)** *Xangoniscus ibiracatuensis* Cardoso, Bastos-Pereira, Souza & Ferreira, 2020; **D)** *Xangoniscus odara* Campos-Filho, Bichuette & Taiti, 2016; **E)** *Circoniscus* sp.; **F)** *Trichorhina* sp.; **G)** *Novamundoniscus* sp.; **H)** Armadillidae sp.; **I)** *Venezillo* sp.; **J)** Styloniscidae sp.; **K)** *Xangoniscus loboi* Campos-Filho, Gallão & Bichuette, 2022; **L)** Styloniscidae sp. Fotos: A-C (Rodrigo L. Ferreira); D (Jonas E. Gallão); E, G (Robson de A. Zampaulo); F, H-J, L (Lucas M. Rabelo); K (Maria Elina Bichuette).

Principais métodos de coleta e conservação

A coleta de isópodes terrestres no ambiente subterrâneo é, em sua maioria, realizada de forma ativa e necessita apenas de poucos materiais, excluindo o equipamento básico de incursão nas cavernas (capacete, lanterna, macacão, cordas etc.). O principal requisito para a coleta é um "bom olho" ou "um olho treinado" e um pouco de teimosia, considerando que as populações subterrâneas deste grupo, às vezes, são reduzidas e, dependendo do estudo a ser realizado, o número de indivíduos poderá ser insuficiente. Dentre os principais materiais, podemos destacar as pinças de ponta fina alongadas e/ou curtas e pinceis (tanto os mais delicados como os mais robustos) para a captura direta dos espécimes (Figura 6). Outro instrumento muito útil e conhecido na literatura entomológica é um aspirador de sucção, que evitará maiores danos aos espécimes e, caso necessário, eles poderão ser transportados vivos ao laboratório para cultivo. No entanto, caso a caverna apresente elevada quantidade de matéria orgânica, como serapilheira e/ou troncos, é recomendado o uso de uma bandeja de fundo branco ou escuro para servir como contraste durante a coleta. Assim, toda a fauna de invertebrados pode ser bem visualizada. Uma forma de coleta, não tão comum em Oniscidea, mas que é muito útil, é o uso de redes de malha fina para coleta de espécies anfíbias em travertinos, poças ou drenagens subterrâneas existentes no interior das cavernas, uma técnica que reduz a possibilidade de danos aos espécimes.

Para a conservação dos espécimes coletados, é recomendado o uso de etanol 70% e microtubos plásticos com capacidade entre 2 e 2,5ml ou tubos de 50 ml, visando a individualização dos espécimes frágeis. A gradação alcoólica propiciará estudos morfológicos detalhados, pois é necessário que a solução tenha uma maior quantidade de água para não comprometer as estruturas dos animais. Quando imersos em etanol 95% ou absoluto, para estudos moleculares, os animais tornaram-se mais quebradiços, pois o álcool remove a água dos espécimes, tornando-os mais rígidos e difíceis de manipulação. Para os menos habituados com a rotina de laboratório, uma dica fundamental é sempre etiquetar os frascos de coleta utilizando papel vegetal e caneta de pigmentação do tipo nanquim. A pigmentação da tinta não se tornará opaca ou reagirá na presença do álcool dentro do tubo, bastando apenas escrever e esperar um pouco para secar e inserir nos frascos.

Caso os microtubos não sejam fechados corretamente (não perceptível ao olho) e o álcool venha a evaporar, os espécimes poderão ficar secos[17], e logo será necessário o uso de glicerina e um pouco de paciência, pois neste caso será preciso esperar alguns dias para a glicerina penetrar nas articulações, permitindo, assim, o manuseio do material. A partir do momento em que a glicerina for adicionada aos tubos, o meio de conservação deverá ser apenas este. Caso o álcool seja adicionado, mesmo que para observação em lupa, o material tenderá a diafanizar com o passar do tempo. Caso isto ocorra, no caso de espécies troglóbias, o trabalho se tornará hercúleo para os olhos, dificultando a visualização dos apêndices por meio de microscopia de luz, pois apenas uma tênue linha externa da estrutura estará visível. Após a expedição de coleta, deve-se etiquetar novamente as amostras, trocar os tubos e, dependendo da quantidade de material, armazenar em ambiente refrigerado (geladeira) para evitar que o álcool evapore.

Por fim, nunca esquecer de uma máquina fotográfica digital para o registro do ambiente no entorno da caverna, dos microhabitats em que estes animais ocorrem na caverna e, se possível, fotos e filmes curtos dos espécimes *in situ*[18], detalhando comportamentos importantes.

Chave de identificação

As chaves de identificação para famílias e gêneros a seguir buscarão, em tentativa, abranger as espécies cavernícolas tratadas anteriormente. A fim de facilitar futuras identificações, uma chave das famílias registradas até o momento é proposta. Cabe lembrar que as chaves a seguir não serão necessariamente dicotômicas, podendo ser compostas por um conjunto de características. Quando possível, características ecológicas serão mencionadas.

As famílias Philosciidae, Scleropactidae e Armadillidae não serão contempladas em chaves específicas devido à grande plasticidade morfológica delas. Estas terão sua composição taxonômica e sua distribuição ampliadas à medida que mais localidades forem estudadas. Até o presente momento, considerando os representantes subterrâneos do Brasil, Philosciidae apresenta apenas dois gêneros com espécies troglóbias, *Alboscia* e *Benthana*; o mesmo observa-se para Scleropactidae, *Amazoniscus* e *Circoniscus*; e para a família Armadillidae apenas *Gabunillo* apresenta um representante troglóbio. Os demais representantes dessas famílias são considerados troglófilos ou sem categorias definidas, ou mesmo, acidentais (CAMPOS-FILHO; ARAUJO, 2011; CAMPOS-FILHO *et al.*, 2015, 2018, 2019, 2020; FERNANDES *et al.*, 2019; SOUZA *et al.*, 2006, 2010).

17 Isso é descoberto no momento que se adiciona mais álcool e os espécimes irão flutuar.

18 Atualmente, com a tecnologia disponível, os telefones celulares mais avançados podem realizar este trabalho sem nenhuma preocupação.

Oniscidea

1 Animais sem capacidade de volvação **2**

1' Animais com capacidade de volvação **3**

2 Formato corpóreo tipo escavador (*sensu* Schmalfuss 1984) ou nadador (*sensu* Taiti & Xue, 2012), representantes terrestres ou anfíbios, superfície dorsal lisa ou granulada, olhos ausentes (espécies cavernícolas), *noduli laterales* não discerníveis ou ausentes, flagelo antenal composto de 3-7 artículos, endito interno da maxílula composto de 3 penícilios, mandíbula com processo molar bem desenvolvido e ausente de penicílio molar..... **Styloniscidae**

2'Formato corpóreo tipo escavador ou corredor (*sensu* Schmalfuss, 1984), representantes exclusivamente terrestres, superfície dorsal lisa, olhos ausentes ou composto de omatídeos, flagelo antenal composto de 3 artículos, *noduli laterales* presentes, endito interno da maxílula composto de 2 penicílios, mandíbula com processo molar não desenvolvido e penicilio molar presente..... **Philosciidae**

3 Flagelo antenal composto de 2 artículos, télson triangular e\ou em formato de ampulheta sendo tão longo quanto largo, exópodos dos pleópodos com pulmões pleopodais (*sensu* Paoli *et al.*, 2002) ou áreas respiratórias (*sensu* Leistikow & Araujo, 2001..... **4**

3' Flagelo antenal composto de 3 artículos, télson triangular mais longo do que largo, margem lateral do epímero do pereonito 1 apresentando um sulco (**não similar** aos representantes de Eubelidae) para acomodação da antena durante volvação (sulco reduzido ou ausente em espécies cavernícolas), exópodos dos pleópodos desprovidos de áreas respiratórias..... **Pudeoniscidae**

4 Cabeça com porção dorsal podendo apresentar sulco(s) profundos(s) (geralmente presente em espécies epígeas), superfície dorsal podendo ser lisa ou levemente granulada ou pilosa (alta densidade de setas escamosas), margem lateral do epímero do pereonito 1 desprovido de sulco para encaixe do pereonito 2 (acomodação dos pereonitos durante volvação), télson triangular com margens laterais quase retas (margem distal com aparência arredondada), órgão apical da antena longo (similar em comprimento com o artículo distal do flagelo), exópodos dos pleópodos 1 e 2 com áreas respiratórias (*sensu* Leistikow & Araujo, 2001)..... **Scleropactidae**

4' Cabeça sem sulco(s) profundos, superfície dorsal lisa ou levemente tuberculada ou fortemente tuberculada (tubérculos aparentam espinhos longos, *sensu* Schmalfuss 1984), margem lateral do epímero do pereonito 1 (algumas vezes podendo atingir o epímero 3) provida com sulco para encaixe do pereonito 2 durante volvação, télson triangular com margens laterais convexas (margem distal com aparência triangular), ou télson em formato de ampulheta, órgão apical da antena curto, exópodo dos pleópodos com pulmões pleopodais (*sensu* Paoli *et al.*, 2002) ..... **Armadillidae**

Styloniscidae

1 Animais com comprimento de até 3,5 mm, formato corpóreo tipo escavador (*sensu* Schmalfuss 1984), exclusivamente terrestres, superfície dorsal granulada, macho com os exópodos dos pleópodos 1 e 2 não recobertos pelo exópodo do pleópodo 3 ..... **2**

1' Animais com comprimento variando de 5 a 12 mm, formato corpóreo tipo nadador (*sensu* Taiti & Xue, 2012), animais anfíbios, superfície dorsal lisa, macho com os exópodos dos pleópodos 1 e 2 recobertos pelo exópodo do pleópodo..... **3**

2 Antênula com estetascos distais robustos e distalmente fundidos ou simples, endito externo da maxílula composto de 5-7 dentes simples, mandíbula podendo apresentar uma seta longa visível em estereomicroscópio (*sensu* Mulaik, 1960), exópodo e endópodo do urópodo inseridos no mesmo nível, endópodo do pleópodo 2 do macho largos e com porção distal sem estruturação complexa..... ***Cylindroniscus***

2' Antênula com estetascos distais simples arranjados em formato de pente, endito externo da maxílula composto de 8-9 dentes simples, exópodo e endópodo do urópodo inseridos em níveis distintos, endópodo do pleópodo 2 do macho largos e com porção distal apresentando estruturação complexa..... ***Pectenoniscus***

3 Epímeros dos pereonitos 1-7 e pleonitos 3-5 lateralmente expandidos e afunilados (epímeros com aparência espinhosa), espécie com capacidade construtora (animais constroem abrigos com substrato da caverna para proteção) ..... ***Iuiuniscus***

3' Epímero dos pereonitos 1-7 e pleonitos 3-5 não expandidos, espécie desprovida de capacidade construtora **4**

4 Cabeça com linha supra antenal deprimida na porção central (aparência de U), epímeros dos pereonitos 1-7 subrectangulares, expandidos lateralmente e espaçados, flagelo antenal composto de 3 artículos ..... ***Chaimowiczia***

4' Cabeça com linha supra antenal fortemente deprimida na porção central (aparência de V), epímero dos pereonitos 1-7 não expandidos e não espaçados, flagelo antenal composto de mais de 3 artículos **5**

5 Ísquio do pereópodo 7 do macho sem lobo ventral em forma de esporão, endópodo do pleópodo 2 do macho com porção distal apresentando estruturação complexa (lobo triangular retorcido e seta transversa) ..... ***Xangoniscus***

5' Ísquio do pereópodo 7 do macho com lobo ventral em forma de esporão (ver Bastos-Pereira *et al.*, no prelo), endópodo do pleópodo 2 do macho com porção distal afunilando e sem estruturação complexa ..... ***Spelunconiscus***

Principais coleções do Brasil

Dentre as principais coleções de isópodes terrestres subterrâneos, incluindo também espécimes do ambiente epígeo, podem ser destacadas:

Coleção de Carcinologia do Museu de Zoologia[19] (MZUSP), Universidade de São Paulo, São Paulo, sob curadoria do Prof. Dr. Marcos Domingos Siqueira Tavares. A coleção do MZUSP é uma coleção de referência e fiel depositária, tanto para o depósito de tipos como de material não tipo, e onde encontram-se várias espécies cavernícolas e não cavernícolas, as quais tivemos a oportunidade de descrever. A coleção possui uma grande quantidade de material proveniente de coletas da Profa. Dra. Eleonora Trajano[20], reconhecida como uma das referências no país em estudos de fauna subterrânea envolvendo biodiversidade e conservação.

Coleção de Crustáceos do Museu Nacional[21] (MNRJ), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, sob curadoria da Profa. Dra. Cristiana Serejo. A coleção do MNRJ abrange uma grande quantidade de material de Oniscidea, incluindo espécimes do ambiente subterrâneo.

Coleção do Laboratório de Estudos Subterrâneos[22] (LES) da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, sob curadoria da Profa. Dra. Maria Elina Bichuette. A coleção do LES inclui estritamente material proveniente de ambientes cavernícolas e do seu entorno, contendo material de quase todas as áreas cársticas brasileiras, sendo assim uma das maiores referências para o depósito de material científico. Vale ressaltar que a coleção abrange não apenas isópodes terrestres cavernícolas, mas contém uma ampla diversidade faunística de invertebrados e vertebrados e conta com a colaboração de pesquisadores nacionais e internacionais e de estudantes de graduação e pós-graduação supervisionados por ela.

Coleção de Invertebrados Subterrâneos[23] (ISLA) da Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais, sob curadoria do Prof. Dr. Rodrigo Lopes Ferreira. A coleção ISLA, assim como a coleção LES, abrange uma ampla diversidade de material de várias áreas cársticas brasileiras e de diversos grupos de invertebrados, sendo também uma coleção para depósito de material científico. Esta coleção, também conta com a colaboração dos estudantes de graduação e pós-graduação supervisionados pelo Prof. Rodrigo L. Ferreira e com pesquisadores nacionais e internacionais.

19 https://mz.usp.br/pt/laboratorios/carcinologia/

20 Prof. Dra. Eleonora Trajano atuou junto ao Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo de junho de 1981 a fevereiro de 2015, e atualmente está aposentada. Continua atuando como revisora de diversos periódicos e na produção de artigos e livros, ou capítulos de livros, científicos acerca do ambiente subterrâneo.

21 https://www.museunacional.ufrj.br/

22 http://www.lesbio.ufscar.br/

23 http://www.biologiasubterranea.com.br/pt/colecao/acervo/

Coleção de Invertebrados do Museu de História Natural de Capão da Imbuia[24], Curitiba, Paraná. A coleção possui um acervo de mais de 1.800 lotes de representantes de crustáceos, na qual estão depositadas duas espécies de *Trichorhina* provenientes de cavernas do estado do Paraná publicadas em 2015 (CAMPOS-FILHO *et al*., 2015).

Coleção de Crustacea do Museu de Zoologia[25] **(UFBA)** da Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia, sob curadoria do Prof. Dr. Rodrigo Johnsson Tavares da Silva. Até o momento, a coleção possui o depósito de material tipo referente à descrição de *Iuiuniscus iuiuensis* (SOUZA *et al*., 2015).

Coleção de Isópodes Terretres do Museu de História Natural de Florença (MZUF), Seção de Zoologia "La Specola"[26], Università degli Studi di Firenze, sob curadoria do Dr. Stefano Taiti. A coleção de Oniscidea do MZUF detém a maior quantidade de isópodes terrestres em nível mundial, incluindo representantes de ambientes cavernícolas brasileiros.

24 https://mhnci.webnode.com/

25 http://www.mzufba.ufba.br/WEB/Cole%C3%A7%C3%B5es_Crustacea.html

26 https://www.sma.unifi.it/vp-245-la-specola.html

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer ao programa de pesquisa ONISILOS pela bolsa de pós-doutorado concedida a I.S. Campos-Filho (Research Project titled "Biodiversity of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Cyprus in the light of integrative taxonomy", funded by the "ONISILOS Research Program – 2018"); ao CECAV (Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas), IABS (Instituto Brasileiro de Desenvolvimento e Sustentabilidade) e TCCE ICMBio/Vale S.A. (Termo de Compromisso de Compensação Espeleológica/Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade) pelo apoio financeiro concedido a G.M. Cardoso; a FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) e CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo financiamento dos projetos de pesquisa desenvolvidos por M.E. Bichuette. Agradecemos a Jonas Eduardo Gallão, Lucas Mendes Rabelo, Robson de Almeida Zampaulo, Rodrigo Lopes Ferreira e Tamires Zepon pelas fotografias cedidas. Por fim, agradecemos especialmente a Paula Beatriz Araujo pelas valiosas considerações.

Referências

ACHOURI, M. S. Breeding phenology and reproductive strategies in terrestrial isopod species (Crustacea Isopoda Oniscidea) from Tunisia. *In*: ZHANG, X. (ed.). **Phenology and Climate Change**. [*S.l.*]: IntechOpen, 2012. Disponível em: https://www.intechopen.com/chapters/32921.

ALLEE, W. Studies in animal aggregations: Causes and effects of bunching in land isopods. **Journal of experimental Zoology**, [*s.l.*], v. 45, p. 255-277, 1926.

ANDERSSON, A. A case of intersexuality in *Benthana longicornis* Verhoeff (Oniscidae). **Arkiv för Zoologi**, [*s.l.*], v. 12, p. 415-419, 1960.

ANGARTEN, N. B. O.; RAMOS, A. M.; ANASTÁCIO, E. M. F.; TAGLIARI, P. D. Caracterização da fauna de invertebrados em cavidades naturais no âmbito do licenciamento ambiental da ferrovia de integração oeste-leste. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 34, 2017, Campinas. **Anais** [...]. Campinas: SBE, 2017. p. 9-21. Disponível em: http://www.cavernas.org.br/anais34cbe/34cbe_009-021.pdf. Acesso em: 24 nov. 2021.

APPEL, C.; QUADROS, A. F.; ARAUJO, P. B. Marsupial extension in terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Nauplius**, [*s.l.*], v. 19, p. 123-128, 2011.

ARAUJO, P. B. Subordem Oniscidea (isópodos terrestres, "tatuzinhos"). *In*: BUCKUP, L.; BOND-BUCKUP, G. (ed.). **Os crustáceos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: UFRGS, 1999a. p. 237-256.

ARAUJO, P. B. Two new species of *Alboscia* Schultz, 1995 from Rio Grande do Sul, Brazil (Isopoda, Oniscidea, Philosciidae). **Crustaceana**, [*s.l.*], v. 72, 1999b. p. 487-496.

ARAUJO, P. B.; AUGUSTO, M. M.; BOND-BUCKUP, G. Postmarsupial development of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): the manca stages. **Journal of Natural History**, [*s. l.*], v. 38, n. 8, p. 951-965, 2004.

BASTOS-PEREIRA, R.; SOUZA, L. A.; FERREIRA, R. L. A new amphibious troglobitic styloniscid from Brazil (Isopoda, Oniscidea, Synocheta). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4294, p. 292-300, 2017.

BASTOS-PEREIRA, R.; SOUZA, L. A.; SANDI, B. A.; FERREIRA, R. L. FERREIRA. A new species of *Spelunconiscus* (Isopoda: Oniscidea: Styloniscidae) for Brazilian caves: new record for the type species and an emended diagnosis for the genus. **Nauplius**, 30: e2022018, 2022.

BRANDT, J. F. Isopoda. Gleichfüßler. *In*: BRANDT, J. F.; RATZEBURG, J. C. T. (ed.). **Medizinische Zoologie oder getreue Darstellung und Beschreibung der Tiere die in der Arzneimittellehre in Betracht kommen, in systematischer Folge her-**

ausgegeben. Berlin: Isopoda, 1831. v. 2, p. 12-13, 70-84.

BROLY, P.; DEVILLE, P.; MAILLET, S. The origin of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). **Evolutionary Ecology**, [*s.l.*], v. 27, p. 461-476, 2013.

BROLY, P.; MULLIER, R.; DENEUBOURG, J. L.; DEVIGNE, C. Aggregation in woodlice: Social interaction and density effects. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 176, p. 133-144, 2012.

BROLY, P.; MULLIER, R.; DEVIGNE, C.; DENEUBOURG, J. L. Regulatory mechanisms of group distributions in a gregarious arthropod. **Royal Society Open Science**, [*s.l.*], v. 2, p. 150428, 2015.

BROLY, P.; MULLIER, R.; DEVIGNE, C.; DENEUBOURG, J. L.; DEVIGNE, C. Effects of group size on aggregation against desiccation in woodlice (Isopoda: Oniscidea). **Physiological Entomology**, [*s.l.*], v. 39, p. 165-171, 2014.

BRUM, P. E. D.; ARAUJO, P. B. The manca stages of *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s. l.*], v. 24, n. 2, p. 493-502, 2007.

BRUSCA, R. C.; MOORE, W.; SHUSTER, S. M. **Invertebrates**. 3rd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2016.

BUDDE-LUND, G. **Crustacea Isopoda Terrestria per Familias et Genera et Species Descripta**. Copenhagen: Nielsen & Lydiche, 1885. 319 p.

BUDDE-LUND, G. Isopoda von Madagaskar und Ostafrika mit Diagnosen verwandter Arten. *In:* VOELTZKOW, A. (ed.). **Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905**. Stuttgart: Wissenschaftliche Ergebnisse, 1908. v. 2, p. 12-18, 265-308.

BUENO, A. A. P.; ARAUJO, P. B.; SANTOS, S. Ludwig Buckup's academic life and his contribution to Carcinology. **Nauplius**, [*s.l.*], v. 26, p. e2018007, 2018.

CAMPOS-FILHO, I. S.; ARAUJO, P. B. Two new troglobitic species of Scleropactidae (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Pará, Brazil. **Nauplius**, [*s.l.*], v. 19, p. 27-39, 2011.

CAMPOS-FILHO, I. S.; ARAUJO, P. B.; BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E.; TAITI, S. Terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Brazilian caves. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 172, p. 360-425, 2014.

CAMPOS-FILHO, I. S.; BICHUETTE, M. E.; MONTESANTO, G.; ARAUJO, P. B.; TAITI, S. The first troglobiotic species of the family Pudeoniscidae (Crustacea, Isopoda, Oniscidea), with descriptions of a new genus and two new species. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 23, p. 69-84, 2017.

CAMPOS-FILHO, I. S.; BICHUETTE, M. E.; TAITI, S. Three new species of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Brazilian caves. **Nauplius**, [*s.l.*], v. 24, p. e2016001, 2016.

CAMPOS-FILHO, I. S.; CARDOSO, G. M.; AGUIAR, J. O. Catalogue of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Brazil: an update with some considerations. **Nauplius**, [*s.l.*], v. 26, p. e2018038, 2018.

CAMPOS-FILHO, I. S.; FERNANDES, C. S.; CARDOSO, G. M.; BICHUETTE, M. E.; AGUIAR, J. O.; TAITI, S. Two new species and new records of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Brazilian caves. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4564, n. 2, p. 422-448, 2019.

CAMPOS-FILHO, I. S.; FERNANDES, C. S.; CARDOSO, G. M.; BICHUETTE, M. E.; AGUIAR, J. O.; TAITI, S. New species and new records of terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) of the families Philosciidae and Scleropactidae from Brazilian caves. **European Journal of Taxonomy**, [*s.l.*], v. 606, p. 1-38, 2020.

CAMPOS-FILHO, I. S.; GALLO, J. S.; GALLÃO, J. E.; TORRES, D. F.; HORTA, L.; CARPIO-DÍAZ, Y. M.; LÓPEZ-OROZCO, C. M.; BORJA-ARRIETA, R.; AGUIAR, J. O.; BICHUETTE, M. E. Unique and fragile diversity emerges from Brazilian caves: two new amphibious species of *Xangoniscus* Campos-Filho, Araujo & Taiti, 2014 (Oniscidea, Styloniscidae) from Serra do Ramalho karst area, state of Bahia, Brazil. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 42, p. 1-22, 2022.

CAMPOS-FILHO, I. S. *et al.* Expanding the knowledge on the diversity of the cavernicolous Styloniscidae Vandel, 1952 (Oniscidea, Synocheta) from Brazil, with descriptions of two new species from the semiarid karst regions. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 1101, p. 35-55, 2022b.

CAMPOS-FILHO, I. S.; TAITI, S. **Oniscidea taxonomy: present and future, 2021**. [*S.l.: s.n.*], 2021. Disponível em: https://spinicornis.be/istib2021/presentations/. Acesso em: 24 nov. 2021.

CAMPOS-FILHO, I. S.; TAITI, S.; ARAUJO, P. B. Taxonomic revision of the genus *Benthana* Budde-Lund, 1908 (Isopoda: Oniscidea: Philosciidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4022, p. 1-73, 2015.

CARDOSO, G. M.; BASTOS-PEREIRA, R.; SOUZA, L. A.; FERREIRA, R. L. New troglobitic species of *Xangoniscus* (Isopoda: Styloniscidae) from Brazil, with notes on their habitats and threats. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4819, n. 1, p. 84-108, 2020a.

CARDOSO, G. M.; BASTOS-PEREIRA, R.; SOUZA, L. A.; FERREIRA, R. L. New cave species of *Pectenoniscus* Andersson, 1960 (Isopoda: Oniscidea: Styloniscidae) and an identification key for the genus. **Nauplius**, [*s.l.*], v. 28, p. e2020039, 2020b.

CARDOSO, G. M.; BASTOS-PEREIRA, R.; SOUZA, L. A.; FERREIRA, R. L. *Chaimowiczia*: a new Iuiuniscinae genus from Brazil (Oniscidea, Synocheta, Styloniscidae) with the description of two new troglobitic species. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 39, p. 45-62, 2021.

CARDOSO, G. M.; BASTOS-PEREIRA, R.; FERREIRA, R. L. A new species of *Chaimowiczia* from the karstic Serra do Ramalho plateau, Brazil (Oniscidea, Synocheta, Styloniscidae). **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 42, p. 139-149, 2022a.

CARDOSO, G. M.; BASTOS-PEREIRA, R.; FERREIRA, R. L. Two

new troglobitic species of *Iansaoniscus* from Brazilian caves (Crustacea, Isopoda, Pudeoniscidae). **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 43, p. 127-143, 2022b.

CAUBET, Y.; JUCHAULT, P.; MOCQUARD, J. P. Biotic triggers of female reproduction in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacean: Oniscidea). **Ethology Ecology & Evolution**, [*s.l.*], v. 10, p. 209-226, 1998.

CAVALCANTI, L. F. Dados secundários de espécies classificadas como troglóbias e troglomórficas para o projeto áreas prioritárias para a conservação do patrimônio espeleológico brasileiro. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 34, 2017, Campinas. **Anais** [...]. Campinas: SBE, 2017. p. 43-66. Disponível em: http://www.cavernas.org.br/anais34cbe/34cbe_043-066.pdf. Acesso em: 24 nov. 2021.

DIMITRIOU, A. C.; TAITI, S.; SFENTHOURAKIS, S. Genetic evidence against monophyly of Oniscidea implies a need to revise scenarios for the origin of terrestrial isopods. **Nature Scientific Reports**, [*s.l.*], v. 9, p. 18508, 2019.

ERHARD, F. Untersuchungen am Skelet-Muskel-System des Landassel-Pleon. Ein Beitrag zur phylogenetischsystematischen Stellung der Familie Mesoniscidae. **Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft**, [*s.l.*], v. 88, p. 144, 1995.

ERHARD, F. Das pleonale Skelet-Muskel-System und die phylogenetisch-systematische Stellung der Familie Mesoniscidae (Isopoda: Oniscidea). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde**, [*s.l.*], v. 538, p. 40, 1996. Serie A.

ERHARD, F. Das pleonale Skelet-Muskel-System von *Titanethes albus* (Synocheta) und weiterer Taxa der Oniscidea (Isopoda), mit Schlußfolgerungen zur Phylogenie der Landasseln. **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde**, [*s.l.*], v. 550, p. 70, 1997. Serie A.

FABRICIUS, J. C. **Supplementum entomologiae systematicae**. Hafniae: CG Proft & Storch, 1798. p. 296-306.

FERNANDES, C. S.; BATALHA, M. A.; BICHUETTE, M. E. Does the cave environment reduce functional diversity? **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 11, p. e0151958, 2016.

FERNANDES, C. S.; CAMPOS-FILHO, I. S.; ARAUJO, P. B.; BICHUETTE, M. E. Synopsis of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Brazilian caves, with emphasis on new records from north, midwest, northeast and southeast regions. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 53, n. 17-18, p. 1095-1129, 2019.

FERRARA, F.; PAOLI, P.; TAITI, S. Philosciids with pleopodal lungs? The case of the genus *Aphiloscia* Budde-Lund, 1908 (Crustacea: Isopoda: Oniscidea), with a description of six new species. **Journal of natural History**, [*s.l.*], v. 28, p. 1231-1264, 1994.

FERRARA, F.; PAOLI, P.; TAITI, S. An original respiratory structure in the xeric genus *Periscyphis* Gerstaecker, 1873 (Crustacea: Oniscidea). **Zoologischer Anzeiger**, [*s.l.*], v. 235, p. 147-156, 1997.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 746, p. 1-23, 2018.

HASSAL, M.; JONES, D. T.; TAITI, S.; LATIPI, Z.; SUTTON, S. L.; MOHAMMED, M. Biodiversity and abundance of terrestrial isopods along a gradient of disturbance in Sabah, East Malaysia. **European Journal of Soil Biology**, [*s.l.*], v. 42, p. S197-S207, 2006.

HOESE, B. Zum Marsupium der terrestrischen Isopoden. **Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft**, [*s.l.*], v. 77, p. 189, 1984.

HOESE, B.; JANSEN, H. Morphological and physiological studies on the marsupium in terrestrial isopods. **Monitore Zoologico Italiano, Nuova Serie, Monografia**, [*s.l.*], v. 4, p. 153-173, 1989.

HORNUNG, E. Evolutionary adaptation of oniscidean isopods to terrestrial life: structure, physiology and behavior. **Terrestrial Arthropod Reviews**, [*s.l.*], v. 4, p. 95-130, 2011.

JACKSON, H. The morphology of the isopod head. Part 1: The head of *Ligia oceanica*. **Proceedings of the Zoological Society of London**, [*s.l.*], p. 885-911, 1926.

JACKSON, H. The morphology of the isopod head. Part 2: The terrestrial isopods. **Proceedings of the Zoological Society of London**, [*s.l.*], v. 1928, p. 561-595, 1928.

JAVIDKAR, M.; COOPER, S. J. B.; KING, R. A.; HUMPHREYS, W. F.; AUSTIN, A. Molecular phylogenetic analyses reveal a new southern hemisphere oniscidean family (Crustacea: Isopoda) with a unique water transport system. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 29, p. 554-577, 2015.

KASHANI, G. M.; SARI, A.; HOSSEINIE, S.; MALEK, M.; ENTEZARI, E. Life cycle and population structure of the terrestrial isopod *Hemilepistus klugii* (Brandt, 1833) (Isopoda: Oniscidea) in Iran. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 45, n. 33-34, p. 2081-2094, 2011.

KIGHT, S. Reproductive ecology of terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea). **Terrestrial Arthropod Reviews**, [*s.l.*], v. 1, n. 2, p. 95-110, 2009.

KINAHAN, J. Analysis of certain allied genera of terrestrial isopods; with description of a new genus, and a detailed list of the British species of *Ligia*, *Philougria*, *Philoscia*, *Porcellio*, *Oniscus* and *Armadillium* [sic]. **Natural History Review**, [*s.l.*], v. 4, p. 258-282, p. 19-22, 1857.

LEACH, W. E. Crustaceology. *In*: BREWSTER, D. (ed.). **The Edinburg Encyclopaedia**. Edinburg: William Blackwood, John Waugh, John Murray, Baldwin & Cradock, J. M. Richardson and other proprietors, 1814. v. 7, p. 406.

LEFEBVRE, F.; CAUBET, Y. Female-extended control over their reproductive investment: the role of early mating interactions

on oocyte maturation in the terrestrial crustacean *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804). **Invertebrate Reproduction & Development**, [*s.l.*], v. 54, n. 4, p. 177-186, 2010.

LEFEBVRE, F.; RICHARD, F. J.; MOREAU, J.; RIGAUD, T.; CAUBET, Y. Mass drives mating success in *Armadillidium vulgare* (Crustacea, Oniscidea). **Behavioural Preocesses**, [*s.l.*], v. 168, p. 103944, 2019.

LEFEBVRE, F.; LIMOUSIN, M.; CAUBET, Y. Sexual dimorphism in the antennae of terrestrial isopods: a result of male contests or scramble competition?. **Canadian Journal of Zoology**, [*s.l.*], v. 78, p. 1987-1993, 2000.

LEISTIKOW, A. *Androdeloscia* gen. n., a new genus of South American terrestrial isopods with description of 13 new species (Crustacea: Oniscidea: "Philosciidae"). **Revue Suisse de Zoologie**, [*s.l.*], v. 106, p. 813-904, 1999.

LEISTIKOW, A. A new genus of Oniscidea from South America and a phylogenetic analysis of related genera (Crustacea: Isopoda: Philosciidae). **Contributions to Zoology**, [*s.l.*], v. 69, p. 179-196, 2000.

LEISTIKOW, A.; ARAUJO, P. B. Morphology of respiratory organs in South American Oniscidea ("Philosciidae"). *In*: KENSLEY, B.; BRUSCA, R. (ed.). **Isopod Systematics and Evolution**. Leiden: Brill, 2001. p. 329-336. (Crustacean Issues, 13).

LEISTIKOW, A.; WÄGELE, J. W. Checklist of terrestrial isopods of the New World (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 16, p. 1-72, 1999.

LEMOS DE CASTRO, A. Isópodos terrestres da Amazônia Brasileira (Isopoda, Oniscoidea). **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica**, [*s.l.*], v. 5, p. 311-336, 1967.

LEMOS DE CASTRO, A. Pudeoniscidae, família nova, com descrição de um gênero novo e três espécies novas de isópodos terrestres (Isopoda, Oniscoidea). **Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia**, [*s.l.*], v. 287, p. 1-10, 1973.

LINSEMAIR, K. E. Some adaptations of the desert woodlouse *Hemilepistus reaumurii* (Isopoda, Oniscidea) to desert environment. **Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie**. , [s.l.], v. 4, p. 183-185, 1974.

LINSENMAIR, K. E. Comparative studies on the social behaviour of the desert isopod *Hemilepistus reaumurii* and of a *Porcellio* species. **Symposia of Zoological Society of London**, [*s.l.*], v. 53, p. 423-453, 1984.

LINSENMAIR, K. E. Sociobiology of terrestrial isopods. *In*: DUFFY, J. E.; THIEL, M. (ed.). **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems**. Oxford: Oxford University Press, 2007. p. 339-364.

MEDINI-BOUAZIZ, L. Behavioral and reproductive strategies of *Porcellio* Species (Oniscidea) in Tunisian Pre-Desert Ecosystems. *In*: HUFNAGEL, L. (ed.). **Community and Global Ecology of Deserts**. [*S.l.*]: IntechOpen, 2018. Disponível em: https://www.intechopen.com/chapters/61266.

MEDINI-BOUAZIZ, L.; EL GTARI, M.; HAMAIED, S.; CHARFI-CHEIKHROUHA, F. Spatial distribution of the burrows of *Porcellio albinus* in the coastal area of Zarat (Gabès, Tunisia). **Ethology Ecology & Evolution**, [*s.l.*], v. 29, n. 3, p. 280-291, 2016.

MEDINI-BOUAZIZ, L.; EL GTARI, M.; HAMAIED, S.; CHARFI-CHEIKHROUHA, F. Population dynamics and reproductive aspects of *Porcellio albinus* (Isopoda, Oniscidea) of Zarat (Gabes, Tunisia). **Invertebrate Reproduction & Development**, [*s.l.*], v. 61, p.18-26, 2017.

MILNE-EDWARDS, M. Ordre des isopodes. *In:* **HISTOIRE NATURELLE des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classficiation de ces animaux**. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret. Tome Troisième, 1840. p. 31-33, 115-283.

MONTESANTO, G. Presence of a stridulatory apparatus in the manca stages of isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **ZooKeys**, [*s. l.*], v. 801, p. 501-518, 2018.

MOREAU, J.; BERTIN, A.; CAUBET, Y.; RIGAUD, T. Sexual selection in an isopod with *Wolbachia*-induced sex reversal: males prefer real females. **Journal of Evolutionary Biology**, [*s.l.*], v. 14, p. 388-394, 2001.

MULAIK, S. Contribución al conocimiento de los isópodos terrestres de México (Isopoda, Oniscoidea). **Revista de la Sociedad Mexican de Historia Natural**, [*s.l.*], v. 21, p. 79-292, 1960.

PAOLETTI, M.; HASSALL, M. Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, [*s.l.*], v. 74, p. 157-165, 1999.

PAOLI, P.; FERRARA, F.; TAITI, S. Morphology and evolution of the respiratory apparatus in the family Eubelidae (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Journal of Morphology**, [*s.l.*], v. 253, p. 272-289, 2002.

PARIS, O. The ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea) in California grassland: food, enemies and weather. **Ecological Monographs**, [*s.l.*], v. 33, p. 1-22, 1963.

PEARSE, A. S. Isopoda collected by the Bryant Walker Expedition to British Guiana, with notes on Crustacea from other localities. **Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan**, [*s.l.*], v. 46, p. 1-8, 1917.

PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 39, p. 61-173, 1995.

PIRES, A. C.; PARIZOTTO, D. R.; MISE, C. M.; SESSEGOLO, G. C.; FERREIRA, R. L. Chave de identificação interativa de múltiplas entradas para as espécies de invertebrados troglóbios

do Brasil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 33, 2015, Campinas. **Anais** [...]. Campinas: SBE, 2015. p. 65-74. Disponível em: http://www.cavernas.org.br/anais33cbe/33cbe_065-074.pdf. Acesso em: 24 nov. 2021.

POORE, G. C. B. Peracarida: Monophyly, relationships and evolutionary success. **Nauplius**, [*s.l.*], v. 139, n. 1, p. 1-27, 2005.

PORTA DOS FUNDOS. **Reencarnação**. [*S.l.: s.n.*], 2019. Disponível em: https://www.youtube.com/watch?v=7ORKt8gQkZI.

QUADROS, A. F.; ARAUJO, P. B. An assemblage of terrestrial isopods (Crustacea) in southern Brazil and its contribution to leaf litter processing. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 25, n. 1, p. 58-66, 2008.

REBOLEIRA, A. S. P.; GONCALVES, F.; OROMÍ, P.; TAITI, S. The cavernicolous Oniscidea (Crustacea: Isopoda) of Portugal. **European Journal of Taxonomy**, [*s.l.*], v. 161, p. 1-61, 2015.

RICHARDSON, A.; ARAUJO, P. B. Lifestyles of terrestrial crustaceans.. *In*: THIEL, M.; WATLING, L. (ed.). **The natural history of the Crustacea: Lifestyles and feeding biology**. Oxford, U.K: Oxford University Press, 2015. p. 299-336.

SCHMALFUSS, H. Skelett und Extremitäten-Muskulatur des Isopoden-Cephalothorax. **Zeitschrift für Morphologie der Tiere**, [*s.l.*], v. 78, p. 1-91, 1974.

SCHMALFUSS, H. Eco-morphological strategies in terrestrial isopods. **Proceedings of the Zoological Society of London**, [*s.l.*], v. 53, p. 49-63, 1984.

SCHMALFUSS, H. Phylogenetics in Oniscidea. **Monitore Zoologico Italiano, Nuova Serie, Monografia**, [*s.l.*], v. 4, p. 3-27, 1989.

SCHMALFUSS, H. Evolutionary strategies of the antennae in terrestrial isopods. **Journal of crustacean Biology**, [*s.l.*], v. 18, p. 10-24, 1998.

SCHMALFUSS, H. World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde**, [*s.l.*], v. 654, p. 1-341, 2003.

SCHMALFUSS, H.; FERRARA, F. Terrestrial isopods from West Africa, Part 3: Family Armadillidae Verhoeff, 1917. **Monitore Zoologico Italiano, Nuova Serie, Supplemento**, [*s.l.*], v. 18, p. 111-157, 1983.

SCHMIDT, C. Contribution to the phylogenetic system of the Crinocheta (Crustacea, Isopoda). Part 1. (Olibrinidae to Scyphaidae s. str.). **Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde Berlim, Zoosystematics and Evolution**, [*s.l.*], v. 78, p. 275-352, 2002.

SCHMIDT, C. Contribution to the phylogenetic system of the Crinocheta (Crustacea, Isopoda). Part 2 (Oniscoidea to Armadillidiidae). **Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Zoosystematics and Evolution**, [*s.l.*], v. 79, p. 3-179, 2003.

SCHMIDT, C. Phylogeny of the Terrestrial Isopoda (Oniscidea): a Review. **Arthropod Systematics & Phylogeny**, [*s.l.*], v. 62, n. 2, p. 191-226, 2008.

SCHULTZ, G. A. Terrestrial isopod crustaceans (Oniscidea) from Paraguay with definition of a new family. **Revue Suisse de Zoologie**, [*s.l.*], v. 102, p. 387-424, 1995.

SFENTHOURAKIS, S.; TAITI, S. Patterns of taxonomic diversity among terrestrial isopods. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 515, p. 13-25, 2015.

SHACHAK, M.; STEINBERGER, Y; ORR, Y. Phenology, activity and regulation of radiation load in the desert isopod, Hemilepistus reaumuri. **Oecologia**, v. 40, p. 133-140, 1979.

SILVA, A. P. B.; OLIVEIRA, I. P. M. R.; BASTOS-PEREIRA, R.; FERREIRA, R. L. Are laboratory studies on behavior of troglobitic species always trustful? A case study with an isopod from Brazil. **Behavioural Processes**, [*s.l.*], v. 153, p. 55-65, 2018.

SMITH, J. M. Theories of sexual selection. **Tree**, [*s.l.*], v. 6, n. 5, p. 146-151, 1991.

SOKOLOWICZ, C. C.; ARAUJO, P. B. Development of secondary sexual characters in juvenile males of *Benthana cairensis* (Crustacea, Oniscidea, Philosciidae). **Invertebrate Reproduction & Development**, [*s. l.*], v. 55, n. 3, p. 175-182, 2011.

SOUZA, L. A.; BEZERRA, A. V.; ARAÚJO, J. P. The first troglobitic species of Scleropactidae from Brazil (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 4, p. 37-43, 2006.

SOUZA, L. A.; FERREIRA, R. L.; SENNA, A. R. Amphibious shelter-builder Oniscidea species from the New World with description of a new subfamily, a new genus and a new species from Brazilian Cave (Isopoda, Synocheta, Styloniscidae). **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 10, n. 5, p. e0115021, 2015.

SOUZA, L. A.; SENNA, A. R.; KURY, A. B. A new species and first record of *Gabunillo* Schmalfuss & Ferrara, 1983 (Isopoda, Oniscidea, Armadillidae) from the Neotropics. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 2677, p. 1-14, 2010.

SOUZA-KURY, L. A. Malacostraca. Peracarida. Isopoda. Oniscidea. *In*: YOUNG, P. (ed.). **Catalogue of Crustacea of Brazil**. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 1998. p. 653-674.

STROUHAL, H. Die Cylisticini (Isop. terr.) der Türkei. **Istanbul Üniversitesi Fen Fakültesi Mecmuasi**, Serı B, v. 18, p. 353-372, 1953.

SUTTON, S. L. **Invertebrates Types: Woodlice**. London: Ginn, 1972.

SUTTON, S. L. **Woodlice: Colection Invertebrates Types**. Oxford, England: Pergamon Press, 1980.

SUZUKI, S. Genitalic changes related to oviposition in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804). **Crustacean Research**, [*s.l.*], v. 34, p. 140-148, 2005.

SUZUKI, S.; ZIEGLER, A. Structural investigation of the female genitalia and sperm-storage sites in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Crustacea, Isopoda). **Arthropod Structure & Development**, [*s.l.*], v. 34, p. 441-454, 2005.

SUZUKI, S.; ZIEGLER, A. Female genitalia, reproductive cycle and sperm storage in *Armadillidium vulgare* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Invertebrate Reproduction & Development**, [*s.l.*], v. 58, n. 4, p. 245-258, 2014.

TAITI, S. Biologia e biogeografia degli isopodi terrestre (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Atti Accademia Nazionale Italiana di Entomologia**, [*s.l.*], ano 65, p. 83-90, 2018.

TAITI, S.; XUE, Z. The cavernicolous genus *Troglоniscus* nomem novum, with descriptions of four new species from southern China (Crustacea, Oniscidea, Styloniscidae). **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 25, n. 4, p. 183-209, 2012.

TAKEDA, N. The aggregation pheromone of some terrestrial isopod crustaceans. **Experientia**, [*s.l.*], v. 36, p. 1296-1297, 1980.

TAKEDA, N. The aggregation phenomenon in terrestrial isopods. **Symposia of the Zoological Society of London**, [*s.l.*], v. 53, p. 381-404, 1984.

THIEL, M. Extended parental care behavior in crustaceans: A comparative overview. **Crustacean Issues**, [*s.l.*], v. 12, p. 211-226, 2000.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 7, p. 1-16, 2010.

TRAJANO, E.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 25, p. 1805-1828, 2016.

VANDEL, A. Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres). **Bulletin biologique de la France et de la Belgique**, [*s.l.*], v. 30, p. 1-136, 1943. Supplement.

VANDEL, A. Les trichoniscides (crustacés - isopodes) de l'hémisphère austral. **Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle**, [*s.l.*], v. 6, p.1-116, 1952.

VANDEL, A. Isopodes terrestres (Deuxième Partie). *In*: LECHEVALIER, P. **F**édération **Française des Sociétes de Sciences Naturelles**. Paris: Faune de France 66, 1962. p. 417-931.

VANDEL, A. Les isopodes terrestres de la Colombie. **Studies on the Neotropical Fauna**, [*s.l.*], v. 7, p. 147-172, 1972.

VERHOEFF, K. W. Über einige Isopoden der Zoologischen Staatssammlung in München. **Zoologischer Anzeiger**, [*s.l.*], v. 76, p. 25-36, 113-123, 1928.

VERHOEFF, K. W. Weltstellung der Isopoda terrestria, neue Familien derselben und neues System. **Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere**, [*s.l.*], v. 71, p. 253-264, 1938.

WÄGELE, J. Evolution und phylogenetische Systematik der Isopoda. **Zoologica**, [*s.l.*], v. 47, n. 10, p. 262, 1989.

WARBURG, M. R. Review of recent studies on reproduction in terrestrial isopods. **Invertebrate Reproduction & Development**, [*s.l.*], v. 26, p. 45-62, 1994.

WARBURG, M. R.; COHEN, N. Reproductive pattern, allocation, and potential in a semelparous isopod from the mediterranean region of Israel. **Journal of Crustacean Biology**, [*s.l.*], v. 11, p. 368-374, 1991.

WARBURG, M. R.; LINSENMAIR, K.; BERCOVITZ, K. The effect of climate on the distribution and abundance of isopods. **Symposia of the Zoological Society of London**, [*s.l.*], v. 53, p. 339-367, 1984.

WIESER, W. Parameter des Sauerstoffverbrauches. II. Die Wirkung von Temperatur, Licht und anderen Haltungsbedingungen auf den Sauerstoffverbrauch von Porcellio scaber. **Zeitschrift für vergleichende Physiologie**, [*s.l.*], v. 47, p. 1-16, 1963.

WIESER, W. Ecophysiological adaptations of terrestrial isopods: A brief review. **Symposia of the Zoological Society of London**, [*s.l.*], v. 53, p. 247-265, 1984.

WILSON, G. D. F. The Phylogenetic Position of the Isopoda in the Peracarida (Crustacea: Malacostraca). **Arthropod Systematics and Phylogeny**, [*s.l.*], v. 67, n. 2, p. 159-198, 2009.

WOOD, C. T.; KOSTANJŠEK, R.; ARAUJO, P. B.; ŠTRUS, J. Morphology, microhabitat selection and life-history traits of twosympatric woodlice (Crustacea: Isopoda: Oniscidea): A comparativeanalysis. **Zoologischer Anzeiger**, [*s.l.*], v. 268, p. 1-10, 2017.

WORLD REGISTER OF MARINE SPECIES. **Oniscidea**. [*S.l.*]: WORMS, 2021. Disponível em: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=146505. Acesso em: 24 nov. 2021.

ZIMMER, M.; KAUTZ, G.; TOPP, W. Olfaction in terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea): responses of *Porcellio scaber* to the odour of litter. **European Journal of Soil Biology**, [*s.l.*], v. 32, p. 141-147, 1996.

ZIMMER, M.; KAUTZ, G.; TOPP, W. Leaf litter-colonizing microbiota: supplementary food source or indicator of food quality for *Porcellio scaber*. **European Journal of Soil Biology**, [*s.l.*], v. 39, p. 209-216, 2003.

ZIMMER, M.; KAUTZ, G.; TOPP, W. Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition?. **Functional Ecology**, [*s.l.*], v. 19, p. 7-16, 2005.

ZIMMER, M.; TOPP, W. Species-specific utilization of food sources by sympatric woodlice (Isopoda: Oniscidea). **Journal of Animal Ecology**, [*s.l.*], v. 69, p. 1071-1082, 2000.

ZIMMER, M.; TOPP, W. The role of coprophagy in nutrient release from feces of phytophagous insects. **Soil Biology and Biochemistry**, [*s.l.*], v. 34, p. 1093-1099, 2002.

ZECCHINI, A.; MONTESANTO, G. Description of the postmarsupial manca stages of *Armadillidium granulatum* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Invertebrate Reproduction & Development**, [*s. l.*], v. 63, n. 1, p. 30-39, 2019.

Epiperipatus sp.
Rodrigo Lopes Ferreira

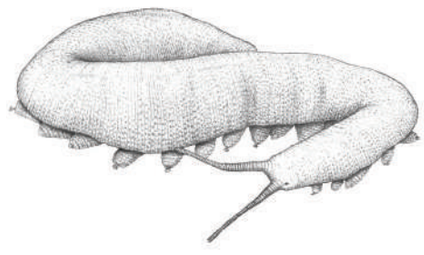
18

Onychophora

CRISTIANO SAMPAIO COSTA
Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT

LIVIA CORDEIRO MEDEIROS
Ciclo Azul Meio Ambiente e Sustentabilidade

ROBSON DE ALMEIDA ZAMPAULO
Gerência de Espeleologia e Tecnologia – Vale
Grupo de Estudos Ambientais da Serra do Mar – GESMAR
Observatório Espeleológico - OE



Introdução geral

O nome Onychophora deriva do grego *onycho*, "garras", e *phora*, "portador", que significa "aquele que porta garras" (BRUSCA *et al.*, 2018). Não há um nome vulgar em português para esses animais, embora sejam chamados de perípato pelos biólogos. No entanto, sabe-se que em localidades isoladas no Norte do Brasil o nome "embuá de chifre" é associado aos onicóforos (MONGE-NÁJERA; MORERA-BRENES, 2015). O filo está dividido em duas famílias viventes (Peripatidae e Peripatopsidae) e quatro fósseis (Helenodoridae, Succinipatopsidae, Tertiapatidae e Tertiapatoidea) (MAYER; DE SENA OLIVEIRA, 2013; OLIVEIRA *et al*., 2012). Atualmente, são conhecidas cerca de 200 espécies viventes no mundo (OLIVEIRA *et al.*, 2012; COSTA *et al.*, 2018; COSTA; GIRIBET, 2021). Os onicóforos apresentam morfologia extremamente conservativa[1], o que constitui um fator complicante, especialmente em Peripatidae, para a organização taxonômica de seus gêneros e espécies.

Atualmente, Peripatidae está organizada em 10 gêneros e 74 espécies, enquanto Peripatopsidae possui 39 gêneros e 106 espécies (GIRIBET; EDGECOMBE, 2020). No Neotrópico predominam os peripatídeos (ou Neopatidae) desde o México até o Sul do Brasil. Contudo, os peripatopsideos também estão presentes, mas limitam-se ao bioma Floresta Decídua Temperada, no Chile. Quanto à Neopatida, há dois grandes grupos relacionados, segundo Bouvier (1905): um grupo - denominado "andícola", compreende todas as espécies encontradas ao longo e na vertente ocidental da Cordilheira dos Andes, que atualmente compõem *Oroperipatus* Cockerell, 1908. O outro, chamado de "caraíba", reúne as espécies desde a vertente oriental dos Andes às Antilhas. Este grupo abriga gêneros menores ou monotípicos, como *Heteroperipatus* Zilch, 1954; *Macroperipatus* Clark, 1913; *Mongeperipatus* Barquero, Vargas, Morera-Brenes, 2020; *Plicatoperipatus* Clark, 1913 e *Speleoperipatus* Peck, 1975; bem como os mais diversos *Peripatus* Guilding, 1826 e *Epiperipatus* Clark, 1913.

Epiperipatus e *Peripatus,* além de mais diversos, também são os gêneros com mais problemas taxonômicos, como compartilhamento de características e elevada variação morfológica inter e intraespecíficas. Estes são os fatores mais complicantes, uma vez que não são encontrados caracteres diagnósticos evidentes para delimitação de ambos os gêneros (BOUVIER, 1905; COSTA *et al.*, 2021; OLIVEIRA *et al.*, 2011; READ, 1988; SAMPAIO-COSTA *et al.*, 2009). Os gêneros são ambiguamente delimitados com base na morfologia das papilas dorsais, bem como na contagem das papilas crurais por perna pregenital (característica apenas dos machos), das dobras dorsais por segmento e das escamas das papilas principais. Mesmo assim, *Peripatus* e *Epiperipatus* receberam novas espécies na última década (COSTA *et al.*, 2018; MONGE-NÁJERA; MORERA-BRENES, 2015).

Nesse contexto, em torno de 90% da diversidade de Peripatidae encontra-se no Neotrópico e, *Peripatus* e *Epiperipatus,* possuem as distribuições mais amplas (COSTA *et al.*, 2021). Os outros 10% estão distribuídos na África e na Malásia (OLIVEIRA, 2012). Ademais, ambos os gêneros se sobrepõem na América Central, mas *Epiperipatus* destaca-se por apresentar mais espécies na América do Sul, principalmente no Brasil. *Epiperipatus* também chama a atenção por sua ampla distribuição, ocorrendo desde a Costa Rica (também ocorrendo nas Antilhas) descendo até a América do Sul, onde se distribui pela Colômbia, Venezuela, Guiana, Suriname, Guiana Francesa e Brasil (BRUES, 1914; COSTA *et al.*, 2021; OLIVEIRA *et al.*, 2012). Na região neotropical há oito gêneros de Peripatidae e a delimitação de todos sempre foi insatisfatória, devido a: i) baixa informação morfológica (é um grupo conservativo); ii) má amostragem das espécies; iii) descrições baseadas em caracteres ambíguos; e iv) poucos estudos dedicados à revisão sistemática dessa família ou que contemplem uma amostragem mais abrangente de terminais.

Esses animais são predadores de invertebrados e capturam suas presas por meio de um esguicho proteináceo expelido por um par de órgãos localizados na região cefálica, denominados papilas orais. Em contato com o ar, esse muco se enrijece e funciona como uma rede de cordões adesivos (CONCHA *et al.,* 2015) que serve tanto para captura quanto para defesa contra seus predadores invertebrados e vertebrados – que incluem

1 A delimitação morfológica das espécies é difícil, porque além do elevado grau de caracteres autapomórficos, os caracteres taxonômicos desse filo geralmente são ambíguos, principalmente em Peripatidae.

répteis, aves e serpentes (HAMER *et al.*, 1997; MONGE-NÁJERA *et al.,* 1993).

Habitualmente são animais noturnos que ocorrem, principalmente, em florestas tropicais e vivem em ambientes úmidos e escuros, onde as condições de umidade e temperatura são relativamente estáveis (NEWLANDS; RUHBERG, 1979). Desta forma, são geralmente encontrados enterrados no solo, nos folhiços ou embaixo de troncos apodrecidos, sob pedras, em cupinzeiros e entre folhas de bromélias e cavernas (CARVALHO, 1941; VASCONCELLOS *et al.*, 2006). Onicóforos são extremamente dependentes dos ambientes úmidos, e por isso evitam a superfície do solo em períodos de seca.

Apesar de muito antigos na história evolutiva do planeta, os registros de onicóforos no Brasil são escassos, sendo geralmente encontrados em baixas densidades (em geral, são conhecidos menos de 100 exemplares de cada espécie) e elevado grau de endemismo (em geral, restritos à localidade tipo), o que os torna extremamente suscetíveis a diferentes tipos de impactos ambientais, com consequente extinção. Das 20 espécies descritas para o Brasil, quatro encontram-se na lista oficial de espécies ameaçadas de extinção no país (MMA, 2022). A título de exemplificação, dada a sua importância, a Estação Ecológica do Tripuí em Ouro Preto, estado de Minas Gerais, corresponde à primeira e uma das poucas unidades de conservação do país criada especificamente para a proteção de onicóforos no Brasil, em específico, *Epiperipatus acacioi* (MARCUS; MARCUS, 1955; MURIENNE *et al.*, 2014; OLIVEIRA *et al.*, 2014).

Mais recentemente, com o aumento de inventários realizados em ecossistemas cavernícolas no Brasil, uma quantidade considerável de onicóforos têm sido registrada nestes ambientes. Tendo em vista a existência de espécies efetivamente troglóbias em algumas partes do mundo, bem como o registro cada vez mais frequente de onicóforos em cavernas do Brasil, este capítulo tem como objetivo contribuir com informações básicas sobre a biologia e a diversidade do grupo, bem como sobre a sua relevância e a importância da conservação adequada do material biológico obtido em cavernas. Novos registros de Onychophora são valiosos para a ciência, sendo este um filo importante para a compreensão, por exemplo, da evolução de Arthropoda. Sendo assim, a definição de estratégias para a conservação do grupo é considerada como prioritária, sendo cada registro extremamente importante para a tomada de decisões (NEW, 1995).

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

No Brasil, ocorrem quatro gêneros e 20 espécies (COSTA *et al.*, 2021) listadas mais a diante (Tabela 1) e representadas na Figura 1. Todas as espécies descritas são epígeas, embora seja conhecido o caso de duas espécies onicóforas com populações subterrâneas, ainda não descritas, encontradas em cavernas do Centro-Oeste brasileiro (CORDEIRO, 2008; L.C. MEDEIROS, 2022 – observação pessoal). No entanto, vale destacar que a determinação de troglomorfismos em onicóforos pode ser considerada uma atividade complexa, uma vez que os onicóforos possuem apenas olhos primitivos e, no Brasil, ainda não foram encontradas espécies que apresentem a redução completa de estruturas ocelares. Sendo assim, não há espécies de onicóforos descritas como estritamente cavernícolas no Brasil (troglóbias), porém, eventualmente, é possível encontrar indivíduos isolados explorando a entrada e o interior das cavernas, sendo este hábito já registrado nos estados de Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás e Pará (Figura 2). Além disso, vale mencionar que existem espécies troglóbias descritas para outras partes do mundo, como a Jamaica e a África do Sul (PECK, 1975). Uma explicação plausível para essas ocorrências deve-se ao hábito de vida desses animais, posto que eles são animais noturnos e predadores da fauna de solo. Além disso, como não são capazes de controlar a perda de água para o ambiente, necessitam de ambientes constantemente úmidos, especialmente em regiões áridas ou durante os períodos de estiagem (estação seca), sendo as cavernas ecossistemas subterrâneos favoráveis para a sua ocorrência.

A seguir, apresentamos a lista de espécies de Onychophora conhecidas para o Brasil. Contudo, alguns registros suscitam dúvidas (indicados na lista com um asterisco) e não passaram por revisões taxonômicas até o momento da publicação deste livro. Na Figura 3 encontram-se algumas das espécies epígeas já descritas para o Brasil.

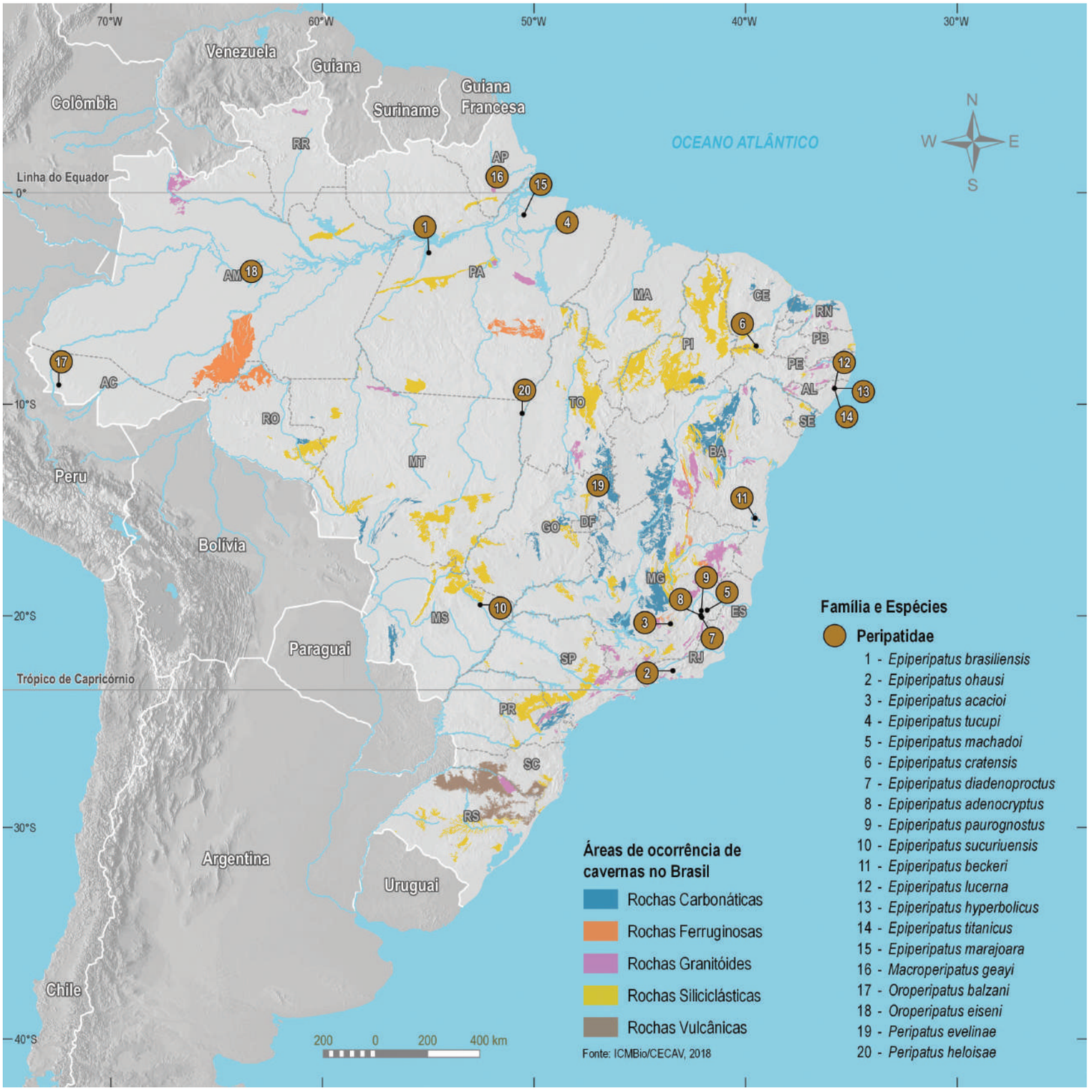


Figura 1. Mapa com a localidade-tipo das espécies de Onychophora (não troglóbios) descritos para o Brasil.

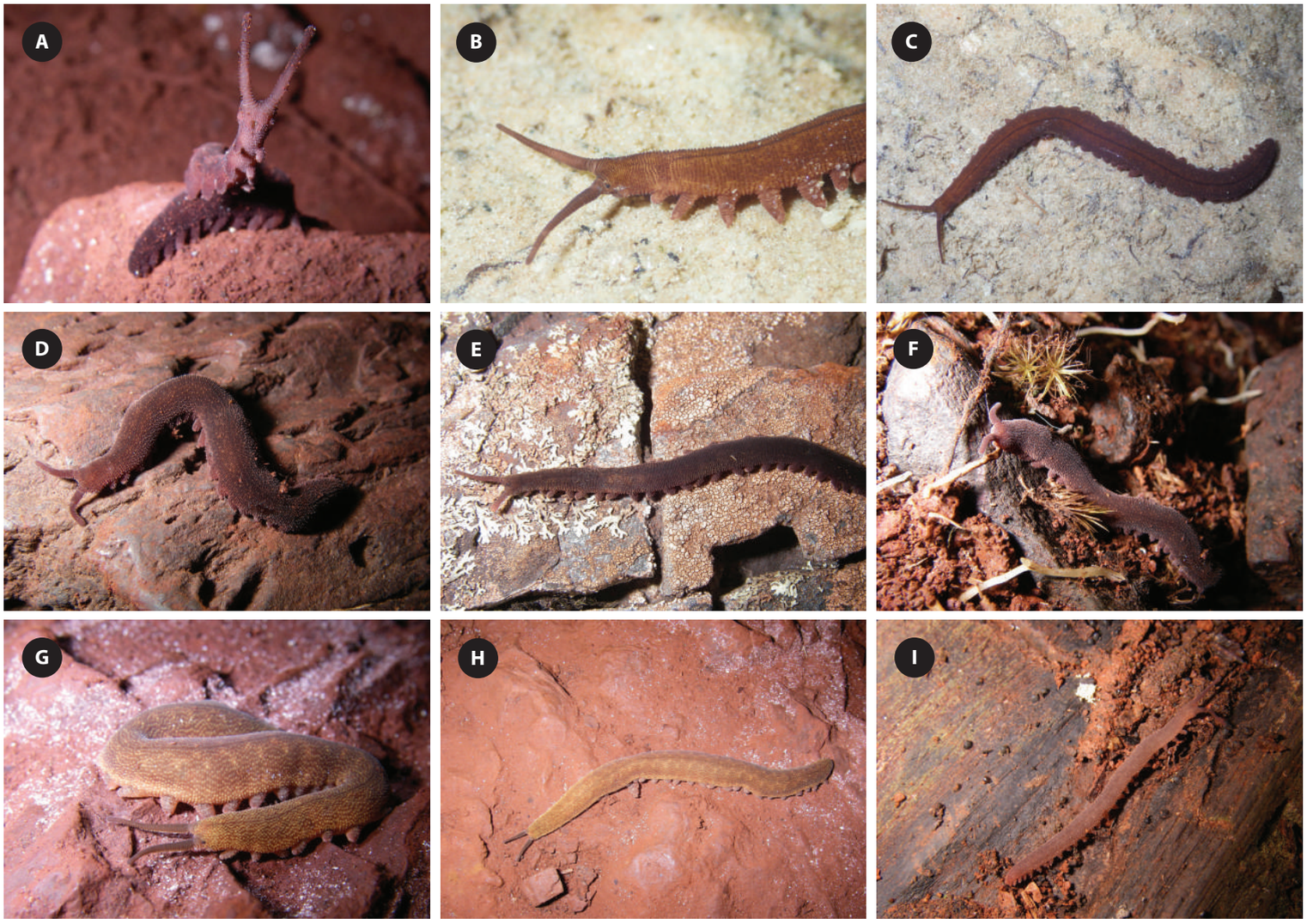


Figura 2. Registros de Onychophora em cavernas dos estados de Minas Gerais e Pará. Fotos: A, D-I (Robson de A. Zampaulo); B-C (Lucas M. Rabelo).

Tabela 1 - Lista das espécies descritas para o Brasil.

Família **Peripatidae** Evans, 1901
Espécie-tipo: *Peripatus juliformis* Guilding, 1826

Gênero ***Epiperipatus*** Clark, 1913
1. ***Epiperipatus brasiliensis*** (Bouvier, 1899)
Distribuição: Brasil: Pará: Santarém, Terra Rica (Km 67), Floresta Nacional (FLONA) do Tapajós.
Notas gerais: *Epiperipatus brasiliensis* é a primeira espécie descrita para o Brasil. Esta espécie apresenta registros de ocorrência no Pará, Maranhão e Ceará (SAMPAIO-COSTA *et al.* 2009: 556). Contudo, estudos recentes sugerem que a espécie seja restrita à Santarém ou localidades mais próximas (COSTA; GIRIBET, 2016, C.S. COSTA, 2022 - dados não publicados).

2. ***Epiperipatus ohausi*** (Bouvier, 1900)
Distribuição: Brasil: Rio de Janeiro: Petrópolis; Nova Iguaçu: Reserva Particular do Patrimônio Natural (Reserva Ambiental dos Petroleiros). Notas gerais: *Epiperipatus ohausi* é a segunda espécie descrita para o Brasil.

3. ***Epiperipatus acacioi*** (Marcus & Marcus, 1955)
Distribuição: Brasil: Minas Gerais: Ouro Preto, Tripuí.
Notas gerais: A Estação Ecológica do Tripuí foi criada para a proteção da área de ocorrência da espécie.

4. ***Epiperipatus tucupi*** Froehlich, 1968
Distribuição: Brasil: Pará, sem dados sobre a localidade-tipo.
Notas gerais: A localização da espécie é imprecisa e consta em sua etiqueta de identificação a informação "Pará".

5. ***Epiperipatus machadoi*** (Oliveira & Wieloch, 2005)
Distribuição: Brasil: Minas Gerais: Caratinga, Reserva Particular do Patrimônio Natural Feliciano Miguel Abdala.
Notas gerais: A espécie é um bom exemplo endemismo entre os onicóforos, posto que até o presente momento não há registros de *E. machadoi* fora da extensão da RPPN Feliciano Miguel Abdala.

6. ***Epiperipatus cratensis*** Brito *et al.*, 2010
Distribuição: Brasil: Ceará: Crato, APA da Chapada do Araripe/Floresta Nacional de Araripe-Apodi.
Notas gerais: Em 2016 a espécie passou por uma revisão taxonômica e atualização de sua distribuição, que corroborou o endemismo dessa espécie na Chapada do Araripe.

7. ***Epiperipatus diadenoproctus*** Oliveira *et al.*, 2011
Distribuição: Brasil: Minas Gerais: Simonésia, Reserva Particular do Patrimônio Natural Mata do Sossego.
Notas gerais: *Epiperipatus diadenoproctus* é uma das espécies consideradas crípticas, descritas para o Brasil. Junto com ela *E. adenocryptus* e *E. paurognostus* foram delimitadas como base em dados moleculares.

8. ***Epiperipatus adenocryptus*** Oliveira *et al.*, 2011
Distribuição: Brasil: Minas Gerais: Santa Bárbara do Leste, Córrego dos Ferreiras.
Notas gerais: *Epiperipatus adenocryptus*, assim como *E. paurognostus* e *E. diadenoproctus* foram previamente delimitadas com base em dados moleculares.

9. ***Epiperipatus paurognostus*** Oliveira *et al.*, 2011
Distribuição: Brasil: Minas Gerais: Piedade de Caratinga, Mata do Eremitério. Notas gerais: *E. paurognostus*, assim como *E. adenocryptus* e *E. diadenoproctus* foram previamente delimitadas com base em dados moleculares.

10. ***Epiperipatus sucuriuensis*** (Oliveira, Lacorte, Weck-Heimann, Cordeiro, Wieloch & Mayer, 2015).
Distribuição: Brasil: Mato Grosso do Sul, Chapadão do Sul.
Notas gerais: É uma das espécies mais ameaçadas dentre os onicóforos conhecidos para o Brasil. *Epiperipatus sucuriuensis* sofreu um grande impacto com a criação de uma Pequena Central Hidrelétrica no rio Sucuriú, reduzindo a distribuição dessa espécie à pequenos fragmentos cortados por aquele rio.

11. ***Epiperipatus beckeri*** Costa, Chagas-Jr & Pinto-da-Rocha, 2018
Distribuição: Brasil: Bahia: Camacan, Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra Bonita.
Notas gerais: *Epiperipatus beckeri* é uma das espécies mais chamativas de onicóforos brasileiros por causa de sua coloração mais clara – um tom mais alaranjado – diferente do tom mais escuro observado nas espécies conhecidas no Brasil.

12. ***Epiperipatus lucerna*** Costa, Chagas-Jr & Pinto-da-Rocha, 2018
Distribuição: Brasil: Alagoas, Murici, Estação Ecológica de Murici (Mata da Bananeira).
Notas gerais: *Epiperipatus lucerna* chama a atenção por ocorrer na mesma localidade de outras três espécies em Alagoas, a E. E. de Murici. A espécie é considerada menos preocupante na avaliação de espécies ameaçadas, porém a área onde se encontra sofre constante pressão de atividades antrópicas, em especial atividades agropecuárias.

13. ***Epiperipatus hyperbolicus*** Costa, Chagas-Jr & Pinto-da-Rocha, 2018
Distribuição: Brasil: Alagoas, Murici, Estação Ecológica de Murici (Mata da Bananeira).
Notas gerais: *Epiperipatus hyperbolicus*, assim como *E. lucerna*, foi descrita para A E.E. de Murici. Da mesma forma, a espécie é considerada menos preocupante na avaliação de espécies ameaçadas, porém a área onde se encontra sofre constante pressão de atividades antrópicas, em especial atividades agropecuárias.

14. ***Epiperipatus titanicus*** Costa, Chagas-Jr & Pinto-da-Rocha, 2018
Distribuição: Brasil: Alagoas, Murici, Estação Ecológica de Murici (Mata da Bananeira).
Notas gerais: *Epiperipatus titanicus* completa a tríade de espécies descritas para A E.E. de Murici. Assim como as anteriores, a espécie é considerada menos preocupante na avaliação de espécies ameaçadas, porém a área onde se encontra sofre constante pressão de atividades antrópicas, em especial atividades agropecuárias.

15. ***Epiperipatus marajoara*** Costa, Chagas-Jr & Pinto-da-Rocha, 2018
Distribuição: Brasil: Pará, Ilha do Marajó, Breves, Reserva de Extrativista Mapuá.
Notas gerais: *Epiperipatus marajoara* foi reconhecida em 2018 a partir de um estudo feito por meio da combinação de material histórico e novos registros.

Gênero *Macroperipatus* Clark, 1913

16.****Macroperipatus geayi*** (Bouvier, 1899)
Distribuição: Brasil: Amapá (antiga região "Contesté Franco-Brésilien").
Notas gerais: *Macroperipatus geayi* é uma espécie duvidosa e que suscita revisão urgente.

Gênero *Oroperipatus* Cockerell, 1908

17.****Oroperipatus balzani*** (Camerano, 1897)
Distribuição: Bolívia: províncias de Coroico e Chulumani; Brasil: Acre: Marechal Thaumaturgo.
Notas gerais: *Oroperipatus balzani* é uma espécie duvidosa e que suscita revisão urgente.

18.****Oroperipatus eiseni*** (Wheeler, 1898)
Distribuição: Mexico: Nayarit: Tepic/Panama; Brasil: Amazonas.
Notas gerais: *Oroperipatus eiseni* é uma espécie duvidosa e que suscita revisão urgente.

Gênero *Peripatus* Guilding, 1826

19.****Peripatus evelinae*** Marcus, 1937
Distribuição: Brasil: Minas Gerais/Goiás, Nova Roma e Cana Brava.
Notas gerais: *Peripatus evelinae* foi descrita em 1937 e é o único trabalho conhecido sobre ela, até o momento. É uma espécie que necessita de revisão.

20.***Peripatus heloisae** Carvalho, 1941

Distribuição: Brasil: Mato Grosso: Santa Terezinha (antiga Barra do Tapirapé)/Tocantins: Miracema do Tocantins.

Notas gerais: *Peripatus heloisae* é a mais emblemática das espécies conhecidas para o Brasil, em função do tamanho amostral. Acompanhando a expedição etnográfica do Museu Nacional, Antenor Leitão de Carvalho teve a rara chance de encontrar 628 exemplares durante o período de chuvas fortes e o encharcamento do solo da região. Contudo, pouco se sabe a respeito dessa espécie, desde sua descrição.

Figura 3. Espécies de Onychophora descritos para o Brasil. **A)** *Epiperipatus brasiliensis;* **B)** *Epiperipatus cratensis;* **C)** *Epiperipatus titanicus;* **D)** *Epiperipatus acacioi;* **E)** *Epiperipatus beckeri;* **F)** *Peripatus heloisae;* **G)** *Epiperipatus machadoi;* **H)** *Epiperipatus marajoara;* **I)** *Epiperipatus titanicus*, detalhe ventral da cabeça. Fotos: A, B, H (Cristiano Sampaio Costa); C, I (Flávio Uemori Yamamoto); D (Davi Sampaio Costa); E (Amazonas Chagas-Jr); F (Rogério Bertani); G (Riccardo Mugnai).

Diversidade de espécies troglóbias

Troglóbios são organismos restritos ao ambiente subterrâneo (incluindo cavernas) que, em geral, podem apresentar diversos tipos de especializações morfológicas, fisiológicas e comportamentais. Frequentemente, estes organismos apresentam redução das estruturas oculares, despigmentação e alongamento de apêndices, sendo estas adaptações denominadas como troglomorfismos. Além disso, geralmente apresentam distribuição geográfica restrita, baixa densidade populacional, baixa tolerância às flutuações ambientais e estratégia reprodutiva do tipo K, o que os torna potencialmente ameaçados de extinção frente às alterações de seu ambiente (CULVER, 1982). Em virtude destas características, qualquer espécie troglóbia é considerada, minimamente, como vulneráveis à extinção pela International Union for Conservation of Nature (IUCN).

Entre os onicóforos, há no mundo somente duas espécies realmente troglomórficas descritas até o momento, *Peripatopsis alba* Lawrence, 1931 (Peripatopsidae) na África do Sul e *Speleoperipatus spelaeus* Peck, 1975 (Peripatidae) (Peripatidae), na Jamaica (PECK, 1975). No entanto, existem outras duas ocorrências, sendo uma em Galápagos (ESPINASA *et al.*, 2015) e uma no Brasil, no estado do Mato Grosso do Sul (TRAJANO; BICHUETTE, 2010), que ainda não se encontram descritas. Nas cavernas do Mato Grosso do Sul, duas importantes populações de onicóforos foram registradas em cavernas da região.

Entre elas, a espécie encontrada na Gruta Dente de Cão apresenta uma morfologia potencialmente troglomórfica (Figura 4) sendo, portanto, o primeiro registro de uma espécie troglóbia para o Brasil (CORDEIRO, 2008). No entanto, vale destacar que a determinação de troglomorfismos em onicóforos pode ser considerada uma tarefa intrincada, uma vez que a redução dos olhos é recorrente entre animais que vivem no solo, como ocorre nos onicóforos, que possuem olhos rabdoméricos simples (GIRIBET; EDGECOMBE, 2020). Outro troglomorfismo recorrente em animais cavernícolas compreende o alongamento de apêndices. Todavia, as pernas dos Onychophora são "retráteis", podendo, portanto, variar em função da espécie, tamanho do indivíduo ou mesmo em decorrência dos métodos de fixação. Por fim, a despigmentação talvez represente o troglomorfismo mais evidente neste grupo. No entanto, as espécies troglóbias descritas ainda carecem de um estudo mais detalhado sobre a sua história evolutiva e mais dados moleculares. Sendo assim, avaliar a presença de adaptações morfológicas nesse grupo é uma tarefa extremamente difícil.

Por fim, a ocorrência de troglomorfismos em onicóforos é, em geral, muito rara, e a maioria dos registros desses animais em cavernas são casos oportunistas ou mesmo acidentais. Boa parte destes registros, representam ocorrências isoladas observadas principalmente em cavernas de Minas Gerais e do estado do Pará e foram encontrados em decorrência de estudos de licenciamento ambiental, em especial para a exploração de minério nestes estados.

Principais métodos de coleta e conservação

No século XVIII era muito comum fixar invertebrados com soluções à base de agentes desnaturantes, como metanol, álcool isopropílico, acetona e butanona que os preservavam (SEDGWICK, 1888; BOUVIER, 1905), mas este método compromete toda a morfologia externa de animais de corpo mole (C.S. COSTA – observação pessoal). Atualmente, com a introdução de novas técnicas de análises, os métodos de fixação foram totalmente substituídos ou adaptados para cada tipo de material a ser fixado.

Além disso, inovações como o uso do Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) e do sequenciamento de material genético proporcionaram um enorme salto no conhecimento de Onychophora. Porém, obrigaram os taxonomistas a desenvolverem técnicas de preservação da morfologia externa dos onicóforos. Fixá-los diretamente no álcool, como é feito para a maioria dos artrópodes, distorce todas as características externas dos espécimes. Recomenda-se este método de fixação para estudos moleculares, para os quais os exemplares devem ser fixados em álcool absoluto. Contudo, como ver-se-á no próximo tópico, para estudos morfológicos sugere-se outra abordagem.

METODOLOGIA PARA FIXAÇÃO

Em função do corpo mole, a fixação e a preservação das características morfológicas externas dos onicóforos requerem cuidados maiores, quando comparados à fixação de artrópodes. Mormente, como pouco se sabe a respeito das espécies de onicóforos, todas as informações coletadas sobre os espécimes *in vivo* são válidas. Destarte, sugere-se que, antes da fixação, as regiões dorsal e ventral do espécime sejam fotografadas com maior resolução e aproximação possíveis. O ideal é utilizar câmeras que possuam modo macro ou equipadas com lente específica para macro fotografia e flash circular. Se possível, detalhando a distribuição das papilas e a região ventral das pernas (COSTA; GIRIBET, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2011; SAMPAIO-

Figura 4. Espécie de *Epiperipatus* que ocorre na Gruta Dente de Cão, município de Bodoquena, Mato Grosso do Sul. Fotos: (Lucas M. Rabelo).

-COSTA *et al.,* 2009). Após a sessão de fotos, o espécime deve ser anestesiado para depois ser fixado. A seguir, um protocolo de fixação é sugerido.

Anestesia

A metodologia consiste em expor o onicóforo ao acetato de etila em uma câmara mortífera (MONGE-NÁJERA; MORERA-BRENES, 1994). Para cada 100mg de peso animal são necessários 5mg de acetato de etila e a anestesia ocorre pela exposição do onicóforo ao vapor de acetato de etila por cerca de 80 segundos (MONGE-NÁJERA; MORERA-BRENES, 1994). O contato com o acetato de etila provoca o relaxamento dos onicóforos e ajuda a reduzir a contração do espécime durante a fixação.

Fixação

Uma vez anestesiado, o onicóforo é colocado horizontalmente em uma placa de Petri, onde sua contração é controlada conforme é submerso em álcool a 70%. Recomenda-se deixar o exemplar em posição horizontal por pelo menos por 24 horas para que o tegumento ganhe rigidez suficiente para resistir à pressão da gravidade e, assim, não dobrar ou contorcer durante o armazenamento na vertical.

Microscopia Eletrônica de Varredura

Para as análises em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), sugere-se a pré-limpeza das peças (por exemplo, região dorsal do tegumento, pernas, mandíbulas e antenas) escolhidas para estudo. Para a limpeza, sugere-se fazer a reidratação de 10% em 10% e lavar a peça com a solução de cloro PA a 3% diluída em água destilada. Partes duras podem ser lavadas em ácido etilenodiamino tetra-acético (EDTA). Com borrifos, agita-se a solução, para suspender as partículas de sujeira e gorduras agarradas ao tecido das peças lavadas. Remove-se a solução sobrenadante com a micropipeta e, em seguida, adiciona-se água destilada novamente à Placa de Kline de Vidro. Com a pipeta Pasteur agita-se a água e, em seguida, remove-se o sobrenadante. Deve-se repetir o passo anterior até o sobrenadante não apresentar mais partículas suspensas na água. Após a limpeza, fazer a seguinte série de desidratação em álcool: 30%, 50%, 70%, 80%, 90% e 100%.

Ponto Crítico

Todas as peças devem passar pelo processo de secagem em aparelho de ponto crítico.

Metalização

Após a secagem em aparelho de ponto crítico, as peças para análise serão metalizadas. Durante as sessões de microscopia recomenda-se o uso da função Backscatter Electron Detector do MEV, se houver, a fim de reduzir ruídos na captura dos elétrons.

Chave de identificação

Chave de identificação para as espécies do gênero *Epiperipatus* (exceto *E. sucuriuensis*) que ocorrem no Brasil publicada originalmente em Costa *et al.* (2018).

1 Apenas dobras dorsais[2] completas..... **2**
1' Dobras incompletas presentes **3**
2 Peça apical cônica e simétrica, 29 pares de pernas (machos), 31 e 32 (fêmeas) ..... ***E. brasiliensis*** Bouvier, 1899
2' Peça apical cônica e assimétrica, 30-33 pares de pernas (machos) e 33-34 (fêmeas) ..... ***E. cratensis*** Brito *et al.*, 2010
2" Peça apical esférica bem-desenvolvida e assimétrica (semelhante à *E. cratensis*), 34 e 35 pares de pernas (fêmeas) ..... ***E. tucupi*** Froehlich, 1968
3 Peça apical cônica **4**
3' Peça apical esférica **5**
4 Peça apical cônica regular (tamanho normal) **6**
4' Peça apical cônica/cilíndrica reduzida (semelhante à *E. edwardsii*) **7**
5 Peça apical esférica regular 8
5' Peça apical esférica robusta (semelhante à *E. edwardsii*)..... ***E. hyperbolicus*** Costa *et al.*, 2018
6 Peça apical cilíndrica e assimétrica (COSTA *et al.*, 2018: Figura 8), duas papilas primárias separadas por uma a três papilas acessórias (COSTA *et al.*, 2018: Figura 30), sulcos entre dobras com papilas acessórias, 27 pares de pernas (machos) e 31 (fêmeas) ..... ***E. marajoara*** Costa *et al.*, 2018
6' Peça apical cônica (em formato de vela, COSTA *et al*., 2018: Figura 9), papilas dorsais alinhadas no topo das dobras dorsais (COSTA *et al*., 2018: Figura 18), duas papilas principais isoladas por uma a cinco papilas acessórias, sulco entre dobras sem papilas acessórias (COSTA *et al.*, 2018: Figura 18), 27 a 29 pares de pernas (machos) e 29 a 31 (fêmeas) ..... ***E. lucerna*** Costa *et al.*, 2018
7 Peça apical reduzida, ou escondida dentro da base, simétrica, duas papilas principais separadas por uma a três papilas acessórias (COSTA *et al*., 2018: Figura 14), em vista dorsal a cor de fundo é marrom avermelhado (in vivo, COSTA *et al*., 2018: Figura 13), papilas dorsais alinhadas no topo das dobras, 36–38 pares de pernas (machos) e 36–39 (fêmeas) ..... ***E. titanicus*** Costa *et al.*, 2018
7' Peça apical reduzida, papilas dorsais alinhadas no topo das dobras (COSTA *et al.*, 2018: Figura 25), papilas primárias quando separadas apresentam entre elas duas a quatro papilas acessórias (COSTA *et al*., 2018: Figura 25), em vista dorsal a cor de fundo é rosa amarelado (COSTA *et al.*, 2018: Figura 24), 28–30 pares de penas (fêmeas) ..... ***E. beckeri*** Costa *et al.*, 2018
8 Papilas acessórias periféricas ocorrem frequentemente nos flancos (COSTA *et al*., 2018: Figura 30) **9**
8' Papilas acessórias periféricas raramente presentes nos flancos (OLIVEIRA *et al.*, 2011: Figura 4A) **10**
9 Cor dorsal de fundo acastanhado, 27 a 29 pares de pernas (machos) e 28 a 31 pares de pernas (fêmeas) ..... ***E. machadoi*** (Oliveira & Wieloch, 2005)
9' Cor dorsal de fundo vermelho escuro, 24 a 26 pares de pernas (machos) e 26-29 (fêmeas) ..... ***E. acacioi*** (Marcus & Marcus, 1955)
10 Glândula anal conspícua (apenas nos machos) (OLIVEIRA *et al*., 2011, Figura 5C)..... **11**
10 'Glândula anal imperceptível (apenas nos machos) (OLIVEIRA *et al*., 2011, Figura 5E)..... **12**
11 Glândulas anais (apenas nos machos) são dois poros bem desenvolvidos (como pontos claros) na placa anterior da abertura anal (OLIVEIRA *et al.*, 2011: Figura 5C), 26-28 pares de pernas (machos) e 29-30 pares de pernas (fêmeas) ..... ***E. diadenoproctus*** Oliveira *et al.*, 2011
12 Glândula anal imperceptível, em forma de feijão, pouco visível (OLIVEIRA *et al.*, 2011: figura 5D), 26 e 27 pares de pernas (machos) e 28 a 30 pares de pernas (fêmeas) sem sobreposição entre os sexos..... ***E. adenocryptus*** Oliveira *et al.*, 2011
12' Apenas papilas primárias são proeminentes (CHAGAS-JÚNIOR; Costa 2014, Figura 6) papilas primárias com peça apical robusta (CHAGAS-JÚNIOR; Costa 2014, Figuras 8,9), 26 a 28 pares de pernas (machos) e 27 a 29 (fêmeas)..... ***E. ohausi*** Bouvier, 1900
12" Todas as papilas dorsais são proeminentes (COSTA *et al*., 2018: Figura 36), glândula anal pouco desenvolvida aberta em dois poros na placa anterior da abertura anal (OLIVEIRA *et al.*, 2011: Figura 5E), 26 e 27 pares de pernas (machos) e 27 a 29 pares de pernas (fêmeas) ..... ***E. paurognostus*** Oliveira *et al.*, 2011

2 Contadas em seção dorsal entre duas pernas. Ver Costa *et al.* (2018).

Principais coleções do Brasil

Entre as maiores coleções no Brasil estão: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ[3], Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP e o Museu da Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG. No entanto, existem outras coleções importantes no país, como as da Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT, da Universidade Federal Mato Grosso do Sul (UFMS), da Universidade Federal da Paraíba – UFPB e do Museu Paraense Emílio Goeldi, entre outras.

Agradecimentos

Agradecemos aos colegas que nos auxiliaram nos trabalhos de campo e autorizações, incluindo Alessandro Giupponi, Jimmy Cabra e Marcio Bernardino da Silva. Estamos em débito com Amazonas Chagas-Junior, Flávio Uemori Yamamoto, Davi Sampaio Costa, Lucas Mendes Rabelo, Rogério Bertani e Riccardo Mugnai pelas imagens de exemplares que ilustram esse capítulo. Agradecemos também a Adalberto José dos Santos, Adriano B. Kury, Alexandre Vasconcellos, Amazonas Chagas-Junior, Leonardo Carvalho e Ricardo Pinto-da-Rocha por disponibilizarem exemplares de suas coleções institucionais e pelas amostras preciosas utilizadas em diferentes estudos aqui mencionados. Esses trabalhos, incluindo as atividades de campo, foram financiados por bolsas da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, processos 2011/20211-0, 2012/02969-6 e 2014/20557-2.

3 A coleção de onicóforos do Museu Nacional contava como mais de 900 exemplares, que foram perdidos – incluindo tipos de *Epiperipatus hyperbolicus, E. lucerna, E. marajoara* e *E. titanicus* e *Peripatus heloisae* – no trágico incêndio ocorrido em 2018.

Referências

BAKER, C. M.; BUCKMAN-YOUNG, R. S.; COSTA, C. S.; GIRIBET, G. Phylogenomic Analysis of Velvet Worms (Onychophora) Uncovers an Evolutionary Radiation in the Neotropics. **Molecular Biology and Evolution**, [*s.l.*], p. 1-14, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1093/molbev/msab251.

BARQUERO-GONZÁLEZ, J. P.; SÁNCHEZ-VARGAS, S.; MORERA-BRENES, B. A new giant velvet worm from Costa Rica suggests absence of the genus *Peripatus* (Onychophora: Peripatidae) in Central America José. **Journal of Chemical Information and Modeling**, [*s.l.*], v. 53, p. 287, 2020. DOI 10.1017/CBO9781107415324.004.

BOUVIER, E. L. Monographie des Onychophores par M. E. L. Bouvier. **Annales des Sciences Naturelles, Zoologie**, [*s.l.*], v. 2, p. 1-383, 1905.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Portaria n. 148, de 7 de junho de 2022. [Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção].** Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil, Poder Executivo, Brasília, DF, Seção 1, p. 74, 8 jun. 2022. Disponível em: https://www.in.gov.br/en/web/dou/-/portaria-mma-n-148-de-7-de-junho-de-2022406272733. Acesso em: 19 fev. 2015.

BRUES, C. T. A new *Peripatus* from Colombia. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College**, [*s.l.*], v. 58, p. 375-382, 1914. Disponível em: http://biostor.org/reference/11269. Acesso em: 19 fev. 2015.

BRUSCA, R. C.; MOORE, W.; SHUSTER, S. M. **Invertebrados Terceira**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2018.

CHRISTIANSEN, K. Morphological adaptations. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (ed.). Encyclopedia of Caves. 2nd ed. Amsterdã: Elsevier, 2012. p. 517-528.

CORDEIRO, L. M. **Fauna cavernícola da Serra da Bodoquena: revisão bibliográfica e um estudo de ecologia de comunidades**. 2008. Dissertação. (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, 2008.

COSTA, C. S.; GIRIBET, G. Taxonomic Notes on *Mesoperipatus tholloni* (Onychophora: Peripatidae), an Elusive Velvet Worm from Gabon. **Breviora**, [*s.l.*], v. 552, n. 1, p. 1-10, 2016. Disponível em: https://doi.org/10.3099/MCZ30.1.

COSTA, C. S.; CHAGAS-JUNIOR, A.; PINTO-DA-ROCHA, R. Redescription of *Epiperipatus edwardsii*, and descriptions of five new species of *Epiperipatus* from Brazil (Onychophora: Peripatidae). **Zoologia**, [*s.l.*], v. 552, n. 35, p. 1-15, 2018. DOI 10.3897/zoologia.35.e23366.

COSTA, C. S.; GIRIBET F. L. S., G.; PINTO-DA-ROCHA, R. Morphological and molecular phylogeny of *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae): a combined approach. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 192, p. 763-793, 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa100.

ESPINASA, L.; GARVEY, R.; ESPINASA, J.; FRATTO, C. A.; TAYLOR, S.; TOULKERIDIS, T.; ADDISON, A. Cave dwelling Onychophora from a Lava Tube in the Galapagos. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 15, p. 1-10, 2015. DOI 10.3897/subtbiol.15.8468.

FUNDAÇÃO ESTADUAL DO MEIO AMBIENTE. **Plano de manejo da Estação Ecológica do Tripuí, Ouro Preto, MG.** Belo Horizonte: FEAM, 1995. v. 1.

GIRIBET, G.; EDGECOMBE, G. D. **The Invertebrate tree of life**. Nova Jersey: Princeton University Presse, 2020. 589 p.

HAMER, M. L.; SAMWAYS, M. J.; RUHBERG, H. A review of the Onychophora of South Africa; with discussion of their conservation. **Annals of the Natal Museum**, [*s.l.*], v. 38, p. 283-312, 1997.

MAYER, G.; DE SENA OLIVEIRA, I. Phylum Onychophora Grube, 1853. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3703, p. 15-16, 2013. DOI 10.11646/zootaxa.3703.1.5.

MONGE-NÁJERA, J.; BARRIENTOS, Z.; AGUILAR, F. Behavior of *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora: Peripatidae) under laboratory conditions. **Revista de Biología Tropical**, [*s.l.*], v. 41, n. 3, p. 689-696, 1993.

MONGE-NÁJERA, J.; MORERA-BRENES, B. Morphological and physiological characteristics of two species of *Epiperipatus* from Costa Rica (Onychophora: Peripatidae). **Revista de Biologia Tropical**, [*s.l.*], v. 42, p. 191-188, 1994.

MONGE-NÁJERA, J.; MORERA-BRENES, B. Velvet Worms (Onychophora) in Folklore and Art: Geographic Pattern, Types of Cultural Reference and Public Perception. **British Journal of Education, Society & Behavioural Science**, [*s.l.*], v. 10, p. 1-9, 2015. DOI 10.9734/BJESBS/2015/18945.

MURIENNE, J. *et al.* A living fossil tale of Pangaean biogeography. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 281, n. 1775, p. 1-9, 2014. DOI: 10.1098/rspb.2013.2648.

NEW, T. R. Onychophora in invertebrate conservation: Priorities, practice and prospects. **Zool. J. Linn. Soc**., [*s.l.*], v. 114, n. 1, p. 77-89, 1995.

NEWLANDS, G.; RUHBERG, H. S. Onychophora. *In*: WERGER, M. J. A. (ed.). **Biogeography and Ecology of Southern Africa**. The Hague, Netherlands: Dr. W. Junk Publishers, 1979. p. 677-684. (Monographiae Biologicae, v. 31, part 2).

OLIVEIRA, I. D. S.; LACORTE, G. A.; FONSECA, C. G.; WIELOCH, A. H.; MAYER, G. Cryptic speciation in Brazilian *Epiperipatus* (Onychophora: Peripatidae) reveals an underestimated diversity among the peripatid velvet worms. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 6, p. e19973, 2011. Disponível em: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019973.

OLIVEIRA, I. D. S.; LACORTE, G. A.; WECK-HEIMANN, A.; CORDEIRO, L. M.; WIELOCH, A. H.; MAYER, G. A new and critically endangered species and genus of Onychophora (Peripatidae) from the Brazilian savannah - a vulnerable biodiversity hotspot. **Systematics and Biodiversity**, [*s.l.*], v. 13, p. 211-233, 2015. DOI 10.1080/14772000.2014.985621.

OLIVEIRA, I. D. S.; READ, V. M. S. J.; MAYER, G. A world checklist of Onychophora (velvet worms), with notes on nomenclature and status of names. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 211, p. 1-70, 2012. DOI 10.3897/zookeys.211.3463.

OLIVEIRA, I. S. *et al.* A new and critically endangered species and genus of Onychophora (Peripatidae) from the Brazilian savannah: a vulnerable biodiversity hotspot. **Systematics and Biodiversity**, v. 13, p. 211- 233, 2014. DOI: 10.1080/14772000.2014.985621.

PECK, S. B. A Review of the New World Onychophora with the Description of a New Cavernicolous Genus and Species from Jamaica. **Psyche: A Journal of Entomology**, [*s.l.*], v. 82, n. 3-4, p. 341-358, 1975. Disponível em: https://doi.org/10.1155/1975/98614.

READ, V. M. S. J. The application of scanning electron microscopy to the systematics of the neotropical Peripatidae (Onychophora). **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 93, p. 187-223, 1988.

SAMPAIO-COSTA, C.; CHAGAS-JUNIOR, A.; BAPTISTA, R. L. C. Brazilian species of Onychophora with notes on their taxonomy and distribution. **Zoologia**, Curitiba, v. 26, p. 553-561, 2009. Disponível em: https://doi.org/10.1590/S1984-46702009005000004.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 7, p. 1-16, 2010.

VASCONCELLOS, A.; ALMEIDA, W. O.; SOUZA, L. A. Onychophora in humid forests of northeastern Brazil. **Notes and Comments, Braz. J. Biol.**, [*s.l.*], v. 66, n. 1a, Feb. 2006.

WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of caves**. 2nd ed. [*S.l.*]: Academic Press Inc., 2012.

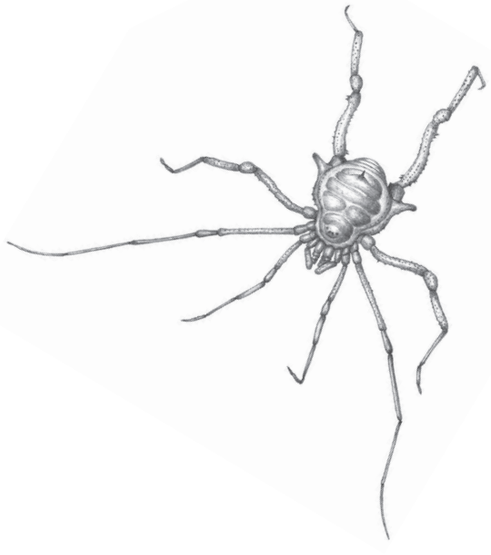
landumoema cuca
Lucas Mendes Rabelo

19

Opiliones

LUDSON NEVES DE ÁZARA
Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ

MARCOS RYOTARO HARA
Escola de Artes, Ciências e Humanidades
Universidade de São Paulo – USP



Introdução geral

A ordem Opiliones constitui o terceiro maior grupo de aracnídeos em número de espécies, com aproximadamente 6.600 espécies descritas no mundo (KURY *et al.*, 2020), ficando atrás apenas de aranhas (mais de 48.000 espécies; WORLD SPIDER CATALOG, 2020), ácaros e carrapatos (mais de 50.000 espécies; CODDINGTON *et al.*, 2004). São especialmente diversos em florestas úmidas tropicais, como a Amazônia e a Mata Atlântica, mas em função da predominância de seus hábitos crípticos e noturnos, são pouco conhecidos pelo público em geral. Apesar dos opiliões estarem distribuídos em todos os biomas brasileiros (KURY, 2003), o conhecimento sobre a diversidade e ecologia destes organismos nos diferentes biomas é heterogêneo, ou seja, os estudos não foram realizados historicamente na mesma intensidade para todos os biomas (BRAGAGNOLO; PINTO-DA-ROCHA, 2003; DESOUZA *et al.*, 2014).

A Mata Atlântica é o bioma que apresenta o maior número de espécies de opiliões por localidade (12–64) (PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2005), figurando como o mais bem amostrado. A Amazônia apresenta o registro de 21 a 28 espécies por localidade (PINTO-DA-ROCHA; BONALDO, 2006). Os biomas Caatinga e Cerrado apresentam uma diversidade menor de opiliões, com menos de 10 espécies por localidade (KURY *et al.*, 2010; PINTO-DA-ROCHA *et al*., 2005). Entretanto, esta diversidade desigual pode ser fruto de vieses amostrais (KURY, 2003; PINTO-DA-ROCHA; BONALDO, 2006).

Os opiliões da Mata Atlântica são altamente endêmicos, com índices que chegam a 97,5% (PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2005). Em parte, o alto índice de endemismo decorre da reduzida capacidade de dispersão da ordem de forma geral (especialmente as subordens Cyphophthalmi e Laniatores), se comparados a outros artrópodes do mesmo tamanho e, além disso, apresentam elevada filopatria (MACHADO *et al*., 2000; MESTRE; PINTO-DA-ROCHA, 2004; WILLEMART; GNASPINI, 2004). Das cerca de 6.600 espécies de opiliões descritas para o mundo, aproximadamente 600 ocorrem somente na Mata Atlântica (PINTO-DA-ROCHA *et al*., 2005). A sua distribuição geográfica restrita, aliada aos seus habitats preferenciais, como florestas úmidas conservadas e cavernas, elevam o potencial de extinção de muitas espécies deste grupo (BRAGAGNOLO *et al.,* 2007). Em contrapartida, a alta endemicidade dos opiliões da Mata Atlântica os torna excelentes modelos para estudos biogeográficos e ecológicos (DASILVA *et al.*, 2015; PINTO-DA-ROCHA *et al*., 2005).

Tratando-se de sua classificação, as espécies viventes são organizadas em quatro subordens de Opiliones, todas monofiléticas: Cyphophthalmi, Eupnoi, Dyspnoi e Laniatores. Muitos estudos corroboram esses agrupamentos como grupos naturais, embora a sua composição tenha sido recentemente contestada (GROH; GIRIBET, 2015). Há uma quinta subordem, porém fóssil (extinta, portanto) do Paleozóico, recentemente descrita – Tetrophthalmi (GARWOOD *et al.*, 2014).

Dentre Laniatores, a superfamília Gonyleptoidea destaca-se como a mais diversa e com representantes mais vistosos morfologicamente, contando com 14 famílias e 2.032 espécies (KURY *et al.*, 2020). É também o grupo que concentra o maior número de revisões sistemáticas em Laniatores (PINTO-DA-ROCHA *et al.,* 2012), fator de suma importância para a identificação correta das espécies e a sua inclusão em estudos ecológicos e biogeográficos. Dentro desta superfamília, a família Gonyleptidae possui o maior número de estudos ecológicos, biogeográficos e taxonômicos no Brasil (ÁZARA *et al.*, 2013; DASILVA *et al.*, 2015; PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2012). Nesse contexto, destaca-se a subfamília Goniosomatinae como a mais bem estudada, considerando pesquisas ecológicas em ambientes epígeos e hipógeos.

Paralelamente ao uso de opiliões para estudos ecológicos, populacionais e comportamentais, pesquisas em cavernas contribuíram também para o registro de opiliões em ambientes subterrâneos. O primeiro trabalho de listagem de fauna cavernícola no Brasil a relatar opiliões (a nível de ordem) foi feito por Dessen *et al.* (1980) e o primeiro a relatar opiliões da superfamília Gonyleptoidea foi feito por Trajano (1986), que listou oito espécies distribuídas em 19 cavernas dos estados de Goiás e de São Paulo. Posteriormente, outras listagens foram feitas em que se percebe crescente registro de espécies diferentes, na medida em que mais cavernas foram sendo estudadas, como por exemplo: 10 espécies distribuídas em 15 cavernas (nos estados de Amazônia, Goiás, Mato Grosso e São

Paulo) (TRAJANO; GNASPINI, 1990); 17 espécies distribuídas em 43 cavernas (nos estados da Bahia, Goiás, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo) (GNASPINI, TRAJANO, 1994) e 35 espécies em 114 cavernas (nos estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Pará, Paraná e São Paulo) (PINTO-DA-ROCHA, 1995). Após o trabalho de Pinto-da-Rocha (1995), que se baseou principalmente nas cavernas paulistas e poucas de outros estados, passaram-se mais de 20 anos até que Ázara e Ferreira (2018) publicassem um estudo mais atualizado. Essa listagem é um extenso checklist de opiliões da superfamília Gonyleptoidea associados às cavernas brasileiras, baseada na análise da literatura e coleções científicas. Eles registraram opiliões para 952 cavernas, 152 municípios e 17 estados do Brasil, indicando um incremento substancial de mais de 130 espécies e 800 cavernas se comparado ao trabalho de Pinto-da-Rocha (1995). Este incremento no número de registros de espécies de cavernas está relacionado ao forte impulso dado à realização de inventários em cavernas brasileiras como procedimento obrigatório para o processo de licenciamento ambiental, conforme a nova legislação espeleológica, como o Decreto Federal nº 6.640 de 2008 (ÁZARA; FERREIRA, 2018; PILÓ *et al.*, 2015).

Nesse estudo (ÁZARA; FERREIRA, 2018), a Caverna do Quarto Patamar, localizada na Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, foi a caverna que apresentou a maior riqueza de opiliões, com sete espécies. Por outro lado, 70% das cavernas apresentaram o registro de apenas uma espécie. Esta riqueza contrasta com outros grupos de aracnídeos, como aranhas, que apresentam uma riqueza maior nestes ambientes (INIESTA *et al.*, 2013; SILVA; FERREIRA, 2015). Provavelmente, isso pode ser reflexo da maior riqueza da ordem Araneae (ca. 3.013 espécies) em ambientes epígeos (OLIVEIRA *et al.*, 2017) e, portanto, maior número de espécies que, potencialmente, podem vir a colonizar cavernas em outros ambientes subterrâneos. Os autores registraram ainda 155 espécies/morfoespécies pertencentes a 61 gêneros, 12 subfamílias e sete famílias. Além da listagem, o artigo inclui a distribuição dessas espécies no ambiente epígeo (considerando as espécies descritas) e hipógeo, além de fotografias do habitus do macho e da fêmea para a maioria das espécies. Desta forma, esta publicação possibilita o reconhecimento e identificação preliminar desses opiliões por especialistas e pelo público não especializado.

Um elevado número de espécies não descritas foi detectado por Ázara e Ferreira (2018), totalizando 46 morfótipos, dos quais nove com características potencialmente troglomórficas. Além das espécies não descritas, cerca de 19% dos morfótipos não foram identificados ao nível específico, o que demostra que a riqueza do grupo ainda é subestimada. Além disso, em termos de impedimento taxonômico, há grupos que não foram revisados à luz de métodos modernos, que incluem o estudo da genitália masculina, e ainda são identificados por descrições inadequadas para os padrões atuais. Como exemplo, é possível citar parte dos gêneros de Cosmetidae e Pachylinae que são artificiais (grupos formados por semelhança aparente, como animais de "sangue quente", e não por serem descendentes de um ancestral comum exclusivo, como mamíferos) cujas descrições pouco detalhadas dificultam a identificação acurada destes táxons.

Os opiliões não ocupam apenas ambientes hipógeos naturais, mas também os artificiais como as galerias de pesquisa geológica. Ázara *et al.* (2016) avaliaram a assembleia de opiliões em cavidades artificiais no estado de Minas Gerais. Apesar da gênese antrópica, este tipo de ambiente apresenta características semelhantes às cavidades naturais subterrâneas. O estudo registrou opiliões ao longo de 52 cavidades artificiais, de um total de 111 inventariadas, contabilizando um total de 17 espécies associadas a estes ambientes, pertencendo a 10 gêneros, sete subfamílias e quatro famílias. Como se pode observar, levantamentos em cavernas naturais ou galerias artificiais destacam a importância desses ambientes como um habitat para opiliões no Brasil.

De acordo com Ázara e Ferreira (2018), também é possível concluir que as coleções apresentam uma elevada quantidade de dados não publicados, como espécies não descritas e novas ocorrências. Esta condição faz com que essas informações não estejam formalmente disponibilizadas em artigos para a comunidade científica. Desta forma, torna-se essencial a intensificação do processamento, organização e análises de opiliões depositados em coleções científicas, aliada ao desenvolvimento de estudos taxonômicos e ao incentivo à

realização de inventários faunísticos. Assim, torna-se possível uma melhor/maior compreensão da opilionofauna cavernícola brasileira, em especial frente à crescente perturbação antrópica, que, muitas vezes, resulta na perda dos seus habitats externos ou mesmo na supressão de cavernas, levando espécies troglóbias à extinção.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

O Brasil apresenta uma rica fauna de opiliões associada às cavernas brasileiras, sendo a sua maioria espécies da superfamília Gonyleptoidea. No Brasil, existem apenas duas espécies associadas ao ambiente cavernícola descritas até o momento, que não pertencem à Gonyleptoidea: (1) *Canga renatae* DaSilva, Pinto-da-Rocha & Giribet, 2010 (Cyphophthalmi: Ogoveoidea: Neogoveidae), descrita para cavernas do município de Parauapebas, na Serra dos Carajás (estado do Pará), e (2) *Relictopiolus galadriel* Pérez-González *et al.,* 2017; (Laniatores: Kimulidae), descrito para a Caverna Olhos D'água, no Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, em Itacarambi (estado de Minas Gerais).

Gonyleptoidea abriga as 16 espécies que foram descritas originalmente para cavernas (ARAUJO-DA-SILVA *et al.*, 2020; ÁZARA; FERREIRA, 2018; MEDRANO; KURY, 2018; VILLARREAL *et al*. 2019), não considerando as troglóbias, que serão abordadas em outro tópico que também incluirá as espécies não descritas com troglomorfismos. A partir da publicação de trabalhos taxonômicos, ecológicos e do checklist proposto por Ázara e Ferreira (2018), houve um incremento considerável do registro de espécies para cavernas brasileiras, tanto para aquelas espécies que já apresentavam registros para estes ambientes, como para aquelas nunca registradas nestes habitats (Figura 1) (ÁZARA; FERREIRA, 2018). Assim, houve uma evolução importante na sistematização da opilionofauna cavernícola da superfamília Gonyleptoidea, permitindo vislumbrar o panorama atual deste grupo nesses ambientes. No entanto, infelizmente a insuficiência de estudos ecológicos, populacionais e comportamentais dificulta a identificação de parte dessas espécies no sistema de classificação ecológico-evolutiva de Schinner-Racovitza modificado (SKET, 2008).

A partir da análise dos resultados da literatura, são fornecidos, abaixo, comentários sobre as famílias, as subfamílias e os gêneros de opiliões encontrados em cavernas brasileiras. As famílias não pertencentes à Gonyleptoidea que não possuem dados sobre diversidade e composição em ambientes cavernícolas sistematizados e publicados também serão brevemente abordadas com base na análise do material depositado na Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras da Universidade Federal de Lavras – ISLA/UFLA e do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP. O termo espécie compreende aqui aquelas descritas e as não descritas, de acordo com a listagem proposta por Ázara e Ferreira (2018).

Vale ressaltar que, em termos de sistemática, os opiliões herdaram um sistema de classificação chamado de sistema roeweriano (ROEWER, 1923), que a despeito de suas virtudes (como descrições padronizadas e ilustrações), pecava por ter adotado uma forma limitada para caracterizar agrupamentos como, gêneros e famílias, ou seja, não permitia a inclusão de novas características. Este sistema também desconsiderava as variações na mesma espécie, resultando na criação de grupos artificiais ou compostos só por uma espécie, o que dificulta a proposição de parentesco entre elas (PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2012). Esse cenário começou a mudar com maior intensidade a partir da década de 1960 (ŠILHAVÝ, 1961), com o estudo da genitália masculina e inclusão de mais caracteres morfológicos. Posteriormente, o uso da computação para propor parentesco entre as espécies (PINTO-DA-ROCHA, 1997), de sequências de DNA (sejam trechos do genoma ou em sua integralidade) (BENAVIDES *et al.*, 2021; PINTO-DA-ROCHA *et al.,* 2014), e o avanço dos estudos morfológicos (KURY; VILLARREAL, 2015) acarretaram grandes mudanças na proposição de parentesco, e consequentemente, na classificação. Deve-se mencionar que o crescente número de pesquisadores nesse grupo também tem contribuído (HARA *et al.*, 2017). Dessa forma, futuramente, é esperado que algumas das diagnoses apresentadas a seguir tenham mudanças. Essa dinâmica destaca a natureza científica da sistemática, em que hipóteses de classificação são substituídas por outras à luz de novas evidências das mais diferentes fontes de dados.

AGORISTENIDAE

Esta família ocorre nas Grandes Antilhas e no norte da América do Sul e está organizada em três subfamílias, totalizando 76 espécies (KURY *et al.*, 2020). Podem ser reconhecidas pelas pernas III e IV comparativamente mais espessadas que as pernas I e II, além de pênis típico, com a parte distal da placa ventral reduzida e macrossetas bífidas e trífidas (KURY, 2012; PINTO-DA-ROCHA; KURY, 1973 *apud* PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2007). Existe apenas uma espécie não descrita registrada para esta família: *Avima* sp. 1 (ÁZARA; FERREIRA, 2018).

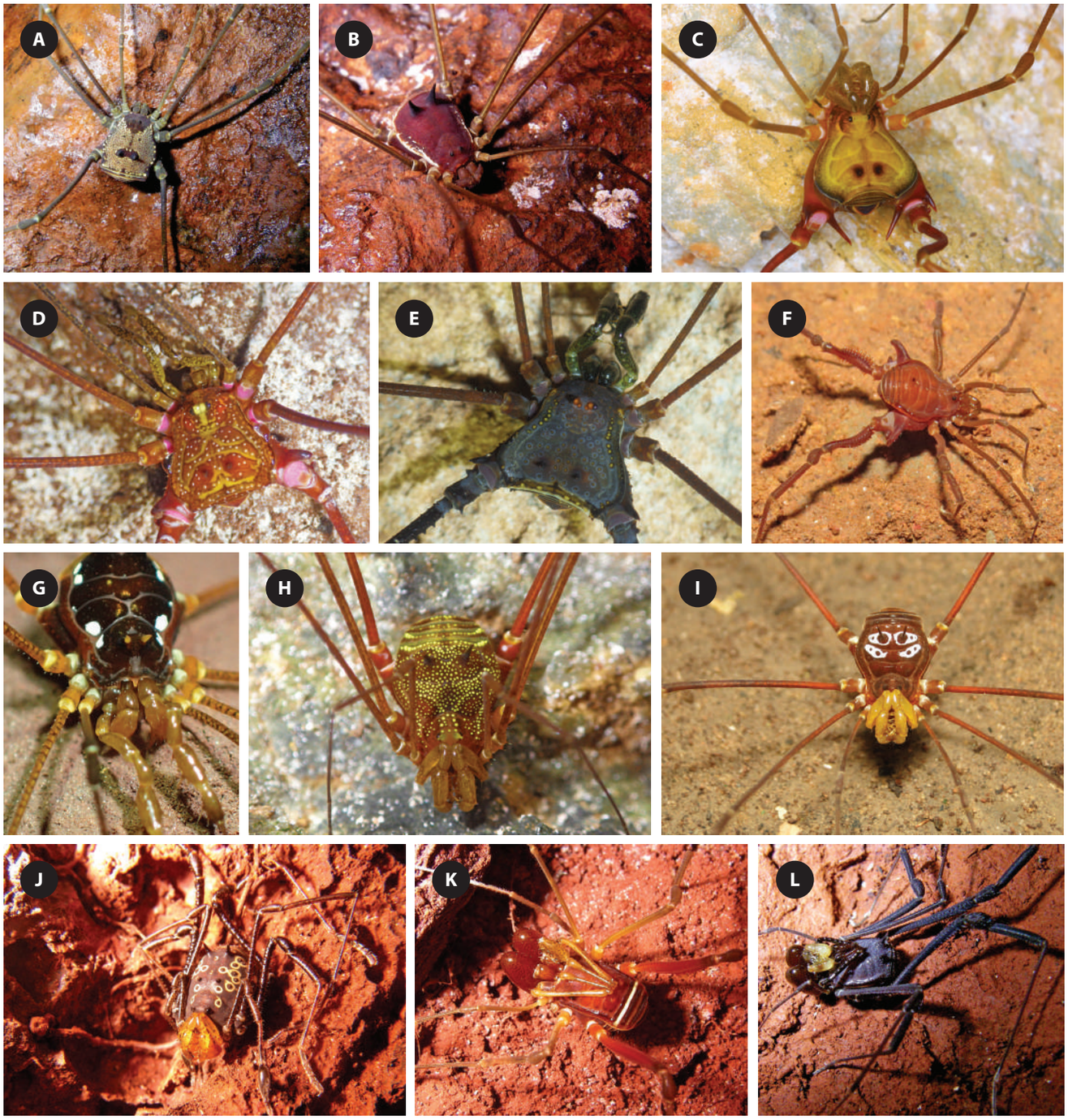


Figura 1. Representantes de opiliões encontrados em cavernas brasileiras. **A)** *Flirtea valida* (Roewer, 1928); **B)** *Gryne marginalis* (Perty, 1833); **C)** *Goniosoma vatrax* Koch, 1845; **D)** *Mitogoniella indistincta* Mello-Leitão, 1936; **E)** *Serracutisoma* sp.; **F)** *Eusarcus hastatus* Sørensen, 1884; **G)** *Ruschia maculata* (Soares, 1974); **H)** *Promitobates viridigranulatus* (Soares & Soares, 1946); **I)** *Paragoniosoma cachaceiro* Araujo-da-Silva, DeSouza & DaSilva, 2020; **J)** *Syncranaus cribrum* Roewer, 1913; **K)** *Obidosus laevis* (Sørensen, 1932); **L)** *Protimesius lucifer* Villarreal, Ázara & Kury, 2019. Fotos: A, B, G, J–L (BioEspeleo Consultoria Ambiental), I (Leonardo S. Carvalho), D, E, F, H (Lucas M. Rabelo), C (Ubirajara Oliveira).

COSMETIDAE

A família Cosmetidae é a segunda mais rica de Laniatores (KURY *et al.,* 2020) e facilmente reconhecida pelos pedipalpos característicos (fêmur achatado lateralmente, tíbia em forma de colher e sem setas conspícuas) (PINTO-DA-ROCHA; KURY, 1973 *apud* PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2007). Porém, apresenta um grande impedimento taxonômico, já que apenas cerca de 8% destes foram revisados e analisados à luz de novas evidências, como a morfologia genital. Grandes mudanças em sua classificação foram propostas por Medrano *et al.* (2021), o que deve reduzir esse impedimento no futuro. Esta família ocorre do sul da América do Norte até o sul do Brasil e é a segunda maior em número de espécies associadas ao ambiente cavernícola, com 23 espécies (Figura 1A, B), das quais seis ainda não descritas (ÁZARA; FERREIRA, 2018).

CRYPTOGEOBIIDAE

A família Cryptogeobiidae foi proposta recentemente, apresentando grande riqueza morfológica, porém com pênis típico (parte distal da placa ventral do pênis reduzido e parte proximal massiva portando as macrossetas), que é compartilhado com Gerdesiidae. Tipicamente, a família pode ser reconhecida por apófises fascioladas nas coxas IV e trocânteres IV dos machos que se encaixam. A família abriga 52 espécies, ocorrendo principalmente na Mata Atlântica (KURY, 2014). Esta é a terceira maior família em número de espécies associadas ao ambiente cavernícola, com 13 espécies (uma troglóbia), das quais cinco não estão descritas (ÁZARA; FERREIRA, 2018; KURY, 2014).

GERDESIIDAE

A família Gerdesiidade, recentemente descrita por Bragagnolo *et al.* (2015), é grupo irmão (ou seja, é a família mais próxima em termos de parentesco) de Cryptogeobiidae e é a menor em número de espécies, organizada em dois gêneros com seis espécies no total. Apresenta distribuição disjunta, com o gênero *Gerdesius* no norte do Brasil e, *Gonycranaus*, na região sudeste do país. Dessas, duas (*Gonycranaus pluto* e *Gonycranaus androgynus* Bragagnolo *et al.,* 2015) são associadas ao ambiente cavernícola, sendo que (*Gonycranaus pluto*) é classificada como troglóbia.

GONYLEPTIDAE

A família Gonyleptidae é a mais rica de Gonyleptoidea em número de espécies, com grande riqueza morfológica e a mais estudada taxonomicamente, composta de 17 subfamílias, 212 gêneros e 747 espécies (KURY *et al.*, 2020). Assim, é de se esperar que muitas das espécies associadas às cavernas no Brasil pertençam a esta família. São conhecidas 61 espécies associadas às cavernas, das quais aproximadamente a metade não está descrita (29 espécies) e há ainda cinco espécies que não puderam ser identificadas ao nível específico (ÁZARA; FERREIRA, 2018). Cabe destacar que esta família também está entre as mais estudadas em termos de cuidado parental, comportamento de defesa, composição química da secreção de defesa, agregação, distribuição e estudos biogeográficos, entre outros (PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2007). Considerando que esta família se encontra bem estudada taxonomicamente quando comparada às outras, segue uma breve descrição por subfamílias organizadas em ordem decrescente pelo número de espécies (riqueza) atualmente descritas.

Pachylinae

É a subfamília mais numerosa de Gonyleptidae. É polifilética (ou seja, não natural) (PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2014), composta por espécies que possuem quatro áreas escutais e não apresentam as sinapomorfias das outras subfamílias. Pela sua própria diagnose abrangente, espera-se que seja a subfamília com maior número de espécies não troglóbias associadas às cavernas: 38 espécies (Figura 1F) (ÁZARA; FERREIRA, 2018). No futuro, Pachylinae sofrerá grandes mudanças com o seu provável desmembramento em unidades monofiléticas menores, como já vem ocorrendo, com proposições de subfamílias como Roeweriinae (CARVALHO; KURY, 2018) e expansão no conceito de outras, como Gonyassamiinae (KURY *et al.,* 2020).

Goniosomatinae

Subfamília associada a ambientes cavernícolas mais estudada em termos ecológicos, populacionais, fisiológicos, comportamentais e biogeográficos (CHELINI *et al.*, 2011; DASILVA; GNASPINI, 2010; GNASPINI *et al.*, 2003; MACHADO *et al.*, 2003). Goniosomatinae inclui espécies conspícuas, de fácil coleta e manutenção em cativeiro. Conta com uma revisão taxonômica e análise cladística que permitiu aflorar outros estudos, como os mencionados acima. É o segundo maior grupo com espécies não troglóbias associadas às cavernas, com 18 espécies (Figura 1C–E) (ÁZARA; FERREIRA, 2018).

Mitobatinae

Espécies deste grupo apresentam dimorfismo sexual pelo alongamento de pernas no macho (PINTO-DA-ROCHA *et al.*,

2014). São frequentemente encontradas em cavernas, com 16 espécies conhecidas (Figura 1G, H), tornando-se a terceira maior subfamília nesse sentido.

Gonyleptinae

Segunda subfamília mais numerosa de Gonyleptidae com 127 espécies (KURY *et al.*, 2020), também polifilética e aninhada no clado K92 (PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2014). A sua diagnose é parecida com Pachylinae, porém com três áreas escutais ao invés de quatro (PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2014). É a quarta em número de espécies não troglóbias associadas às cavernas, com 11 espécies (ÁZARA; FERREIRA, 2018).

Gonyassamiinae

Esta subfamília foi reconceituada recentemente num catálogo (KURY *et al.,* 2020), incluindo várias espécies previamente em Pachylinae. A sua caracterização é baseada principalmente no pênis, em que se pode destacar o estilo com a região distal quadrangular e achatada em vista lateral (KURY *et al.,* 2020). Possui três espécies não descritas associadas às cavernas (ÁZARA; FERREIRA, 2018).

Roeweriinae

Subfamília recentemente descrita (CARVALHO; KURY 2018) que inclui várias espécies previamente associadas ao especioso gênero *Discocyrtus* Holmberg, 1878. Na medida em que *Discocyrtus* é revisado, gêneros de habitus distintos têm sido incluídos, aumentando a sua diversidade morfológica. Atualmente, há três espécies associadas a cavernas, sendo *Khazaddum inerme* Soares & Soares, 1947 a mais famosa, anteriormente chamada de *Daguerreia inermis* Soares & Soares, 1947 (KURY *et al.*, 2020).

Hernandariinae

Subfamília com histórico taxonômico confuso, mas cuja caracterização e identidade tornaram-se claras após a sua revisão (DASILVA; PINTO-DA-ROCHA, 2010). Muitas espécies deste grupo apresentam o corpo coberto por detritos. Possui apenas uma espécie associada a cavernas (ÁZARA; FERREIRA, 2018).

Tricommatinae

Subfamília que foi devidamente caracterizada há pouco tempo e é associada, historicamente, à Cryptogeobiidae (KURY, 2014). Grupo pouco rico, com cinco espécies organizadas em três gêneros. Possui uma espécie não descrita associada a cavernas (ÁZARA; FERREIRA, 2018).

MANAOSBIIDAE

Esta família recentemente foi proposta como subfamília de Gonyleptidae de acordo com análises baseadas em dados moleculares (PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2014). Ocorre da América Central à região norte/central do Brasil. Apresenta morfologia do corpo consideravelmente conservativa (muito homogênea), destacando o escudo dorsal típico, basitarso I inflado em forma de fuso nos machos e o pênis característico, sem processos dorsais ou ventrais da glande e placa ventral alongada (KURY, 1839 *apud* PINTO-DA-ROCHA *et al.*, 2007). Apresenta duas espécies não troglóbias associadas às cavernas (Figura 1J) (ÁZARA; FERREIRA, 2018).

STYGNIDAE

A família Stygnidae abriga algumas das espécies mais antigas descritas da região neotropical e foi uma das primeiras a serem revisadas utilizando metodologias modernas, contando inclusive com análise cladística (PINTO-DA-ROCHA, 1997). A família é composta por 110 espécies (KURY *et al.*, 2020) e várias outras têm sido descritas na última década, indicando que a sua riqueza é subestimada. Ocorre nas regiões Norte, Nordeste e central do Brasil e é facilmente reconhecida pelo oculário dividido em duas partes e escudo dorsal sub-retangular, além do pênis típico. Apresenta dez espécies não troglóbias associadas às cavernas (Figura 1K, L) (ÁZARA; FERREIRA, 2018).

Principais troglomorfismos

A determinação de troglomorfismos em opiliões, como em outros grupos cavernícolas, perpassa por questões como a de determinar quais atributos realmente estão associados à condição e à restrição ao ambiente subterrâneo. A presença de atributos, como despigmentação e perda de olhos, geralmente, está diretamente associada a estes ecossistemas, mas outros atributos, como o alongamento de apêndices, devem ser mais cuidadosamente considerados. Para determinar se uma certa característica é troglomorfismo ou não, é desejável que sejam analisados grupos epígeos próximos (idealmente, a espécie epígea de parentesco mais próximo), com o intuito de entender quais morfologias são intrínsecas ao grupo e que não possuem relação com a restrição às cavernas. Cabe destacar ainda que é possível que uma espécie seja troglóbia sem apresentar troglomorfismo evidente, o que torna o estudo ecológico populacional essencial para a sua devida classificação ecológica-evolutiva, informação crucial em termos conservacionistas.

Tipicamente, os principais troglomorfismos citados nas descrições das 14 espécies troglóbias brasileiras são: (i) graus variados de redução no tamanho do olho, desde comparáveis a grânulos ou tubérculos à sua ausência total; (ii) despigmentação em graus variados, desde formas levemente escurecidas a formas desprovidas totalmente de pigmentos (neste caso, o olho, tipicamente negro, assume a mesma coloração da cutícula); (iii) alongamento dos apêndices (quelíceras, pedipalpos e pernas); e (iv) aumento no número de artículos tarsais.

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

O Brasil conta atualmente com 14 espécies troglóbias descritas, principalmente dos estados de Minas Gerais e de São Paulo (Figura 2, 3). A primeira espécie troglóbia de opilião brasileiro a ser descrita foi *Spaeleoleptes spaeleus* H. Soares (1966), da Lapa Nova de Maquiné, município de Cordisburgo, estado de Minas Gerais, e alocada em Minuinae (Phalangodidae). Posteriormente, Kury e Pérez-González (2007a) transferiram-na para Escadabiidae. Apesar da descrição original não indicar a espécie como restrita ao ambiente cavernícola, a ausência de olhos e a presença de numerosas cerdas alongadas nos apêndices indicam a condição de restrição ao ambiente subterrâneo (troglóbia).

Šilhavý (1974) descreveu *Pachylospeleus* para alocar a nova espécie *Pachylospeleus strinatii* (Figura 2D), erigindo até uma subfamília (Pachylospeleinae) para abrigá-la. Essa espécie foi descrita para a Caverna das Areias, município de Iporanga (estado de São Paulo). Foi o primeiro trabalho descrevendo uma espécie brasileira em que se explicitou troglomorfismos: redução no tamanho dos olhos, despigmentação, alongamento dos apêndices e aumento do número de distitarsos I e II.

Pinto-da-Rocha (1996) descreveu a terceira espécie troglóbia, *Iandumoema uai*, da Gruta Olhos D'água, município de Itacarambi (estado de Minas Gerais). Do Monte *et al.* (2015) ampliaram a distribuição desta espécie com um novo registro para Lapa do Cipó, que dista 9,5 quilômetros a noroeste da localidade-tipo. Atualmente, é o único gênero não monotípico, com seis espécies no total e que apresenta uma relação filogenética baseada em análise cladística. *Iandumoema smeagol* foi a quarta espécie de opilião troglóbia descrita e a terceira completamente anoftálmica (PINTO-DA-ROCHA *et al.* 2015). As seguintes espécies compõem o gênero atualmente: *I. cuca* ÁZARA *et al.,* 2020 (Figura 2A), *I. gollum* ÁZARA *et al.,* 2020, *I. setimapocu* HARA; PINTO-DA-ROCHA, 2008, *I. smeagol* PINTO-DA-ROCHA *et al.,* 2015 (Figura 2B), *I. stygia* ÁZARA *et al.,* 2020 (Figura 2C) e *I. uai* PINTO-DA-ROCHA, 1997 (ÁZARA *et al.,* 2020).

Kury e Pérez-González (2002) descreveram *Giupponia chagasi*, da Lapa do Boqueirão e Gruta do Zé Bastos, ambas no município de Carinhanha (estado da Bahia). *Giupponia chagasi* destaca-se por ser a segunda espécie anoftálmica, além da presença de outros troglomorfismos considerados marcantes pelos autores, como grande número de segmentos tarsais (perna II com 34–37 tarsômeros), pedipalpos e pernas alongadas e um elevado grau de despigmentação. A espécie foi alocada em Gonyleptidae, mas não foi incluída em nenhuma subfamília devido à ausência de características diagnósticas para as 15 subfamílias descritas até aquele momento.

Kury e Pérez-González (2008) descreveram *Spinopilar moria* da caverna Morena (Figura 2E), no município de Cordisburgo, estado de Minas Gerais. Naquele momento, a espécie foi alocada em Tricommatinae. Posteriormente, Kury (2014) transferiu o gênero *Spinopilar* para a família Cryptogeobiidae, conjuntamente com vários outros gêneros.

Kury (2008) descreveu duas novas espécies troglóbias para Pachylinae: *Discocyrtus pedrosoi*, da caverna Gruna do Brejo e Verruga, município de Andaraí, e *Eusarcus elinae*, da Caverna Pedra Furada, município de Iraquara, ambas no estado da Bahia.

Bragagnolo *et al.* (2015) descreveram a espécie troglóbia *Gonycranaus pluto*, alocando-a em Gerdesiidae, família circunscrita no mesmo trabalho. A espécie foi descrita para a Gruta MP01B, município de Morro do Pilar, estado de Minas Gerais, região com uma elevada quantidade de cavernas ferruginosas.

Pérez-González *et al.* (2017) descreveram *Relictopiolus galadriel*, a primeira espécie cavernícola da família Kimulidae. A espécie foi descrita para a Caverna Olhos D'água, Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, município de Itacarambi, estado de Minas Gerais. Assim, é a segunda espécie de opilião troglóbio para esta caverna, algo incomum de se observar.

Principais métodos de coleta e conservação

Diversos métodos de amostragem podem ser empregados para a coleta de opiliões em ambientes cavernícolas, porém o único seletivo para opiliões é a coleta manual ativa.

Esse consiste na busca ativa, priorizando micro-habitats específicos de acordo com as características morfológicas, ecológicas e comportamentais dos organismos de interesse. Desta forma, dá-se especial atenção para a busca sob troncos, sob rochas, frestas, material orgânico e paredões rochosos úmidos,

Figura 2. Representantes de opiliões troglóbios encontrados em cavernas brasileiras. **A)** *Iandumoema cuca* Ázara, Hara & Ferreira, 2020; **B)** *Iandumoema smeagol* Pinto-da-Rocha, Fonseca-Ferreira & Bichuette, 2015; **C)** *Iandumoema stygia* Ázara, Hara & Ferreira, 2020; **D)** *Pachylospeleus strinatii* Šilhavý, 1974; **E)** *Spinopilar moria* Kury & Pérez-González, 2008. Fotos: A–D (Lucas M. Rabelo), E (Robson de A. Zampaulo).

dentre outros. Para este método de coleta é importante que o coletor inspecione/revire rochas e troncos mortos, observando tanto a superfície sob a qual o objeto estava apoiado, como a parte inferior do próprio objeto, pois espécimes podem ficar aderidos a ele. Recomenda-se também que, se possível, inspecione o substrato, revolvendo-o, como na serrapilheira ou até cavando a rasas profundidades, no caso de areia, terra ou cascalhos. Quando encontrados, os opiliões são coletados manualmente com auxílio de pinças ou pincéis e armazenados em recipientes com líquido preservante (álcool diluído a 70% ou álcool absoluto).

A captura por meio de armadilhas de queda (pitfall) é também um método frequentemente utilizado. As coletas são realizadas com potes plásticos de 500ml com 7cm de diâmetro (medidas podem variar) que são enterrados no chão até a abertura, contendo de 170 a 200ml (pode variar) de líquido preservante com uma gota de detergente para reduzir a tensão superficial. Durante o deslocamento no substrato, os opiliões caem nos potes, sendo preservados no líquido em seu interior. Podem ser utilizados anteparos protetores sobre as armadilhas para evitar que gotejamentos possam transbordar o líquido preservante ou diluir o seu conteúdo, prejudicando o processo de fixação química. Após certo intervalo de tempo (pode variar de acordo com condições climáticas no meio epígeo), o material coletado pelas armadilhas é transferido para o líquido preservante definitivo (álcool diluído a 70% ou absoluto), dependendo dos objetivos da pesquisa. É importante que a armadilha não fique exposta por um período maior que sete dias, a fim de evitar captura de número excessivo de animais, pois além de alterar as propriedades do líquido preservante, pode levar à saturação e ao transbordamento de seu conteúdo, acarretando a degradação do material.

Outros métodos podem ser adaptados dependendo das condições do ambiente cavernícola. Em ambientes com a presença de serrapilheira e material orgânico em decomposição abundante, como folhas, troncos e galhos, é possível utilizar o peneiramento de folhiço. Neste método ativo, procura-se capturar opiliões que habitam a serrapilheira, peneirando-a em

Figura 3. Mapa com a localidade-tipo das espécies de opiliões troglóbios descritos para o Brasil.

malhas plásticas, com aproximadamente 1cm de abertura. O objetivo deste método é separar e capturar espécies pequenas e camufladas do restante do folhiço. O material obtido é recolhido em um quadrado de lona do tipo *blackout*, para posterior processamento pela busca visual dos opiliões.

O *Winkler* também pode ser adaptado para a amostragem de pequenos invertebrados que ocorrem na serrapilheira. O método consiste primeiro na delimitação de parcelas de 1m^2, cuja serrapilheira é peneirada e recolhida em um concentrador. O material particulado resultante é então colocado por dois dias no extrator de *Winkler*, que consiste em um saco de malha plástica, dentro de outro saco de pano branco, contendo um frasco de álcool amarrado no fundo para coleta dos organismos.

Não existem estudos que avaliem a eficiência dos métodos de coleta de opiliões para ambientes cavernícolas. Entretanto, diversos estudos indicam que, em ambientes florestais, o método de coleta manual ativa é o mais eficiente para a coleta de opiliões, pois possibilita amostrar um maior número de espécies e de indivíduos (PORTO *et al.,* 2016; TOURINHO *et al.*, 2014, 2018). Desta forma, a coleta ativa manual deve ser priorizada em inventários em ambientes cavernícolas e, quando possível, ser complementado com os métodos acima listados, dependendo das condições específicas do habitat subterrâneo.

Chave de identificação

A chave a seguir foi elaborada para auxiliar na identificação de famílias, baseada nos registros conhecidos para as cavernas brasileiras.

1. Pedipalpos subcilíndricos, providos de espinhos conspícuos na tíbia e tarso **2**

- Pedipalpos com o fêmur achatado lateralmente e tíbia em forma de colher, sem espinhos conspícuos (facilmente visíveis a olho nu) ..... **Cosmetidae**

2. Oculário dividido em duas partes (olhos separados, não compartilhando elevação em comum)..... **3**

- Oculário único **4**

3. Formato do corpo sub retangular, ou com região mediana dilatada, parte distal da placa ventral do pênis desenvolvido, assumindo formato sub retangular, glande sem processo ventral ..... **Gonyleptidae (Tricommatinae)**

- Formato do corpo sub retangular, parte distal da placa ventral do pênis pouco desenvolvida ..... **Stygnidae**

4. Pernas III–IV comparativamente mais grossas que as pernas I–II; dentes das quelíceras fracas ..... **Agoristenidae**

- Pernas I–IV de espessura comparáveis entre si; dentes das quelíceras bem desenvolvidos **5**

5. Tíbias I–II de machos engrossados, com um entalhe ou processo..... **Escadabiidae**

- Tíbias I–II comparáveis às outras pernas **6**

6. Oculário deslocado para a margem anterior do escudo dorsal; estilo do pênis protegido pelo stragulum e placa ventral do pênis organizada em rutrum e pergula ..... **Zalmoxidae**

- Oculário em posição variável em relação à margem anterior do escudo dorsal; estilo do pênis exposto e placa ventral do pênis organizada de forma distinta de Zalmoxidae **7**

7. Área escutal I indivisa ou levemente dividida em metades direita e esquerda; parte distal da placa ventral do pênis reduzido, formando uma lingueta curta **8**

- Área escutal I dividida em metades direita e esquerda; parte distal da placa ventral do pênis bem desenvolvido, formando uma placa sub retagular **9**

8. Coxa IV de machos com apófises ventro distais (geralmente fascioladas e hialinas) que se encaixam com as ventro retrolaterais do trocanter IV. ..... **Cryptogeobiidae**

- Coxa IV sem as apófises de Cryptogeobiidae, ou se presente, com formato distinto ..... **Gerdesiidae**

9. Basitarso I do macho inflado e em forma de fuso; pênis com placa ventral retangular e muito alongada; glande sem processo ventral ..... **Manaosbiidae**

- Basitarso I variável, geralmente não inflado; pênis com placa ventral de forma variável, raramente muito alongada; glande geralmente com processo ventral ..... **Gonyleptidae**

Espécies descritas para cavernas do Brasil

Existe um grande número de opiliões depositados em coleções (Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras da Universidade Federal de Lavras – ISLA/UFLA, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo MZUSP) pertencentes às famílias Sclerosomatidae (Eupnoi), Zalmoxidae (Laniatores) e Escadabiidae (Laniatores) que nunca foram estudado.

A família Escadabiidae foi descrita a partir de apenas uma diagnose (KURY, 2003) para alocar quatro gêneros e seis espécies originalmente alocadas em Phalangodinae (Phalangodidae). Posteriormente, foi devidamente caracterizada (KURY; PÉREZ-GONZÁLEZ, 2003 *apud* PINTO-DA-ROCHA *et al*., 2007a). ocasião na qual a espécie troglóbia *Spaeleoleptes spaeleus* H. Soares, 1966 foi formalmente transferida de Minuinae (Phalangodidae). Depois, pouco foi feito taxonomicamente sobre o grupo, cuja distribuição é inferida desde a costa do Nordeste brasileiro à região central de Minas Gerais (KURY; PÉREZ-GONZÁLEZ, 2003 *apud* PINTO-DA-ROCHA *et al.,* 2007a), Possivelmente, sua riqueza está subestimada. A identificação da família baseada apenas na morfologia externa é insuficiente e induz a equívocos, o que torna este grupo desafiador quando é necessário fazer a triagem de amostras, por exemplo. Assim, para a correta identificação de representantes desta família, é imprescindível o exame da genitália masculina. A despeito de algumas características diagnósticas, como nas tíbias I e II e armação dos tergitos livres (KURY; PÉREZ-GONZÁLEZ, 2003 *apud* PINTO-DA-ROCHA *et al.,* 2007a), o habitus deste grupo é facilmente confundido com outros filogeneticamente distintos, como Tricommatinae (Gonyleptidae), Cryptogeobiidae e Zalmoxidae, entre outros.

Os membros da família Zalmoxidae são opiliões pequenos e de distribuição disjunta nas regiões Neotropical, Australásia, Afrotropical e Indo-Malaia (KURY; PÉREZ-GONZÁLEZ, 1886 *apud* PINTO-DA-ROCHA *et al.,* 2007b). Carece de revisões taxonômicas, com especial foco especial para a morfologia peniana, conforme sugerido por Pérez-González (2011) para verificar a validade dos gêneros descritos e de seus respectivos monofiletismos. O fato de se conhecer quase nada além do nome das espécies desse grupo, torna a inferência em relação aos troglomorfismos putativos muito incerta, já que pouco se sabe em termos populacionais, morfológicos e ecológicos. Para agravar a situação, o diminuto tamanho dificulta a dissecção e estudo morfológico, especialmente do pênis. Os morfótipos analisados nas referidas coleções listadas apresentam aparente despigmentação corporal, característica geralmente troglomórfica para vários grupos de opiliões troglóbios já descritos (ÁZARA; FERREIRA, 2018; ÁZARA *et al.,* 2020). No entanto, como mencionado acima, sua classificação é incerta pela possibilidade de ser uma característica que já ocorre em espécies epígeas.

A família Sclerosomatidae (Eupnoi) apresenta questões semelhantes às duas famílias acima listadas, com um considerável impedimento taxonômico devido à falta de especialistas e, consequentemente, de estudos específicos, como revisões taxonômicas, análises filogenéticas e descrições de novos táxons. Um número considerável, mais de 100 lotes, já foi inventariado para as coleções, mas este material nunca foi devidamente estudado.

Principais coleções do Brasil

Ázara e Ferreira (2018) compilaram os registros das três principais coleções que dispõem de lotes de opiliões associados às cavernas (curador entre parênteses): Coleção de Invertebrados Subterrâneos do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea da Universidade Federal de Lavras – ISLA – (Dr. Rodrigo Lopes Ferreira), Coleção de Aracnídeos do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – MNRJ (Dr. Adriano Brilhante Kury) e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP (Dr. Ricardo Pinto-da-Rocha). O estudo contabilizou 111 espécies para a coleção ISLA, 65 para o MZUSP e 29 para o MNRJ. Entretanto, após o incêndio em setembro de 2018, a maior parte da coleção de opiliões do Museu Nacional foi destruída pelo sinistro, não restando qualquer lote de opilião coletado em cavernas.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Prof. Dr. Adriano B. Kury por disponibilizar artigos de difícil acesso através do projeto Omnipaper (disponível em http://www.museunacional.ufrj.br/mndi/Aracnologia/pdfliteratura/pdfs%20opiliones.htm).

Agradecemos também as fotos cedidas por BioEspeleo Consultoria Ambiental, Leonardo S. Carvalho, Lucas M. Rabelo, Robson de Almeida Zampaulo e Ubirajara Oliveira. MRH agradece o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP (Processo 2018/07193-2).

Referências

ARAUJO-DA-SILVA, L. P.; DESOUZA, A; M.; DASILVA, M. B. Paragoniosomatinae, a new subfamily of Gonyleptidae (Arachnida: Opiliones), based on a new species from the Chapada Diamantina relict cloud forests, Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4808, n. 2, p. 331-349, 2020.

ÁZARA, L. N.; BERNARDI, L. F. O.; FERREIRA, R. L. The first survey on harvestmen in Brazilian artificial cavities, with notes on distribution and natural history. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 17, p. 31, 2016.

ÁZARA, L. N.; DASILVA, M. B.; FERREIRA, R. L. Description of *Mitogoniella mucuri* sp. nov. (Opiliones: Gonyleptidae) and considerations on polymorphic traits in the genus and Gonyleptidae. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3736, n. 1, p. 69-81, 2013.

ÁZARA, L. N.; FERREIRA, R. L. Annotated checklist of Gonyleptoidea (Opiliones: Laniatores) associated with Brazilian caves. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4439, n. 1, p. 1-107, 2018.

ÁZARA, L. N.; HARA, M. R.; FERREIRA, R. L. Cladistic analysis of the Brazilian troglobitic harvestmen genus *Iandumoema* Pinto-da-Rocha (Opiliones: Gonyleptidae) with the description of three new species: a brief exercise over the use of troglomorphisms in cladistic analysis. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 34, n. 5, p. 474-503, 2020.

BENAVIDES, L. R. *et al*. The phylogeny and evolution of the flashiest of the Armored Harvestmen (Arachnida: Opiliones). **Systematic Biology**, [*s.l.*], v. 70, n. 4, p. 648-659, 2021.

BRAGAGNOLO, C.; HARA, M. R.; PINTO-DA-ROCHA, R. A new family of Gonyleptoidea from South America (Opiliones, Laniatores). **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 173, n. 2, p. 296-319, 2015.

BRAGAGNOLO, C.; PINTO-DA-ROCHA, R. Diversidade de opiliões do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brasil (Arachnida: Opiliones). **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 3, n. 1, p. 1-20, 2003.

BRAGAGNOLO, C. *et al*. Harvestmen in an Atlantic forest fragmented landscape: Evaluating assemblage response to habitat quality and quantity. **Biological Conservation**, [*s.l.*], v. 139, n. 3-4, p. 389-400, 2007.

BRASIL. **Decreto nº 6.640, de 7 de novembro de 2008**. Dá nova redação aos arts. 1o, 2o, 3o, 4o e 5º e acrescenta os arts. 5-A e 5-B ao Decreto no 99.556, de 1o de outubro de 1990, que dispõe sobre a proteção das cavidades naturais subterrâneas existentes no território nacional. Brasília, DF: Presidência da República, 2020.

CARVALHO, R. N.; KURY, A. B. Further dismemberment of *Discocyrtus* with description of a new Amazonian genus and a new subfamily of Gonyleptidae (Opiliones, Laniatores). **European Journal of Taxonomy**, [*s.l.*], v. 393, p. 1-32, 2018.

CATÁLOGO World Spider. Catálogo Aranha Mundial. Version 21.5. Bern: Museu de História Natural Berna, 2014-2020. Disponível em: http://wsc.nmbe.ch. Acesso em: 22 set. 2020.

CHELINI, M. C.; WILLEMART, R. H.; GNASPINI, P. Caves as a winter refuge by a Neotropical harvestman (Arachnida, Opiliones**). Journal of Insect Behavior**, [*s.l.*], v. 24, n. 5, p. 393-398, 2011.

CODDINGTON, J.; GIRIBET, G.; HARVEY, M. S.; PRENDINI, L.; WALTER, D. E. Arachnida. *In*: CRACRAFT, J.; DONOGHUE, M. J. (ed.). **Assembling the tree of life**. New York: Oxford University Press, 2004. p. 296-318.

DASILVA, M. B.; GNASPINI, P. A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae), with a cladistic analysis and biogeographical notes. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 23, n. 6, p. 530-624, 2010.

DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R. Systematic review and cladistic analysis of the Hernandariinae (Opiliones: Gonyleptidae). **Zoologia**, Curitiba, v. 27, n. 4, p. 577-642, 2010.

DASILVA, M. B.; PINTO DA ROCHA, R.; GIRIBET, G. *Canga renatae*, a new genus and species of Cyphophthalmi from Brazilian Amazon caves (Opiliones: Neogoveidae). **Zootaxa**, Auckland, p. 45-55, 2010.

DASILVA, M. B.; PINTO-DA-ROCHA, R.; DESOUZA, A. M. A protocol for the delimitation of areas of endemism and the historical regionalization of the Brazilian Atlantic Rain Forest using harvestmen distribution data. **Cladistics**, [*s.l.*], v. 31, n. 6, p. 692-705, 2015.

DESOUZA, A. M.; DASILVA, M. B., CARVALHO, L. S.; OLIVEIRA, U. Opiliões Laniatores do Semiárido. *In*: BRAVO, F.; CALOR, A. (ed.). **Artrópodes do semiárido: biodiversidade e conservação**. Feira de Santana: Printmídia, 2014. v. 1, p. 47-56.

DESSEN, E. M. B. *et al*. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. **Ciência e Cultura**, [*s.l.*], v. 32, p.714-725, 1980.

DO MONTE, B. G. O. *et al*. New records of two endemic troglobitic and threatened arachnids (Amblypygi and Opiliones) from limestone caves of Minas Gerais state, southeast Brazil. **Biodiversity Data Journal**, [*s.l.*], n. 3, 2015.

GARWOOD, R. *et al*. A Paleozoic stem group to mite harvestmen revealed through integration of phylogenetics and development. **Current Biology**, [*s.l.*], v. 24, n. 9, p. 1017-1023, 2014.

GNASPINI, P.; SANTOS, F. H. S.; HOENEN, S. M. M. The occurrence of different phase angles between contrasting seasons in the

activity patterns of the cave harvestman *Goniosoma spelaeum* (Arachnida, Opiliones). **Biological Rhythm Research**, [*s.l.*], v. 34, n. 1, p. 31-49, 2003.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian Cave Invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista Brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 38, 549-584, 1994.

GROH, S.; GIRIBET, G. Polyphyly of Caddoidea, reinstatement of the family Acropsopilionidae in Dyspnoi, and a revised classification system of Palpatores (Arachnida, Opiliones). **Cladistics**, [*s.l.*], v. 31, n. 3, p. 277-290, 2015.

HARA, M. R.; BRAGAGNOLO, C.; PINTO-DA-ROCHA, R. Revision of *Thaumatocranaus* Roewer, 1932, with description of two new species. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4254, n. 4, p. 457-472, 2017.

HARA, M. R.; PINTO-DA-ROCHA, R. A new species of Brazilian troglobitic harvestman of the genus *Iandumoema* (Opiliones: Gonyleptidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 1744, n. 1, p. 50-58, 2008.

INIESTA, L. F. M. *et al*. Biodiversidade em sete cavernas no Parque Estadual do Sumidouro (Lagoa Santa, MG). **Revista Brasileira de Espeleologia**, [*s.l.*], v. 2, n. 2, p. 18-37, 2013.

KURY, A. B. Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). **Revista Ibérica de Aracnología**, [*s.l.*], n. 7, p. 5-337, 2003.

KURY, A. B. Manaosbiidae Roewer, 1943. *In*: PINTO-DA-ROCHA, R.; MACHADO, G.; GIRIBET, G. (ed.). **Harvestmen: the biology of the Opiliones**. Cambridge, London: Harvard University Press, 2007. p. 209-211.

KURY, A. B. Two new troglomorph Pachylinae (opiliones, Laniatores, Gonyleptidae) from caves in Bahia, Brazil. **Studies on Neotropical fauna and Environment**, [*s.l.*], v. 43, n. 3, p. 247-253, 2008.

KURY, A. B. *et al*. Amblypygi, Opiliones, Schizomida, Scorpiones and Chilopoda, Tocantins, Brazil. **Check List**, [*s.l.*], v. 6, n. 4, p. 564-571, 2010.

KURY, A. B. First report of the male of *Zamora granulata* Roewer, 1928, with implications on the higher taxonomy of the Zamorinae Kury, 1997 (Opiliones, Laniatores, Cranaidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3546, 29-42, 2012.

KURY, A. B. Why does the Tricommatinae position bounce so much within Laniatores? A cladistic analysis, with description of a new family of Gonyleptoidea (Opiliones, Laniatores). **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 172, n. 1, p. 1-48, 2014.

KURY, A. B.; GONZÁLEZ, A. P. A new remarkable troglomorphic gonyleptid from Brazil (Arachnida, Opiliones, Laniatores). **Revista Ibérica de Aracnología**, [*s.l.*], n. 5, p. 43-50, 2002.

KURY, A. B.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A. Escadabiidae Kury and Pérez in Kury, 2003. *In:* PINTO-DA-ROCHA, R.; MACHADO, G.; GIRIBET, G. (ed.). **Harvestmen:** the biology of the Opiliones. Cambridge, London: Harvard University Press, 2007a. p. 191-194.

KURY, A. B.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A. Zalmoxidae Sørensen, 1886. *In*: PINTO-DA-ROCHA, R.; MACHADO, G.; GIRIBET, G. (ed.). **Harvestmen:** the biology of the Opiliones. Cambridge, London: Harvard University Press, 2007b. p. 243-246.

KURY, A. B.; PÉREZ-GONZÁLEZ, A. The first cave-dwelling *Spinopilar* Mello-Leitão 1940 (Opiliones Gonyleptidae Tricommatinae), described from a Brazilian cave. **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 21, n. 2, p. 259-267, 2008.

KURY, A. B.; PINTO-DA-ROCHA, R. Cosmetidae Koch, 1839. *In*: PINTO-DA-ROCHA, R.; MACHADO, G.; GIRIBET, G. (ed.). **Harvestmen:** the biology of the Opiliones. Cambridge, London: Harvard University Press, 2007. p. 182-185.

KURY, A. B.; VILLARREAL, M.O. The prickly blade mapped: establishing homologies and a chaetotaxy for macrosetae of penis ventral plate in Gonyleptoidea (Arachnida, Opiliones, Laniatores). **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 174, p. 1-46, 2015.

KURY, A. B. *et al*. **WCO-Lite:** online world catalogue of harvestmen (Arachnida, Opiliones): version 1.0 checklist of all valid nomina in Opiliones with authors and dates of publication up to 2018. Rio de Janeiro: Self published, 2020. 237p.

MACHADO, G.; RAIMUNDO, R. L. G.; OLIVEIRA, P. S. Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behaviour in the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Opiliones: Gonyleptidae). **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 34, n. 4, p. 587-596, 2000.

MACHADO, S. F.; FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Aspects of the population ecology of *Goniosoma* sp. (Arachnida Opiliones Gonyleptidae) in limestone caves in southeastern Brazil. **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 16, n. 1, p. 13-31, 2003.

MEDRANO, M.; KURY, A. B. Relationships and cladistic analysis of *Roquettea* with description of two new species and notes about evolution of stylus in Cosmetidae (Opiliones, Grassatores). **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 32, n. 5, p. 1206-1233, 2018.

MEDRANO, M.; KURY, A. B.; MENDES, A. Morphology-based cladistics splinters the century-old dichotomy of the pied harvestmen (Arachnida: Gonyleptoidea: Cosmetidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab043.

MESTRE, L. A. M.; PINTO-DA-ROCHA, R. Population biology of the harvestmen *Ilhaia cuspidata* (Opiliones; Gonyleptidae) in an Araucaria Forest fragment (Curitiba-Paraná, Brazil). **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 32, n. 2, p. 208-220, 2004.

OLIVEIRA, U.; BRESCOVIT, A. D.; SANTOS, A. J. Sampling effort and species richness assessment: a case study on Brazilian spiders. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 26, n. 6, p.

1481-1493, 2017.

PÉREZ-GONZÁLEZ, A. New familial assignment for two harvestmen species of the infraorder Grassatores (Arachnida: Opiliones: Laniatores). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 2757, p. 24-28, 2011.

PÉREZ-GONZALEZ, A. *et al*. Light from dark: A relictual troglobite reveals a broader ancestral distribution for kimulid harvestmen (Opiliones: Laniatores: Kimulidae) in South America. **PloS One**, [*s.l.*], v. 12, n. 11, 2017. e0187919.

PILÓ, L. B.; COELHO, A. H. F.; REINO, J. C. R. Geoespeleologia em rochas ferríferas: cenário atual e conservação. *In:* DO CARMO, F. F.; KAMINO, L. H. Y. (org.). **Geossistemas ferruginosos do Brasil**. Belo Horizonte: Editora 3i, 2015. v. 1, 551 p.

PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis Avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 39, n. 6, p. 61-73, 1995.

PINTO-DA-ROCHA, R. *Iandumoema uai*, a new genus and species of troglobitic harvestman from Brazil (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 13, n. 4, p. 843-848, 1996.

PINTO-DA-ROCHA, R. Systematic review of the neotropical family Stygnidae (Opiliones, Laniatores, Gonyleptoidea). **Arquivos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 33, n. 4, p. 163-342, 1997.

PINTO-DA-ROCHA, R.; BONALDO, A. B. A structured inventory of harvestmen (Arachnida, Opiliones) at Juruti River plateau, State of Pará, Brazil. **Revista Ibérica de Aracnología**, [*s.l.*], v. 13, p. 155-162, 2006.

PINTO-DA-ROCHA, R.; DASILVA, M. B.; BRAGAGNOLO, C. Faunistic similarity and historic biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic Rain Forest of Brazil. **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 33, n. 2, p. 290-299, 2005.

PINTO-DA-ROCHA, R.; KURY, A. B. Agoristenidae Šilhavý, 1973. *In*: PINTO-DA-ROCHA, R.; MACHADO, G.; GIRIBET, G. (ed.). **Harvestmen:** the biology of the Opiliones. Cambridge, London: Harvard University Press, 2007. p. 171-173.

PINTO-DA-ROCHA, R.; MACHADO, G.; GIRIBET, G. **Harvestmen:** the biology of Opiliones. Cambridge: Harvard University Press, 2007. v. 1. 597p.

PINTO-DA-ROCHA, R. *et al.* New systematic assignments in Gonyleptoidea (Arachnida, Opiliones, Laniatores). **ZooKeys**, [*s.l.*], n. 198, p. 25, 2012.

PINTO-DA-ROCHA, R. *et al.* Phylogeny of harvestmen family Gonyleptidae inferred from a multilocus approach (Arachnida: Opiliones). **Cladistics**, [*s.l.*], v. 30, n. 5, p. 519-539, 2014.

PORTO, W.; PEQUENO, P. A. L.; TOURINHO, A. L. When less means more: Reduction of both effort and survey methods boosts efficiency and diversity of harvestmen in a tropical forest. **Ecological Indicators**, [*s.l.*], v. 69, p. 771-779, 2016.

ROEWER, C. F. **Die Weberknechte der Erde**. **Systematische Beardeitung der bisher bekannten Opiliones**. Jena: Gustav-Ficher, 1923.

ŠILHAVÝ, V. Die Grundsätze der modernen Weberknechttaxonomie und Revision des bisherigen Systems der Opilioniden. *In*: **INTERNATIONALEN KONGRESSES FÜR ENTOMOLOGIE IN WIEN,** 11, Verhandlungen des., 1960. Verhandlungen des: [*s.n.*], 1961. v. 1, p. 262-267.

ŠILHAVÝ, V. A new subfamily of Gonyleptidae from Brazilian caves, Pachylospeleinae subfam. n. (Opiliones, Gonyleptomorhpi). **Revue Suisse Zoologie**, [*s.l.*], v. 81, p. 893-898, 1974.

SKET, B. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 42, n. 21-22, p. 1549-1563, 2008.

SILVA, M. S.; FERREIRA, R. L. Cave invertebrates in Espírito Santo state, Brazil: a primary analysis of endemism, threats and conservation priorities. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 16, p. 79, 2015.

SOARES, B. A. M.; SOARES, H. E. M. Opiliões pertencentes à coleção Gert Hatschbach. **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia**, São Paulo, v. 8, n. 18, p. 209-230, 1947.

SOARES, H. E. M. Novos opiliões da coleção" Otto Schubart"(Opiliones: Cosmetidae, Gonyleptidae, Phalangodidae). **Papéis avulsos do Departamento de Zoologia**, [*s.l.*], v. 18, n. 11, p. 103-115, 1966.

TOURINHO, A. L. *et al*. Complementarity among sampling methods for harvestman assemblages. **Pedobiologia**, [*s.l.*], v. 57, n. 1, p. 37-45, 2014.

TOURINHO, A. L. *et al*. Optimizing survey methods for spiders and harvestmen assemblages in an Amazonian upland forest. **Pedobiologia**, [*s.l.*], v. 67, p. 35-44, 2018.

TRAJANO, E. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 3, n. 8, p. 533-561, 1986.

TRAJANO, E.; GNASPINI-NETTO, P. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 7, n. 3, p. 383-407, 1990.

VILLARREAL, O.; ÁZARA, L. N.; KURY, A. Revalidation of *Obidosus* Roewer, 1913 and description of two new cave-dwelling species of *Protimesius* Roewer, 1913 from Brazil (Opiliones: Stygnidae). **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 53, n. 15-16, p. 965-989, 2019.

WILLEMART, R. H.; GNASPINI, P. Spatial distribution, mobility, gregariousness, and defensive behaviour in a Brazilian cave harvestman *Goniosoma albiscriptum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). **Animal Biology**, [*s.l.*], v. 54, n. 3, p. 221-236, 2004.

Endecous troglobius
Lucas Mendes Rabelo

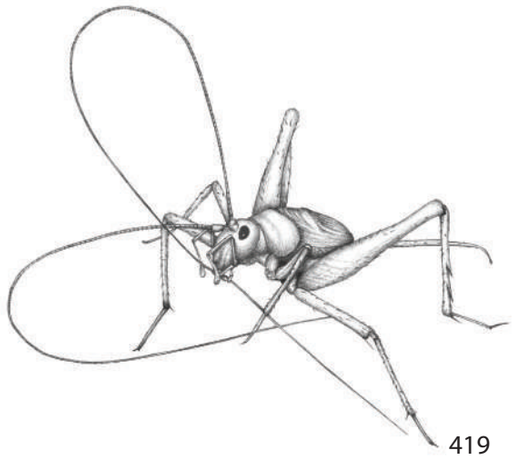
20

Orthoptera

MARCIO PEREZ BOLFARINI
Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES
Universidade Federal de São Carlos – UFSCar

LUCAS DENADAI DE CAMPOS
Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Insecta
Universidade de São Paulo – USP

PEDRO GUILHERME BARRIOS SOUZA DIAS
Laboratório de Orthoptera
Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ



Introdução geral

A fauna cavernícola brasileira começou a ser conhecida a partir da década de 1980, após uma série de levantamentos faunísticos (CHAIMOWICZ, 1984; DESSEN *et al.*, 1980; PINTO-DA-ROCHA, 1994; TRAJANO, 1992; TRAJANO; MOREIRA, 1991). Juntamente com outros invertebrados (besouros, aranhas e opiliões) e vertebrados (peixes e morcegos), esses estudos reportaram os grilos como componentes comuns dessa fauna (GNASPINI; TRAJANO, 1994).

Orthoptera é a mais diversa ordem em Polyneoptera, com mais de 28 mil espécies descritas. São cosmopolitas, habitantes de regiões tropicais e subtropicais e encontradas também em grandes altitudes e latitudes. Suas populações geralmente são grandes e a abundância de indivíduos os torna um componente importante da fauna. Os grilos (Orthoptera, subordem Ensifera) são os ortópteros classificados na superfamília Grylloidea, a segunda linhagem mais diversa em Ensifera. A outra subordem, Caelifera, que tem como principais representantes os gafanhotos, é caracterizada por insetos diurno e fitófagos, sendo raros ou nunca encontrados em cavernas. Representantes de Ensifera caracterizam-se por apresentarem longas antenas, tímpanos nas tíbias anteriores, corpo achatado dorso-ventralmente, asas anteriores modificadas para produção e propagação de sinais acústicos apenas nos indivíduos machos e adultos das espécies que estridulam (espécies ápteras ou braquípteras são comuns) e, finalmente, tarsos com três segmentos. São conhecidas 5.900 espécies distribuídas mundialmente, 257 no Brasil, classificadas em quatro famílias: Gryllidae, Mogoplistidae, Phalangopsidae e Trigonidiidae (CHINTAUAN-MARQUIER *et al.*, 2016; CIGLIANO *et al.*, 2022).

Desde o século XIX, alguns autores esboçaram definições sobre animais que habitam cavernas, frequentemente chamados de trogloxenos, troglófilos e troglóbios (BARR JR; HOLSINGER, 1985; HOLSINGER; CULVER, 1988; RACOVITZA, 1907; SCHINNER, 1854). O estudo dessa classificação estende-se até hoje com a definição mais recente proposta por Trajano (2012), na qual a autora define: (1) troglóbio corresponde a populações-fonte exclusivamente subterrâneas; populações-dreno podem ser encontradas em ambientes epígeos; (2) troglófilo inclui populações-fonte em ambos os ambientes (epígeo e hipógeo), com indivíduos transitando regularmente entre estes habitats e promovendo a introgressão de genes selecionados sobre regime de populações subterrâneas (e vice-versa); e (3) trogloxenos são frações da população-fonte em habitats epígeos, mas que usam recursos subterrâneos (nos chamados trogloxenos obrigatórios, todos os indivíduos são dependentes de ambos os recursos, subterrâneos e epígeos).

No Brasil, inventários e estudos sobre a classificação da fauna cavernícola são comuns (GNASPINI; TRAJANO, 1994; PINTO-DA-ROCHA, 1997; TRAJANO, 1987; TRAJANO; MOREIRA, 1991; TRAJANO; BICHUETTE, 2010). Entretanto, poucos trabalhos foram realizados com estudos de biologia evolutiva ou hábitos subterrâneos para grilos (*e.g.* ALEXANDER; OTTE, 1967; BOAKE, 1984; DAMBACH; LICHTENSTEIN, 1978; DESUTTER-GRANDCOLAS, 1993, 1997, 1997/1999; GNASPINI; HOENEN, 1999; GNASPINI; PELLEGATTI-FRANCO, 2002), sendo que, apenas recentemente, foram publicados os primeiros registros brasileiros de grilos troglóbios: *Endecous (Endecous) peruassuensis* Bolfarini, 2015, *E. (Pedroecous) apterus* Bolfarini & Dias, 2014, *E. (Pedroecous) troglobius* Castro-Souza, Pereira Junta & Lopes Ferreira, 2020 e *Erebonyx catacumbae* de Mello, 2021.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

No Brasil, todas as espécies conhecidas de grilos cavernícolas, até o momento, são classificadas na família Phalangopsidae (Tabela 1). Esta família diferencia-se das demais linhagens de Grylloidea por apresentar apêndices alongados, sobretudo as pernas, conferindo um aspecto araneiforme às suas espécies. Os falangopsídeos, no geral, também compartilham o escapo antenal bem desenvolvido e, frequentemente, um padrão de coloração marmoreado, em diversos tons de marrom. Grilos falangopsídeos, geralmente, são braquípteros, com asas posteriores ausentes. Algumas espécies são ápteras e poucas são macrópteras (asas anteriores e posteriores desenvolvidas).

Phalangopsidae possui cerca de 1.100 espécies descritas e é a família mais diversa na região Neotropical. No Brasil, são registradas 118 espécies. Os falangopsídeos são grilos majoritariamente noturnos, habitantes da serrapilheira, de cavidades diversas (fendas, frestas em barrancos, tocas e cavernas) ou de troncos

vivos. Apesar da maior diversidade desse grupo se encontrar na região Neotropical (CIGLIANO *et al.,* 2022), outros representantes da família, que também possuem o hábito cavernícola, como os gêneros *Phaeophilacris* Walker, 1871 e *Socotracris* Desutter-Grandcolas, 2012, podem ser encontrados na África e no Oriente Médio respectivamente. No Brasil, até o momento, são registradas 34 espécies que habitam cavernas, distribuídas nos gêneros: *Strinatia* Chopard, 1970 (uma espécie), *Eidmanacris* Chopard, 1956 (seis espécies), *Endecous* Saussure, 1878 (12 espécies), *Bambuina* de Mello, Horta & Bolfarini, 2013 (uma espécie), *Phalangopsis* Serville, 1831 (oito espécies), *Erebonyx* de Mello, 2021 (uma espécie) e *Adelosgryllus* Mesa & Zefa, 2004 (cinco espécies). Algumas espécies destes gêneros são apresentadas na Figura 1.

Desutter-Grandcolas (1995) realizou um estudo sobre diversidade de habitat, onde avaliou os grilos falangopsídeos da Guiana Francesa. Neste trabalho, a autora propõe o termo "cavícola" ao referir-se aos troglófilos, que se caracterizam por habitarem cavidades naturais do solo, como tocas, fendas em rochas, bar-

Tabela 1 – Lista de espécies descritas para cavernas brasileiras.

Phalangopsidae Blanchard, 1845

***Adelosgryllus* Mesa & Zefa, 2004**
A. lucifugus Sant'Ana Merlo, Castro-Souza, Pereira Junta & Lopes Ferreira, 2021
Adelosgryllus endogeus Merlo, Castro-Souza, Junta & Ferreira, 2022
Adelosgryllus ferratilis Merlo, Castro-Souza, Junta & Ferreira, 2022
Adelosgryllus megapterus Merlo, Castro-Souza, Junta & Ferreira, 2022
Adelosgryllus xambioa Merlo, Castro-Souza, Junta & Ferreira, 2022

***Bambuina* de Mello, Horta & Bolfarini, 2013**
B. bambui de Mello, Horta & Bolfarini, 2013

***Eidmanacris* Chopard, 1956**
E. alboannulata (Piza, 1960)
E. dissimilis Desutter-Grandcolas, 1995
E. larvaeformis Chopard, 1938
E. neomarmorata Campos, 2017
E. scopula Campos, 2017
E. speluncae (Mello-Leitão, 1937)

***Endecous* Saussure, 1878**
subgênero *Endecous* Saussure, 1878
E. (E.) alejomesai Zefa, 2010
E. (E.) betariensis de Mello & Pellegatti-Franco, 1998
E. (E.) cavernicolus Costa Lima, 1940
E. (E.) painensis Castro-Souza, Pereira Junta & Lopes Ferreira, 2020
E. (E.) peruassuensis Bolfarini, 2015
E. (E.) ubajarensis Zefa, 2014

subgênero *Notendecous* Gorochov, 2014
E. (N.) bahiensis Castro-Souza, Zefa & Lopes Ferreira, 2017
E. (N.) potiguar Castro-Souza, Zefa & Lopes Ferreira, 2017
E. (N.) onthophagus (Berg, 1891) *onthophagus*

subgênero *Pedroecous* Gorochov, 2014
E. (P.) apterus Bolfarini & Souza-Dias, 2014
E. (P.) didymus Castro-Souza, Zefa & Lopes Ferreira, 2020
E. (P.) troglobius Castro-Souza, Zefa & Lopes Ferreira, 2020

***Erebonyx* de Mello, 2021**
E. catacumbae de Mello, 2021

***Phalangopsis* Serville, 1831**
P. araguaia Pereira Junta, Castro-Souza & Lopes Ferreira, 2020
P. arenita Mews & Sperber, 2008
P. bauxitica Mews & Sperber, 2008
P. ferratilis Pereira Junta, Castro-Souza & Lopes Ferreira, 2020
P. kyju Pereira Junta, Castro-Souza & Lopes Ferreira, 2020
P. kysuia Pereira Junta, Castro-Souza & Lopes Ferreira, 2020
P. longipes Serville, 1831
P. quartzitica Pereira Junta, Castro-Souza & Lopes Ferreira, 2020

***Strinatia* Chopard, 1970**
S. brevipennis Chopard, 1970

rancos e troncos caídos, podendo ser encontrados na entrada de cavernas. Os trogloxenos não foram mencionados no estudo, provavelmente porque não há registros de grilos falangopsídeos nesta categoria. Por sua vez, os troglóbios foram definidos como grilos habitantes exclusivos de cavernas. Abaixo seguem os táxons de falangopsídeos registrados em cavernas brasileiras:

Adelosgryllus

Possui representantes em territórios brasileiro e peruano, com onze espécies descritas atualmente. Até o momento, cinco espécies foram registradas em cavernas: *Adelosgryllus lucifugus*, registrada nas cavernas dos Morcegos e da Onça Morta, ambas no estado do Piauí; *Adelosgryllus ferratilis*, encontrada em cavernas de Serra Leste, estado do Pará; *Adelosgryllus xambioa*, encontrada na caverna Explosão, Tocantins; *Adelosgryllus megapterus*, encontrado em cavernas de Conceição do Mato Dentro, Minas Gerais e, *Adelosgryllus endogeus*, encontrado na gruta Santuário, em Minas Gerais.

Bambuina

Um gênero monotípico com apenas a espécie *Bambuina bambui* de Mello, Horta & Bolfarini, 2013 descrita a partir de espécimes coletados na Gruta do Centenário em Mariana, estado de Minas Gerais.

Eidmanacris

O gênero *Eidmanacris* possui 29 espécies descritas, das quais três foram registradas apenas em cavernas brasileiras (*E. speluncae, E. scopula* e *E. neomarmorata*) e outras três possuem registros tanto dentro quanto fora de cavernas (*E. alboannulata, E. dissimilis* e *E. larvaeformis*). Esse gênero possui ampla distribuição pelo território brasileiro na Mata Atlântica e no Cerrado. Também existem espécies descritas para Bolívia e Paraguai, nas Florestas Chiquitano e Chaco, respectivamente. *Eidmanacris* não ocorre na Floresta Amazônica. Apesar de as outras espécies não terem registro em cavernas, elas são frequentemente encontradas em pequenas cavidades naturais, como tocas de pequenos mamíferos ao nível do solo e em barrancos próximos a rios.

Endecous

Entre os mais representativos em cavernas brasileiras, o gênero *Endecous* está dividido em três subgêneros, *E.* (*Endecous*), *E.* (*Notendecous*), *E.* (*Pedroecous*). Possui atualmente 21 espécies descritas, distribuídas pelo território brasileiro e por outros três países da América do Sul: Argentina, Bolívia e Uruguai. São encontrados em diversos biomas, como Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado, Chaco e Pampa. Não existem registros de *Endecous* na Floresta Amazônica, sendo as cavernas desta região colonizadas por grilos do gênero *Phalangopsis*. De todas as espécies, 12 são registradas em cavernas: *E.* (*Endecous*) *alejomesai*, *E.* (*Endecous*) *betariensis*, *E.* (*Endecous*) *cavernicolus*, *E.* (*Endecous*) *painensis*, *E.* (*Endecous*) *peruassuensis*, *E.* (*Endecous*) *ubajarensis*, *E.* (*Notendecous*) *bahiensis*, *E.* (*Notendecous*) *potiguar*, *E.* (*Notendecous*) *onthophagus*, *E.* (*Pedroecous*) *apterus*, *E.* (*Pedroecous*) *didymus* e *E.* (*Pedroecous*) *troglobius*.

Erebonyx

Recentemente, um novo gênero cavernícola foi descrito - *Erebonyx*. Este gênero é composto por apenas uma espécie, *E. catacumbae*, que foi registrada em uma caverna calcária em Campo Formoso, norte do estado da Bahia. Esse grilo é considerado troglóbio, sendo o seu caráter mais notável a ausência de omatídeos nos olhos. Morfologicamente, *Erebonyx* se assemelha ao gênero *Adelosgryllus*, já mencionado acima.

Phalangopsis

Encontrado em um grande número de cavernas no Norte do país, o gênero *Phalangopsis* é composto por 11 espécies das quais oito já foram registradas em cavernas: *P. araguaia, P. arenita, P. bauxitica, P. ferratilis, P. kyju, P. kysuia, P. longipes* e *P. quartizica*. Este gênero ocorre na Amazônia Brasileira e na Guiana Francesa, estando sua distribuição limitada a este bioma.

Strinatia

Em regiões de Mata Atlântica encontramos o gênero *Strinatia* com apenas duas espécies descritas, *S. brevipennis* e *S. teresopolis*, sendo que apenas *S. brevipennis* possui registros em cavernas, principalmente no sul do estado de São Paulo e norte do Paraná.

Uvaroviella

Outro gênero de grilo encontrado em cavernas amazônicas e regiões de transição com cerrado nos estados do Pará e Tocantins é *Uvaroviella* Chopard, 1923 que, apesar de conhecido pela comunidade científica, ainda não possui nenhuma espécie publicada oficialmente. Espécies deste gênero habitam o meio epígeo, porém são comuns em zonas de entrada e penumbra de cavernas da região norte do país. O gênero não foi incluído na na Tabela 1 pois ainda não existem espécies descritas para o Brasil.

Principais troglomorfismos

O troglomorfismo compreende um conjunto de características convergentes encontradas em organismos que vivem em

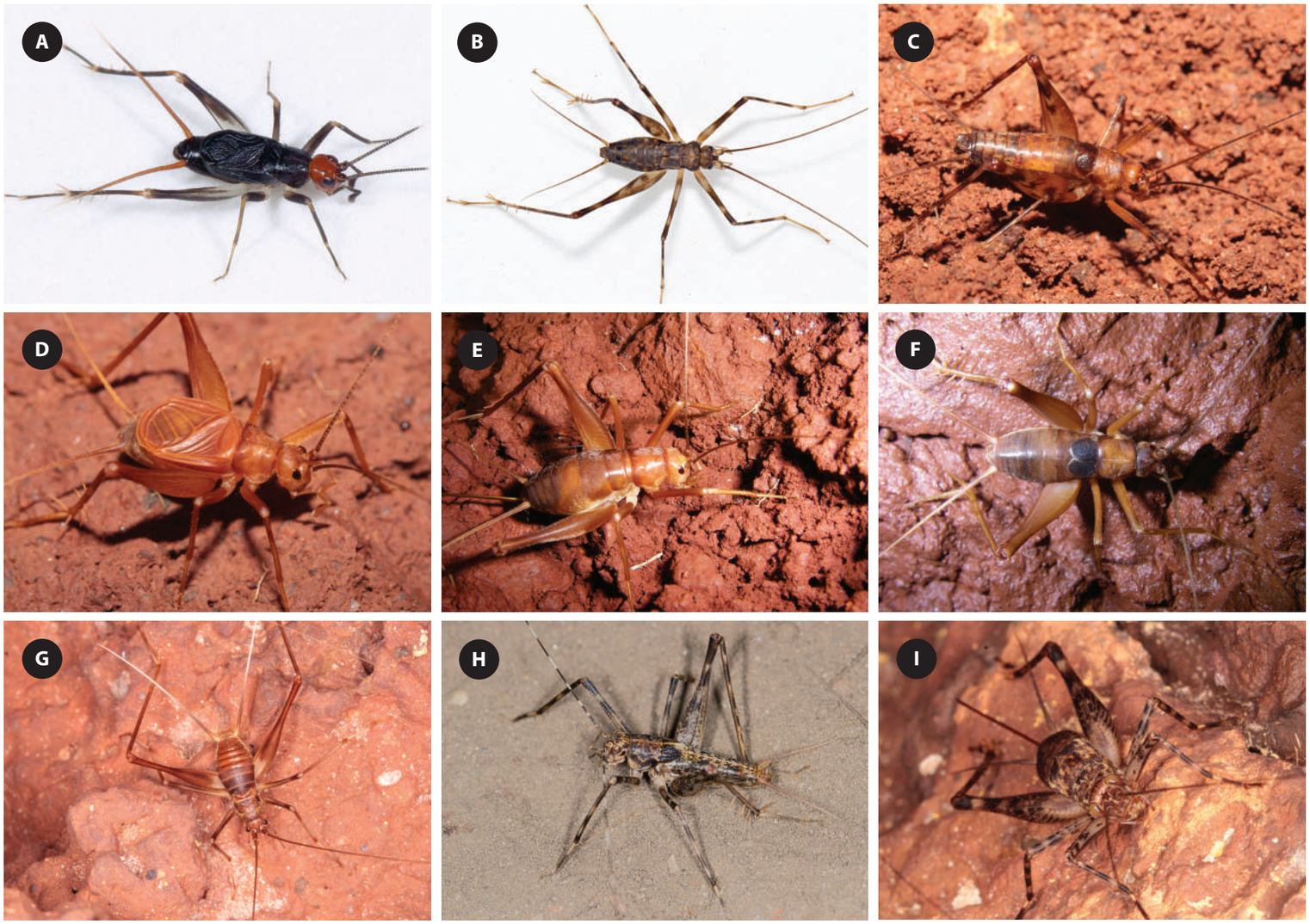


Figura 1. A) Macho de *Adelosgryllus* sp.; **B)** Macho de *Bambuina* sp.; **C)** *Strinatia brevipennis,* espécie de grilo braquíptero encontrado em cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR, SP; **D)** Macho de *Endecous painensis,* grilo com asas e aparelho estridulatório funcional; **E)** Fêmea áptera de *Endecous* sp.; **F)** *Endecous* macho jovem. Observe as asas parcialmente desenvolvidas; **G)** Macho de *Phalangopsis longipes;* **H)** Macho de *Eidmanacris neomarmorata* no solo da gruta Casa de Pedra no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães – MT; **I)** Macho de *Uvaroviella* sp. n. proveniente de cavernas de Canaã dos Carajás - PA. Fotos: A, B, H (Lucas Denadai de Campos), C, D, G (Marcio Bolfarini), E, F, I (Robson de A. Zampaulo).

ambientes subterrâneos, afóticos, presumivelmente resultantes de pressões seletivas semelhantes (CHRISTIANSEN, 1962). Estas feições são chamadas de troglomorfias, enquanto as espécies que as possuem são chamadas de troglomórficas (CULVER; PIPAN, 2019b). As troglomorfias geralmente incluem uma mistura de reduções e/ou aumentos, como perda de olhos e pigmentação corporal ou super desenvolvimento de estruturas sensoriais não ópticas e alongamento de apêndices (CULVER; PIPAN, 2019b). Durante muitos anos, o troglomorfismo foi considerado resultante de fatores seletivos operando em cavernas e ligados a padrões modificados de disponibilidade de nutrientes e tipo de habitat. No entanto, como a ausência de luz é o único fator comum em todos esses ambientes (CULVER *et al.,* 2010), essas modificações podem não estar relacionadas exclusivamente a ambientes em cavernas.

Em uma classificação ecológico-evolutiva, os residentes obrigatórios de habitats subterrâneos são chamados de troglóbios e curiosamente, nem todos os organismos que vivem em ambien-

tes subterrâneos são troglomorfos e, em contrapartida, nem todos os organismos que apresentam características troglomórficas são troglóbios (CULVER; PIPAN 2019b; KONEC *et al.*, 2015; PIPAN; CULVER, 2012; SKET, 2008). O fato de que características troglomórficas estão presentes em espécies que vivem em ambientes não cavernícolas, como o solo e a serrapilheira por exemplo, indica que sua evolução é mais complexa do que se supõe (HEADS, 2010). Os troglomorfismos são estados de caráter que podem sugerir uma relação da espécie com um ambiente hipógeo, podendo não ser apenas morfológicos, mas também fisiológicos ou comportamentais (BOLFARINI; BICHUETTE, 2015). Eles diferenciam os organismos hipógeos das espécies epígeas, mas não definem a relação exclusiva destas espécies com o ambiente subterrâneo (JUBERTHIE; DECU, 1994). Portanto, a combinação da ocorrência de uma população viva (que se reproduz) dentro das cavernas ou de outros hábitats subterrâneos com a ausência de populações estabelecidas no ambiente epígeo, logo com distribuição restrita, é uma estratégia melhor para definir uma espécie como troglóbia sem usar uma análise cladística. No entanto, segundo Desutter-Grandcolas (1997), o contexto filogenético é o procedimento mais preciso para definir troglóbios.

As condições troglomórficas encontradas em grilos no território nacional foram mencionadas, primeiramente, com a espécie *Endecous* (*Pedroecous*) *apterus* Bolfarini & Souza-Dias, 2014, em que os autores descreveram algumas características morfológicas consideradas como troglomorfismos, como coloração pálida e ausência do tímpano auditivo e das asas. A ausência de asas é a característica mais notável desta espécie e é uma condição única entre as 21 espécies do gênero. Em 2015, outro troglomorfismo foi descrito para o grupo, com a espécie *E. (Endecous) peruassuensis* Bolfarini, 2015. Os autores descreveram que certas características morfológicas e fisiológicas observadas podem estar presentes em espécies troglomórficas, como o tamanho reduzido para o gênero (miniaturização) e baixa mobilidade. Tal comportamento pode ser facilmente observado nos indivíduos que se moviam lentamente ao serem tocados pelos pesquisadores. Esta reação morosa também foi observada para a espécie *E. (Pedroecous) troglobius* (CASTRO-SOUZA *et al.* 2020), que ainda possui outra notável condição troglomórfica, a presença de omatídeos despigmentados (Figura 2). Assim, o gênero *Endecous* apresenta três espécies com caracteres considerados troglomórficos, alguns compartilhados por mais de uma delas. Da mesma forma, *E.* (*Pedroecous*) *troglobius* e *Erebonyx catacumbae* também possuem grande parte dos omatídeos despigmentados como troglomorfismo.

Os estudos que envolvem biologia evolutiva e troglomorfismos ainda estão em seus estágios iniciais, restritos ao registro e à descrição de possíveis troglomorfias. Portanto, reforçamos a necessidade de estudos mais aprofundados sobre as condições troglomórficas em grilos, principalmente sob a luz da análise cladística.

Figura 2. *Endecous (Pedroecous) troglobius*. Espécie com olhos compostos com omatídeos despigmentados. Foto: (Marcio Bolfarini).

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

A diversidade de grilos troglóbios para o Brasil é pouco estudada e incipiente. Apenas três espécies descritas para o gênero *Endecous* e uma do gênero *Erebonyx* são consideradas troglóbias. Estas espécies possuem distribuição restrita a poucas cavernas nas regiões onde habitam. São elas: *Endecous (Endecous) peruassuensis, E. (Pedroecous) apterus*, *E. (Pedroecous) troglobius* e *Erebonyx catacumbae* (Figura 3). A primeira espécie considerada troglóbia, *E. (P.) apterus* foi erigida apenas em 2014 e possui distribuição restrita a três cavidades naturais subterrâneas do município de Ituaçu, no estado da Bahia. Já as espécies *E. (E.) peruassuensis* e *E. (P.) troglobius* são encontradas, respectivamente, nas cavernas Olhos D'agua, na região do Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, no município de Itacarambi, e na caverna Lapa Sem Fim, no município de Luislândia, ambas no estado de Minas Gerais. *Erebonyx catacumbae* é a mais recente descoberta dentre os grilos troglóbios brasileiros. Descrita em 2021, esta espécie foi registrada em uma única caverna, "Toca do Gonçalo", no município de Campo Formoso, Bahia. Além disso, registros recentes indicam que esta caverna foi drenada artificialmente (explotação de água subterrânea) e que não foram mais encontrados indivíduos de *Erebonyx catacumbae* em seu interior. Assim, esta espécie recentemente descrita, provavelmente já está ameaçada de extinção (DE MELLO; FERREIRA, 2021).

CONSERVAÇÃO DE GRILOS CAVERNÍCOLAS

A fauna de grilos, assim como a biodiversidade brasileira como um todo, está constantemente ameaçada por diversos fatores. Entre os quais vale destacar a agropecuária, a poluição do solo, a expansão urbana e as atividades de produção de energia e mineração (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2018). A família Phalangopsidae é a única com representantes avaliados em listas de animais ameaçados de extinção, destacando os grilos cavernícolas como os mais ameaçados. Quando levantamos as referências sobre o estado de conservação dos ortópteros brasileiros, encontramos uma grande escassez de informações sobre populações e lacunas do conhecimento sobre a distribuição das espécies, sejam baseadas em dados científicos publicados em revistas indexadas ou relatórios técnico-científicos enviados aos órgãos ambientais responsáveis. Quando se leva em consideração os grilos que habitam cavernas, esses dados são ainda mais raros, principalmente quanto à avaliação do estado de conservação das espécies e do ambiente onde vivem.

A lista de animais ameaçados mais recente para o estado de São Paulo (2018) apresenta duas espécies (*Strinatia brevipennis* e *Endecous (Endecous) betariensis*) de grilos cavernícolas com ampla distribuição pela Mata Atlântica do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), sendo estas classificadas como "Vulnerável" (VU) para o estado. Uma espécie está "Vulnerável" quando as melhores evidências disponíveis indicam que ela cumpre qualquer um dos critérios predeterminados, seja ele quanto à redução da população, à distribuição geográfica restrita ou mesmo pequenos declínios ou flutuações dessas populações sendo, portanto, considerada com um risco alto de extinção na natureza. Sobre o grilo cavernícola *Strinatia brevipennis*, possuímos conhecimento sobre sua biologia e distribuição da espécie em diversas cavernas da região, o que permitiu iniciar sua avaliação. A espécie *Endecous (Endecous) betariensis* possui distribuição muito semelhante à *Strinatia brevipennis* e frequentemente populações exclusivas dentro de cavernas da região. A espécie é bem conhecida e foi estudada quanto à distribuição em pesquisas realizados nas décadas de 1980 e 1990 (PINTO-DA-ROCHA, 1995; TRAJANO, 1987; TRAJANO; GNASPINI-NETO, 1991). A avaliação e classificação destas espécies como "Vulnerável" (VU), basearam-se na sua distribuição geográfica restrita a algumas cavernas e na ausência de registros no meio epígeo, bem como no tamanho reduzido de suas populações. Ambas sofrem ameaças pela fragilidade intrínseca do ambiente subterrâneo em que vivem e pelo aumento de atividades antrópicas, como a mineração, pecuária e o turismo, que ocorrem na região do PETAR.

Mais recentemente, em 2018, a nova edição da lista oficial de animais sob riscos de extinção para o território nacional dá continuidade a relatórios produzidos em 2003, 2004, 2005 e 2008, e revisam listas publicadas pelo Ministério do Meio Ambiente no final de 2014, conforme as Portarias nº 444 e 445 da pasta, e o Livro Vermelho 2008. Nesta lista, que aguarda publicação oficial, constam duas espécies de grilos cavernícolas considerados troglóbios.

- A espécie *Endecous (Pedroecous) apterus* é conhecida para apenas três cavernas, no município de Ituaçu, estado da Bahia. Registros da espécie na caverna Mangabeira, no mesmo município, aumentaram sua distribuição em 80km^2. Amostragens em outras cavernas no município de Ituaçu e na região da Chapada Diamantina não localizaram a ocorrência da espécie. Na região de sua ocorrência há pesquisas para exploração de calcário e na caverna de Mangabeira há intensa visitação, o que tem contribuído para significativo declínio da qualidade do habitat. Considerando as localizações, *E. (P.) apterus* foi categorizada como "Em Perigo (EN)" pelo critério B1ab(iii).
- A outra espécie avaliada e considerada ameaçada é *Endecous (Endecous) peruassuensis*, conhecida para apenas três cavernas: grutas Olhos d'Água, Lapa do Cipó e Lapa D'Água João Ferreira, localizadas no município de Itacarambi, Minas Gerais, no Parque Nacional Cavernas do Peruaçu com "Extensão de Ocorrência" calculada em 30km^2. Amostragens em outras cavernas dentro deste parque não localizaram a espécie. A ressurgência da caverna Olhos d´Água localiza-se fora dos limites do Parque Nacional, local onde tem sido observada diminuição da precipitação e aumento do uso de água subterrânea para fins agrícolas na região. Nesta localidade também há a construção de várias represas a montante do sumidouro e dentro da própria caverna, sendo utilizadas para armazenar água para uso durante a estação seca. Estes impactos alteram a dinâmica hídrica desta caverna e a quantidade de alimento disponível para as populações de troglóbios de forma geral. Sendo assim, a espécie foi categorizada como "Em Perigo" (EN) pelo critério B1ab(iii).

Medidas para conservação das espécies, mesmo que ainda desconhecidas em escala regional, podem ser feitas com a criação de áreas protegidas (unidades de conservação) de proteção integral ou de uso sustentável, sendo que as últimas permitem o uso dos recursos naturais e a conservação da natureza, incluindo sua biodiversidade. Ações como estas, somadas a trabalhos que abordem sistemática, inventários e propostas de monitora-

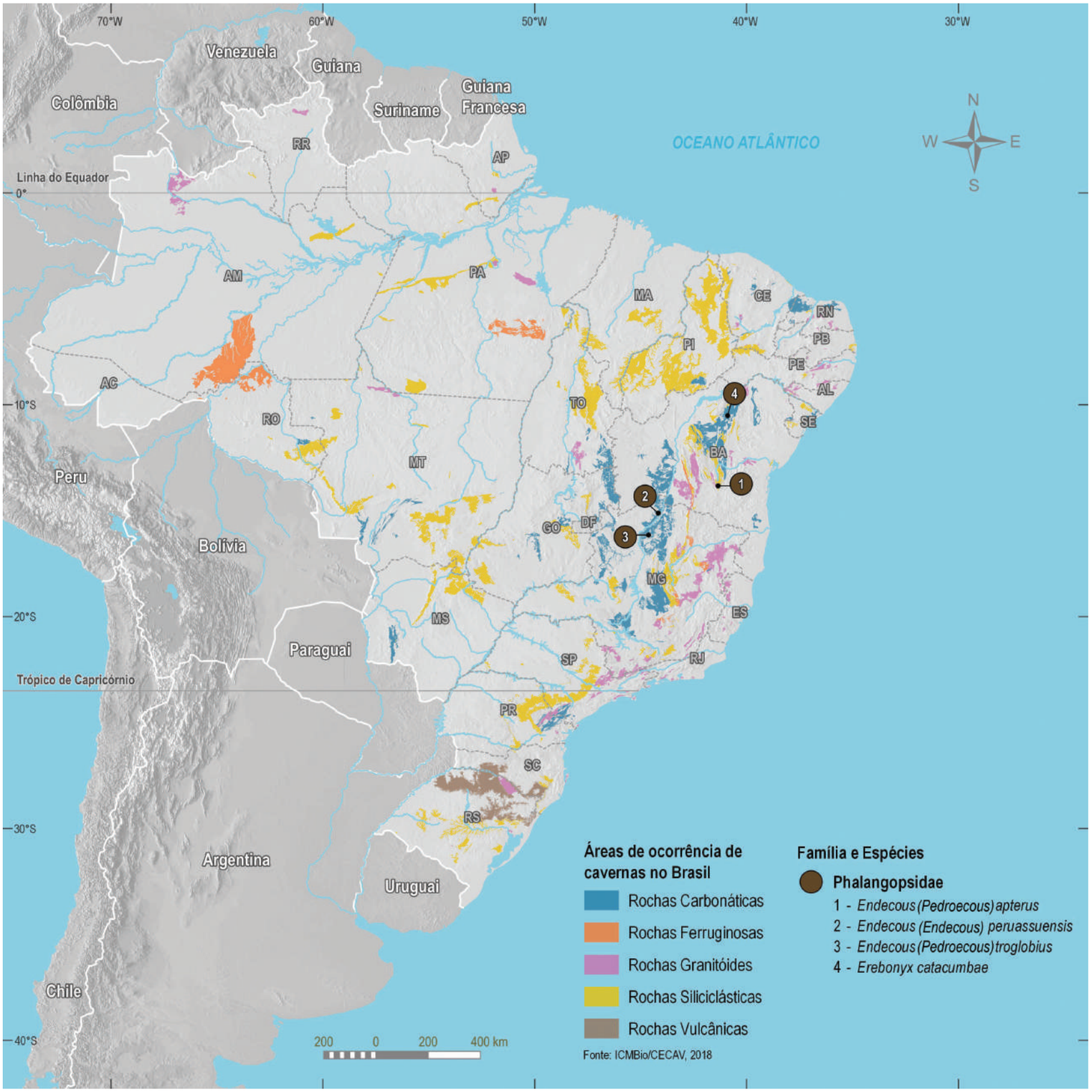


Figura 3. Mapa com a localidade-tipo das espécies de ortópteros troglóbios descritos para o Brasil.

mento ambiental devem ser consideradas prioritárias dentro da biologia da conservação. De forma prática, precisamos de financiamento para estudos mais acurados e abrangentes, pesquisas com foco na fauna ameaçada, bem como prever a inclusão de espécies sem descrição formal (mas que apresentam diagnoses inequívocas e tenham exemplares-testemunho depositados em coleções científicas) nas listas oficiais de espécies ameaçadas de extinção. O êxito na conservação dos habitats remanescentes e de sua biodiversidade dependerá cada vez mais de decisões corretas e urgentes, muitas delas conflitantes com interesses econômicos e sociais. Porém, conservar a diversidade biológica é uma necessidade iminente, tendo em vista os benefícios dos serviços ecossistêmicos para o desenvolvimento econômico, social e cultural da humanidade.

Principais métodos de coleta e conservação

Os estudos da fauna cavernícola, pela fragilidade intrínseca apresentada por estes ecossistemas e suas espécies, são de extrema importância e exigidos nos processos de licenciamento ambiental, sendo seu resultado determinante para a necessidade de preservação ou possibilidade de supressão de cada caverna em decorrência da instalação de um determinado empreendimento (rodovias, mineração, hidroelétricas, entre outros). Sendo assim, a escolha de métodos de amostragem adequados é determinante para a obtenção de bons resultados. Abaixo estão os métodos de coleta mais usados para coletar grilos em ambientes subterrâneos:

PESQUISA INTUITIVA DIRETA (DIS)

Pesquisas intuitivas diretas visam especificamente um microhabitat e/ou zona ambiental para abordar uma questão de pesquisa e/ou aumentar a probabilidade de maximizar o número de espécies detectadas. Esses microhabitats incluem detritos de inundação, raízes de árvores penetrantes penduradas em tetos/paredes, depósitos de guano, bordas de poças de gotejamento e lagoas, margens lamacentas, carcaças de animais e/ou insetos. Estas áreas são priorizadas pois estão suscetíveis a suportar uma alta diversidade ou podem conter grupos funcionais específicos (WYNNE *et al.,* 2019). No Brasil, o principal método de amostragem da fauna terrestre é a coleta manual por DIS, observando todos os habitats possíveis, sem o uso de nenhum dispositivo específico (*e.g.* SOUZA-DIAS *et al.,* 2014; BOLFARINI; BICHUETTE; 2015). Esta metodologia envolve a busca da maior diversidade possível de ambientes encontrados dentro das cavidades naturais subterrâneas, priorizando os pontos onde os organismos são frequentemente observados no solo, parede e teto, onde os espécimes podem ser visualizados e capturados manualmente, com auxílio de pinças, pincéis e tubos. Dessa forma, é possível mensurar o número de indivíduos coletados e reduzir os impactos que a retirada excessiva (superamostragem) desses indivíduos pode gerar sobre o ecossistema. Este método é muito eficiente para coleções envolvendo estudos taxonômicos, porém, pouco pode ser quantificado ou padronizado em amostragens de áreas irregulares.

MÉTODO QUADRATS

O método de amostragem *quadrats* é um tipo especializado de inspeção visual, onde são delimitadas áreas amostrais, otimizando a coleta de fauna subterrânea. Assim, este método permite a medição do esforço amostral, uma vez que a área exata amostrada é conhecida. Assim, comparações entre sistemas subterrâneos com enfoque ecológico são plausíveis, desde que sejam respeitadas as premissas dos métodos de coleta, a saber: número de indivíduos em cada quadrante é coletado e/ou contado; o tamanho do *quadrat* é conhecido; as amostras *quadrat* são representativas da área de estudo como um todo (BICHUETTE *et al.,* 2015; KREBS, 1999). A amostragem pelo método *quadrat* tem sido usada há muito tempo em estudos ecológicos, principalmente em ecologia vegetal (GLEASON, 1920; WEAVER, 1918). Este método consiste em uma moldura quadrada para delimitar uma área na qual as espécies são contadas e/ou coletadas (HENDERSON, 2009). Os quadrados são distribuídos em cada base (um ou mais coletores), os pontos são escolhidos e a coleta ocorre por um determinado tempo. Assim, é possível relacionar os resultados obtidos à área de coleta, ao tempo de amostragem e ao número de indivíduos (N minutos em cada base x N bases x N repetições). Os locais de amostragem podem ser qualitativos, direcionados a nichos conhecidos (por exemplo, guano, carcaças) ou sorteados aleatoriamente.

ARMADILHAS DE QUEDA E ARMADILHAS DE VULCAN

Armadilhas de queda também são normalmente empregadas em cavernas e, apesar de muito eficientes, devem ser usadas com cautela, pois podem impactar toda a fauna terrestre em decorrência de super amostragens de alguns grupos taxonômicos, como colêmbolos, grilos e baratas (SHARRATT *et al.,* 2000). As armadilhas são feitas de pratos de borda baixa ou garrafas/potes enterradas (sobre substratos terrestres não consolidados) a fim de criar "piscinas artificiais" de fácil acesso à fauna local. Elas podem ser

instaladas em locais com e sem substratos orgânicos (por exemplo depósitos de guano), e com ou sem a ajuda de isca. Para substratos consolidados ou onde o piso da caverna é composto pela rocha matriz, a solução para armadilhas de queda são as "*armadilhas vulcan*" (SPERBER *et al.*, 2021), que são armadilhas em forma de vulcões onde as laterais funcionam como rampas de acesso à fauna, portanto não precisam ser enterradas. As armadilhas não devem ultrapassar 48 horas de exposição, pois podem acumular animais mortos e atrair grupos não desejáveis.

TRANSPORTE E ACONDICIONAMENTO

Após captura manual ou por armadilha, os espécimes são colocados em tubos de plástico e anotados os dados como número de coleta, substrato e zoneamento quando houver. Os tubos são previamente preenchidos com álcool 70% para coleta taxonômica e 100% para estudos moleculares, etiquetados com a informação da localidade, data, nome da caverna, litologia e coletor. Em laboratório, são mantidos no mesmo fixador e armazenados em armários fechados.

Chave de identificação

A chave apresentada abaixo inclui todos os gêneros registrados em cavernas brasileiras até o momento, exceto *Uvaroviella*, que ainda não possui espécies formalmente descritas para o Brasil.

1 - Machos com tégminas membranosas, cobrindo mais da metade do abdômen, ou ausentes (*E. (P.) apterus*); quando presentes, tégminas dos machos com regiões modificadas para produção e propagação do som; tímpanos presentes (Figuras 4A e 4D) **2**

- Machos com tégminas membranosas ou coriáceas, cobrindo apenas o metanoto ou primeiro tergito abdominal; regiões envolvidas na produção e propagação de som reduzidas ou ausentes, tímpanos ausentes ou presentes (Figuras 4B e 4E)..... **4**

2 – Asas anteriores triangulares, tergitos abdominais glandulares, evidenciados por longas cerdas alinhadas transversalmente, tímpanos ausentes ..... ***Erebonyx*** de Mello, 2021

- Asas anteriores ovaladas, tergitos abdominais não glandulares, tímpanos geralmente presentes **3**

3 - Coloração geral do corpo marrom escuro a preto e cabeça castanho claro a marrom avermelhado (Figura 4D); palpos maxilares não distintamente alongados; tégminas geralmente cobrindo apenas metade do abdome, harpa com até quatro veias; espelho dividido por uma ou duas veias levemente curvadas. Fêmeas com asas reduzidas ..... ***Adelosgryllus*** Mesa & Zefa, 2004

- Coloração geral do corpo e cabeça geralmente castanho claro a marrom avermelhado (Figura 4A), uniforme; palpos maxilares alongados; tégminas, quando presentes, geralmente cobrindo mais da metade do abdome, harpa com cinco ou mais veias, espelho dividido por uma ou duas veias anguladas. Fêmeas ápteras ..... ***Endecous*** **Saussure, 1978**

4 - Ápice do palpo maxilar curvado, não globoso; tégmina reduzida, membranosa ou coriácea, ápice não curvado ventralmente..... **5**

- Ápice do palpo maxilar globoso; tégmina reduzida, coriácea, ápice distintamente curvado ventralmente (Figura 4E)..... ***Bambuina*** de Mello, Horta & Bolfarini, 2013

5 - Coloração geral do corpo marmoreada, em diversos tons de marrom. Tégminas reduzidas, coriáceas, regiões envolvidas na comunicação acústica ausentes. Metanoto do macho geralmente com estruturas e projeções presentes; fêmur posterior expandido lateralmente, de tamanho semelhante ou mais curto que corpo (Figura 4B)..... **6**

- Coloração geral do corpo uniforme. Tégminas membranosas ou coriáceas; se membranosas, regiões envolvidas na comunicação acústica reduzidas ou ausentes. Metanoto do macho sem estruturas ou projeções; fêmur posterior filiforme ou pouco expandido lateralmente mais longo que o corpo (Figura 4F)..... ***Phalangopsis*** Serville, 1831

6 - Coloração geral marmoreada, em tons de marrom médio a escuro (Figura 4B). Tégminas coriáceas, ausentes ou presentes; se presentes, geralmente triangulares ou subtriangulares (Figura 4C), ápice geralmente glandular; placa supra anal dos machos com projeções latero posteriores em algumas espécies (Figura 4G) ..... ***Eidmanacris*** Chopard, 1956

- Coloração geral marmoreada, marrom-amarelada. Tégminas coriáceas, arredondadas, ápice não glandular (Figura 4H); placa supra anal dos machos sem projeções latero-posteriores ..... ***Strinatia*** Chopard, 1970

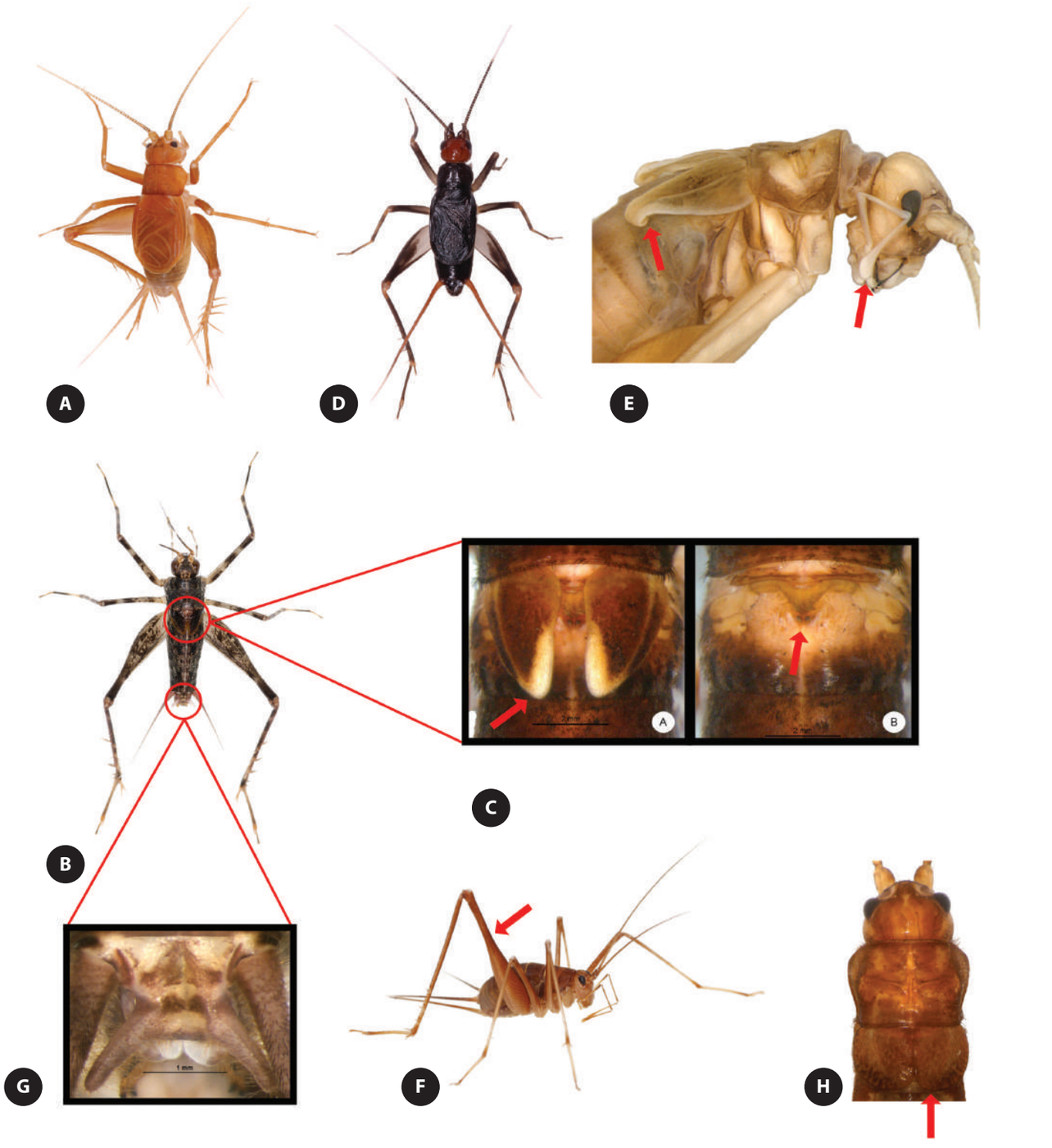


Figura 4. Caracteres mencionados na chave de identificação dos gêneros de grilos cavernícolas brasileiros. **A)** *Endecous* sp., macho, hábito dorsal; **B)** *Eidmanacris desutterae*, macho, hábito dorsal; **C)** *Eidmanacris*, macho, metanoto em vista dorsal, A-com as tégminas, B-sem as tégminas; **D)** *Adelosgryllus* sp., macho, hábito dorsal; **E)** *Bambuina bambui*, macho em vista lateral; **F)** *Phalangopsis* sp., fêmea em vista lateral; **G)** Placa supra anal de *Eidmanacris neomarmorata*; **H)** *Strinatia brevipennis*, vista dorsal da cabeça, pronoto e tégminas.

AS ESPÉCIES DOS GÊNEROS MENCIONADOS ACIMA PODEM SER ENCONTRADAS NAS SEGUINTES REFERÊNCIAS

Adelosgryllus

Apesar de onze espécies descritas, esse gênero nunca foi revisado e não existe chave de identificação para suas espécies.

Bambuina

Sem chave de identificação, gênero monotípico. Apenas *Bambuina bambui* é conhecida atualmente. As descrições do gênero e espécie podem ser encontradas em De Melo *et al.* (2013):

DE MELLO, F. A. G.; HORTA, L.; BOLFARINI, M. P. *Bambuina bambui*: a new genus and species of cave cricket from Brazil (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae: Luzarinae). **Zootaxa**, v. 3599, n. 1, p. 87-93, 2013.

Endecous

Existem duas chaves disponíveis para *Endecous*, mas nenhuma contempla todas as espécies descritas para o gênero (CASTRO-SOUZA *et al.*, 2017; GOROCHOV, 2014).

Chave para subgêneros: GOROCHOV, A. V. Classification of the Phalangopsidae subfamily group, and new taxa from the subfamilies Phalangopsinae and Phaloriinae. **Zoosystematica Rossica**, v. 23, n. 1, p. 7-88, 2014.

Chave para as espécies de *Endecous* (*Notendecous*): CASTRO-SOUZA, R. A.; ZEFA, E.; FERREIRA, R. L. Two new species of cave crickets *Endecous* (*Notendecous*) Gororchov, 2014 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) from northeastern Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4318, n. 3, p. 474-498, 2017.

Eidmanacris

Esse é o único gênero mencionado aqui revisado taxonomicamente. A chave de identificação para as espécies não inclui *Eidmanacris paramarmorata* por ser descrita por meio de uma fêmea. Fêmeas possuem poucos caracteres informativos taxonomicamente para a identificação de espécies dentro desse gênero (CAMPOS *et al.,* 2017).

Chave para espécies: CAMPOS, L. D.; SOUZA-DIAS, P. G. B.; NIHEI, S. S. Taxonomic review of *Eidmanacris* Chopard, 1956 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). **Zootaxa**, [*s. l.*], v. 4321, n. 1, p. 1-93, 2017.

Erebonyx

Sem chave de identificação, gênero monotípico. Apenas *Erebonyx catacumbae* é conhecida atualmente. As descrições do gênero e espécie podem ser encontradas em (DE MELLO; FERREIRA, 2021):

DE MELLO, F. A. G.; FERREIRA, R. L. *Erebonyx* catacumbae, n. gen et sp.: ablind, troglobitic cricket from Brazil (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4975, n. 2, p. 343-356, 2021.

Phalangopsis

O gênero *Phalangopsis* é composto, até o momento, por 11 espécies, sendo amplamente distribuído pela região Amazônica e encontrado em cavernas e no meio epígeo (áreas úmidas como barrancos, fendas e buracos). Em ambiente hipógeo, suas populações são relativamente grandes quando comparadas as de outros gêneros cavernícolas, com centenas a milhares de indivíduos já registrados em apenas uma caverna. Características comumente notáveis são a sua condição braquíptera e suas longas antenas. Com mais de quatro vezes o tamanho do corpo, as antenas das espécies deste gênero são acionadas quando há movimentação de ar dentro das cavernas. Com movimentos circulares das antenas, estes grilos as utilizam para identificação de predadores, por exemplo (JUNTA *et al.*, 2020).

Chave para espécies: JUNTA, V. G. P.; CASTRO-SOUZA, R. A. FERREIRA, R. L. Five new species of *Phalangopsis* Serville, 1831 (Orthoptera:Phalangopsidae) from Brazilian caves in the Amazon Forest. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4859, n. 2, p. 151-194, 2020.

Strinatia

Sem chave de identificação para as espécies. Possui apenas duas espécies descritas atualmente, *Strinatia brevipennis* e *Strinatia teresopolis*.

Principais coleções do Brasil

No Brasil, as primeiras coleções zoológicas foram iniciadas com a vinda da família real portuguesa e a criação do Museu Real (hoje Museu Nacional), em 1818. Ainda no século XIX, outros museus dedicados a coleções zoológicas foram criados, como o Museu Paulista (1895) cujo acervo zoológico hoje faz parte do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), e o Museu Paraense (1871), hoje Museu Paraense Emílio Goeldi.

Atualmente, os maiores acervos entomológicos do país estão sob guarda das seguintes instituições: Universidade Federal do Paraná (Coleção Entomológica Padre Jesus Moure, DZUP), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG e Museu Nacional do Rio de Janeiro - MNRJ. A coleção entomológica do MNRJ, uma das maiores co-

leções do país, foi destruída pelo incêndio de 2018 e atualmente encontra-se em fase de reconstrução. O MNRJ abrigava a maior coleção de Orthoptera do país, com mais de 28 mil espécimes montados e mais de 10 mil incorporados à coleção que aguardavam tombamento ("backlog"), totalizando cerca de 40 mil espécimes perdidos.

No que tange às coleções científicas que possuem grilos cavernícolas tombados em seus sistemas temos, principalmente, a coleção científica do Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES da Universidade Federal de São Carlos – UFScar/São Carlos-SP, a coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras – ISLA da Universidade Federal de Lavras – UFLA/Lavras-MG, a coleção de Orthoptera do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista – UNESP/Botucatu-SP e a coleção do Laboratório de Orthoptera do Museu Nacional do Rio de Janeiro – MNRJ.

Apesar do Brasil ter suas primeiras coleções zoológicas datadas do século 17, ainda temos poucas coleções científicas em relação à quantidade de espécies conhecidas e a serem descritas para o país. A vastidão do mundo animal, com aproximadamente mais de um milhão e meio de espécies conhecidas, restringe os zoólogos a um ou alguns campos de interesse de pesquisa, tornando-se impossível colecionar, preservar e estudar todos os grupos animais. Por isso, cada grupo animal ou tipo de pesquisa, exige particularidades para captura ou coleta do material, preservação ou acesso às coleções (PAPAVERO,1994). As coleções, sejam de qualquer tipo, devem seguir uma série de normas e procedimentos éticos organizacionais para fins de responsabilidade (PAPAVERO,1994).

Agradecimentos

Agradecemos aos diversos grupos de espeleologia pelo apoio e companhia nesses longos anos de estudos em cavernas. Agradecemos à Lucas Mendes Rabelo pela foto de capa cedida gentilmente. Marcio P. Bolfarini agradece a infraestrutura e apoio do Laboratório de Estudos Subterrâneos – LES/UFSCar. Lucas D. Campos gostaria de agradecer a Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP processos 2017/11568-9 e 2018/23224-5) e a infraestrutura fornecida pelo Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Insecta do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Pedro G. B. Souza Dias agradece o apoio e infraestrutura do Museu Nacional (UFRJ) e a FAPERJ pelo Processo E-26/200.096/2019.

Referências

ALEXANDER, R. D.; OTTE, D. The evolution of genitalia and mating behavior in crickets (Gryllidae) and other Orthoptera. Miscellaneous publications. **Museum of Zoology of Michigan**, [*s.l.*], v. 133, p. 1-62, 1967.

BARR JR., T. C.; HOLSINGER, J. R. Speciation in cave faunas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, [*s.l.*], v. 16, p. 313-337, 1985.

BICHUETTE, M. E.; SIMÕES, L. B.; VON SCHIMONSKY, D. M.; GALLÃO, J. E. Effectiveness of quadrat sampling on terrestrial cave fauna survey-a case study in a Neotropical cave. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 37, n. 3, p. 345–351, 2015.

BOAKE, C. R. B. Natural history and acoustic behavior of a gregarious cricket. **Behaviour**, [*s.l.*], v. 89, p. 241-250, 1984.

BOLFARINI, M. P.; BICHUETTE, M. E. *Endecous peruassuensis* n. sp. (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) from caves of Eastern Brazil: evidence of isolation in the subterranean realm and discussion about troglomorphism. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4032, p. 297, 2015.

CAMPOS, L. D.; SOUZA-DIAS, P. G. B.; NIHEI, S. S. Taxonomic review of *Eidmanacris* Chopard, 1956 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4321, n. 1, p. 1-93, 2017.

CASTRO-SOUZA, R. A.; ZEFA, E.; FERREIRA, R. L. Two new species of cave crickets *Endecous* (Notendecous) Gororchov, 2014 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) from northeastern Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4318, n. 3, p. 474-498, 2017.

CASTRO-SOUZA, R. A.; JUNTA, V. G. P.; FERREIRA, R. L. Description and ecology of a new species of the cricket genus *Endecous* (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae) in the speleological province of Arcos-Pains-Doresópolis, Southeastern Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4821, p. 305-332, 2020.

CHAIMOWICZ, F. Levantamento bioespeleológico de algumas grutas de Minas Gerais. **Espeleo-Tema**, [*s.l.*], v. 14, p. 97-107, 1984.

CHINTAUAN-MARQUIER, I. C.; LEGENDRE, F.; HUGEL, S.; ROBILLARD, T.; GRANDCOLAS, P.; NEL, A.; ZUCCON, D.; DESUTTER-GRANDCOLAS, L. Laying the foundations of evolutionary and systematic studies in crickets (Insecta, Orthoptera): a multilocus phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 32, n. 1, p. 54–81, 2016.

CHOPARD, L. Some crickets from South America (Grylloidea and Tridactyloidea). **Proc. U. S. Natl. Mus.**, [*s.l.*], v. 106, p. 241-293, 1956.

CHRISTIANSEN, K. A. Proposition pour la classification des ani-

maux cavernicoles. **Spelunca**, [*s.l.*], v. 2, p. 75-78, 1962.

CIGLIANO, M. M.; BRAUN, H.; EADES, D. C.; OTTE, D. **Orthoptera Species File**. Version 5.0/5.0. [*s.l.*: s.n.], 2022. Disponível em: http://orthoptera.speciesfile.org. Acesso em: 10 maio 2022.

CULVER, D. C.; HOLSINGER JR.; CHRISTMAN, M. C.; PIPAN, T. Morphological differences among eyeles amphipods in the genus *Stygobromus* dwelling in different subterranean habitats. **Journal of Crustacean Biology**, [*s.l.*], v. 30, p. 68-74, 2010.

CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The biology of caves and other subterranean habitats**. New York: Oxford University Press, 2009. 254 p.

CULVER, D. C; PIPAN, T. T**he biology of caves and other subterranean habitats**. 2nd ed. New York: Oxford University Press, 2019.

DAMBACH, M.; LICHTENSTEIN, L. Zur Ethologie der afrikanischen Grille *Phaeophilacris spectrum* Saussure. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, [*s.l.*], v. 46, p. 14-29, 1978.

DE MELLO, F. A. G.; HORTA, L.; BOLFARINI, M. P. *Bambuina bambui*: a new genus and species of cave cricket from Brazil (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae: Luzarinae). **Zootaxa**, v. 3599, n. 1, p. 87-93, 2013.

DE MELLO, F. A. G.; FERREIRA, R. L. *Erebonyx catacumbae*, n. gen et sp.: a blind, troglobitic cricket from Brazil (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4975, n. 2, p. 343-356, 2021.

DESSEN, E. M. B.; ESTON, V. R.; SILVA, M. S.; TEMPERINI-BECK, M. T.; TRAJANO, E. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. **Ciência e Cultura**, [*s.l.*], v. 32, n. 6, p. 714-725, 1980.

DESUTTER-GRANDCOLAS, L. The cricket fauna of Chiapanecan caves (Mexico): systematics, phylogeny and the evolution of troglobitic life (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae). **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 22, p. 1-82, 1993.

DESUTTER-GRANDCOLAS, L. Toward the Knowledge of the Evolutionary Biology of Phalangopsid Crickets (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae): Data, Questions and Evolutionary Scenarios. **Journal of Orthoptera Research**, [*s.l.*], v. 4, p. 163-175, 1995.

DESUTTER-GRANDCOLAS, L. Are troglobitic taxa troglobiomorphic? A test using phylogenetic inference. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 26, n. 1-2, p. 1-19, 1997/1999.

DESUTTER-GRANDCOLAS, L. Studies in cave life evolution: a rationale for future theoretical developments using phylogenetic inference. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, [*s.l.*], v. 35, p. 23-31, 1997.

GLEASON, H. A. Some applications of the quadrat method. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 47, n. 1, p. 21–33, 1920.

GNASPINI, P.; E. TRAJANO. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista Brasileira da Entomologia**, [*s.l.*], v. 38, n. 3/4, p. 549-584, 1994.

GNASPINI, P.; PELLEGATTI-FRANCO, F. Biology of Brazilian crickets-The cavernicolous *Strinatia brevipennis* Chopard, 1970 and the epigean *Endecous itatibensis* Rehn, 1918 (Ensifera: Phalangopsidae) in the laboratory. I Feeding, reproducing and egg survival. **Giornale Italiano di Entomologia**, [*s.l.*], v. 10, p. 123-132, 2002.

GNASPINI, P.; HOENEN, S. Considerations about the troglophilic habit: the cave cricket model. **Mém. Biospéol.**, [*s.l.*], v. 26, p. 151-158, 1999.

GOROCHOV, A. V. Classification of the Phalangopsidae subfamily group, and new taxa from the subfamilies Phalangopsinae and Phaloriinae. **Zoosystematica Rossica**, v. 23, n. 1, p. 7-88, 2014.

HEADS, S. W. The first fossil spider cricket (Orthoptera: Gryllidae: Phalangopsinae): 20 million years of troglobiomorphosis or exaptation in the dark?. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 158, p. 6-65, 2010.

HENDERSON, P. A. **Practical methods in ecology**. [*s.l.*]: John Wiley & Sons, 2009.

HOLSINGER, J. R.; CULVER, D. C. The invertebrate cave fauna of Virginia and a part of east Tennessee: zoogeography and ecology. **Brimleyana**, [*s.l.*], n. 14, p. 162, 1988.

JUBERTHIE, C.; DECU, V. (ed.). **Encyclopaedia Biospeologica**. Moulis, France: Société de Biospéologie, 1994. Tome 1/2.

JUNTA, V. G. P.; CASTRO-SOUZA, R. A. FERREIRA, R. L. Five new species of *Phalangopsis* Serville, 1831 (Orthoptera:Phalangopsidae) from Brazilian caves in the Amazon Forest. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4859, n. 2, p. 151-194, 2020.

KREBS, C. J. **Ecological Methodology**. [*s.l.*]: Addison Welsey Educational Publishers. Inc., Menlo Park, 1999.

KONEC, M.; PREVORČNIK, S.; SARBU, S. M.; VEROVNIK, R.; TRONTELJ, P. Parallels between two geographically and ecologically disparate cave invasions by the same species, *Asellus aquaticus* (Isopoda, Crustacea). **Journal of Evolutionary Biology**, [*s.l.*], v. 28, p. 864-875, 2015.

LEGENDRE, F.; ROBILLARD, T.; SONG, H.; WHITING, M. F.; DESUTTER-GRANDCOLAS, L. One hundred years of instability in ensiferan relationships. **Systematic Entomology**, [*s.l.*], v. 35, p. 475-488, 2010.

MERLO, R. L. S.; CASTRO-SOUZA, R. A.; JUNTA, V. G. P.; FERREIRA, R. L. Expanding the taxonomic knowledge of *Adelosgryllus* Mesa & Zefa, 2004 (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae): description of four new species for Brazilian subterranean habitats. **Zootaxa**, v. 5133, n. 1, p. 83-109, 2022.

MESA, A.; ZEFA, E. *Adelosgryllus rubricephalus*: a new genus and species of cricket (Orthoptera: Phalangopsidae). **Neotrop. Entomol.**, Londrina, v. 33, n. 3, 2004.

PINTO-DA-ROCHA, R. A new species of *Santinezia* from central Amazonia, with systematic comments on the genus (Arachnida, Opiliones, Cranaidae). Andrias. **Karlsruhe**, [*s.l.*], v. 13, p. 29-32, 1994.

PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis avulsos de Zoologia**, v. 39, n. 6, p. 61–173, 1995.

PINTO-DA-ROCHA, R. Systematic review of the Neotropical family Stygnidae (Opiliones, Laniatores, Gonyleptoidea). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, v. 33, n. 4, p. 163-342, 1997.

PIPAN, T.; CULVER, D. C. Convergence and divergence in the subterranean realm: a reassessment. **Biological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 107, p. 1-14, 2012.

RACOVITZA, E. G. Essai sur les problèmes biospéologiques. **Archives de Zoologie Experimentale et Generale**, [*s.l.*], v. 4, p. 371-488, 1907.

SAUSSURE, H. **Mélanges Orthoptèrólogiques: Gryllides**. Genève, Bale, Lyon: H. Georg Libraire, 1878. Tome II, fasc. 6, parte 2, p. 506-837.

SHAROV, A. G. Phylogeny of the Orthopteroidea. *In*: RODENDORF, B. B. (ed.). **Trudy Paleo Inst. Akad. A. Nauk. SSSR**. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations, 1968. v. 188.

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

SHARRATT, N. J.; PICKER, M. D.; SAMWAYS, M. J. The invertebrate fauna of the sandstone caves of the Cape Peninsula (South Africa): patterns of endemism and conservation priorities. **Biodiversity & Conservation**, v. 9, n. 1, p. 107–143, 2000.

SKET, B. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? **Journal of Natural History**, v. 42, n. 21, p. 1549–1563, 2008.

SOUZA-DIAS, P. G. B.; BOLFARINI, M. P.; NIHEI, S. S.; MELLO, F. A. G. *Endecous apterus*: A new species of cave cricket from northeast Brazil, with comments on the use of subterranean habitats by Luzarinae crickets (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae: Luzarinae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3784, p. 120, 2014.

SPERBER, C. F.; ZEFA, E.; OLIVEIRA, E. C.; CAMPOS, L. D.; BOLFARINI, M. P.; FIANCO, M.; LHANO, M. G.; VICENTE, N.; SZINWELSKI, N.; SOUZA-DIAS, P. G. B.; ACOSTA, R. C.; PRASNIEWSKI, V. M. **Measuring Orthoptera Diversity. Measuring Arthropod Biodiversity**. [*s.l.*]: Springer International Publishing, 2021. p. 257-287.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 7, p. 1-16, 2010.

TRAJANO, E. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 3, n. 8, p. 533- 561, 1987.

TRAJANO, E.; GNASPINI-NETTO, P. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos taxons. **Revista Brasileira de Zoologia** [online], v. 7, n. 3, 1990. DOI: 10.1590/S0101-81751990000300017.

TRAJANO, E. Population ecology of *Pimelodella kronei*, troglobitic catfish from southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). **Environmental Biology of Fishes, Guelph**, [*s.l.*], v. 49, n. 3, p. 757-769, 1991.

TRAJANO, E. Nota sobre os cavernicolas da provincia espeleologica do bambui. **Espeleo-Tema**, São Paulo, v. 16, p. 95-101, 1992.

TRAJANO, E. Evolution of tropical troglobites: Applicability of the model of Quaternary climatic fluctuations. **Serie documents - Laboratoire souterrain du C.N.R.S, Moulis**, [*s.l.*], v. 22, p. 203-209, 1995.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. S**ubterranean Biology**, v. 7, p. 1–16, 2010.

TRAJANO, E. Ecological classificafion of subterranean organisms. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (org.). **Encyclopedia of Caves**. 2nd ed. Chennai: Academic Press, 2012. p. 275-277.

TRAJANO, E.; MOREIRA, J. R. A. Estudos da fauna de cavernas da província espeleológica arenítica Altamira-Itaituba, Pará. **Rev. Brasil. Biol.**, [*s.l.*], v. 51, n. 1, p. 13-29, 1991.

WEAVER, J. E. The quadrat method in teaching ecology. **The Plant World**, v. 21, n. 11, p. 267–283, 1918.

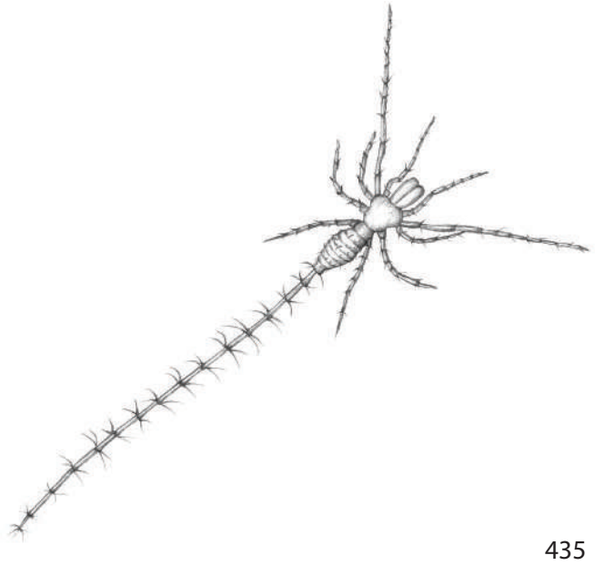
WYNNE, J. J.; HOWARTH, F. G.; SOMMER, S.; DICKSON, B. G. Fifty years of cave arthropod sampling: techniques and best practices. **International Journal of Speleology**, v. 48, n. 1, p. 33-48, 2019. DOI: 10.5038/1827-806X.48.1.2231.

Eukoenenia sp.
Rodrigo Lopes Ferreira

21

Palpigradi

MAYSA FERNANDA VILLELA REZENDE SOUZA
RODRIGO LOPES FERREIRA
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Departamento de Ecologia e Conservação
Universidade Federal de Lavras - UFLA



Introdução geral

Os palpígrados são aracnídeos despigmentados e anoftálmicos que apresentam um característico flagelo no final do abdome (Figuras 1-2, 4). Esta estrutura, formada por vários segmentos providos de setas sensoriais, tende a permanecer erguida e movida lateralmente enquanto os indivíduos caminham sobre os substratos. Dessa forma, acredita-se que o flagelo provavelmente esteja associado à percepção do ambiente (CONDÉ, 1996; FERREIRA; SOUZA, 2012; FRANZ-GUESS; STARCK, 2020; MAYORAL; BARRANCO, 2002a). Além disso, são animais muito pequenos, com tamanho corporal variando de 0,65 a 2,8mm (sem o flagelo) (GIRIBET *et al.*, 2014; MAYORAL, 2015). Outras características morfológicas marcantes são as quelíceras em forma de pinça, o pedipalpo semelhante a pernas (auxiliando na locomoção) e o primeiro par de pernas anteniformes, sendo mais longos que os demais e tendo função sensorial (MAYORAL; BARRANCO, 2002a) (Figura 1).

Os representantes dessa ordem estão distribuídos em todos os continentes, com exceção da Antártida, e vivem em ambientes com temperatura estável e elevada umidade, como espaços intersticiais do solo e cavernas. As espécies edáficas distribuem-se desde a superfície até mais de um metro de profundidade e podem ser encontradas próximo à superfície, abrigando-se sob troncos e rochas durante as estações chuvosas em regiões tropicais. Existem, ainda, algumas espécies que foram coletadas na areia de praias na Arábia Saudita, no Congo, em Madagascar e nas Filipinas. A maior parte das espécies distribuídas em regiões temperadas está restrita aos ambientes subterrâneos, como cavernas, e no Meio Subterrâneo Superficial (MSS), devido às severas condições ambientais observadas no ambiente externo (CONDÉ, 1981, 1996, 1998; MAYORAL; BARRANCO, 2002a). Mais especificamente, 85% das espécies europeias são troglóbias (CHRISTIAN *et al.*, 2012). No entanto, os palpígrados não são comuns apenas em cavernas nas regiões temperadas, sendo frequentemente registrados em ambientes subterrâneos tropicais (MAMMOLA *et al.*, 2021; SOUZA; FERREIRA, 2020). No interior de cavernas, eles podem ser capturados embaixo de pedras, de placas de argila, de restos vegetais ou flutuando na superfície da água acumulada em travertinos. As espécies troglóbias podem ainda ser observadas caminhando livremente no chão, em espeleotemas, nas paredes e em bancos de sedimentos (CHRISTIAN *et al.*, 2014; CONDÉ, 1996; SOUZA; FERREIRA, 2010; SOUZA *et al.*, 2020).

Palpigradi foi a última ordem de Arachnida a ser descrita, com a primeira espécie (*Eukoenenia mirabilis*) publicada em 1885 por Grassi e Calandruccio. Estes aracnídeos são frequentemente relatados na literatura como enigmáticos uma vez que o número de espécies que se conhece é muito pequeno e muitos dos seus aspectos biológicos permanecem desconhecidos (*e.g.* BALLESTEROS *et al.*, 2019; GIRIBET *et al.*, 2014; HARVEY, 2002; SOUZA; FERREIRA, 2013). Portanto, este é considerado um dos grupos de artrópodes terrestres mais raros e negligenciados (GIRIBET *et al.*, 2014).

A escassez de conhecimento sobre esses animais está relacionada principalmente ao seu pequeno tamanho corporal e hábito críptico, que muitas vezes dificultam a coleta de espécimes. Como são artrópodes que realizam trocas gasosas através do tegumento, eles apresentam alta sensibilidade às variações microclimáticas, sendo muito suscetíveis à dessecação. Logo, não tem sido possível manter indivíduos em laboratório por longos períodos para a realização de estudos comportamentais detalhados (MAYORAL; BARRANCO, 2002a). Outra característica que dificulta o estudo sobre a biologia dos palpígrados é a raridade de muitas espécies. Embora se conheça populações relativamente abundantes de certas espécies de solo (algumas delas amostradas com o auxílio de extratores de microartrópodes de solo), a maioria das espécies é representada apenas pelo holótipo ou por poucos exemplares da série-tipo, não tendo sido reencontrada após sua descrição original (ADIS *et al.,* 1997; CHRISTIAN *et al*., 2010, 2014; RUCKER, 1903). Especialmente as espécies troglóbias tendem a ser extremamente raras, uma vez que um ou poucos indivíduos são observados mesmo quando é possível fazer várias visitas ao seu habitat. Além disso, também são altamente endêmicas, tendo sua distribuição restrita a uma ou poucas cavernas vizinhas (CHRISTIAN *et al.*, 2014; MAYORAL, 2015; MAMMOLA *et al.*, 2021).

Apenas as espécies edáficas *E. florenciae* (Rucker, 1903) e *E. mirabilis* são consideradas exceções dentro da ordem Palpigradi, uma vez que conseguiram alcançar uma distribuição bastante ampla, sendo registradas em vários continentes (MAMMOLA *et al.*, 2021). *Eukoenenia florenciae* é uma espécie partenogenéti-

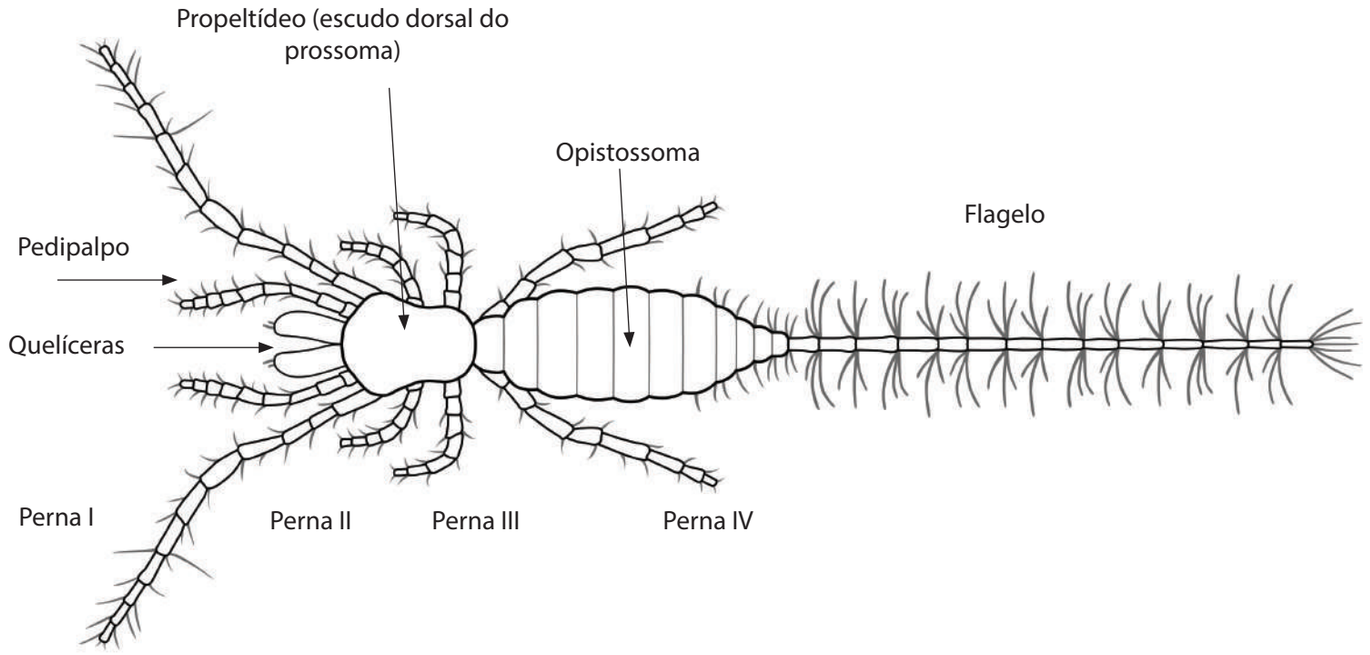


Figura 1. Esquema de um exemplar de Palpigradi mostrando a morfologia dos apêndices e o aspecto geral do corpo em vista dorsal. Ilustração: Marcos Brito.

ca que foi primeiramente descrita para o Texas, Estados Unidos, tendo sido posteriormente registrada em várias localidades ao redor do mundo, incluindo ambientes endógenos e hipógeos no Brasil (CHRISTIAN; CHRISTOPHORYOVÁ, 2013; LEHMANN; FRIEDRICH, 2020; SOUZA; FERREIRA, 2020) (Figura 2A). No México, ocorrem duas outras espécies morfologicamente muito similares à *E. florenciae* – *E. hanseni* (Silvestri, 1913) e *E. chilanga* Moreno, 2012 – com populações bissexuais, o que indica uma possível origem nesta região (CHRISTIAN; CHRISTOPHORYOVÁ, 2013; MAYORAL, 2015). *Eukoenenia mirabilis* foi primeiramente descrita para a Itália, tendo sido também registrada em várias outras localidades do mediterrâneo, algumas delas com populações bissexuais. Nesta região também há a ocorrência da espécie *E. berlesei* (Silvestri, 1903), muito similar à *E. mirabilis*. Todas a demais populações fora da região mediterrânea até o momento, são partenogenéticas, sempre representadas apenas por fêmeas. Essas evidências indicam que *E. mirabilis* provavelmente originou-se de alguma parte do Mediterrâneo e depois foi introduzida em outras localidades, estabelecendo populações em regiões de clima, preferencialmente, mediterrâneo (HARVEY; ŠTÁHLAVSKÝ; THERON, 2006; MAYORAL, 2015). Apesar de já ter sido encontrada na América do Sul, mais precisamente no Chile, essa espécie ainda não foi registrada até o momento no Brasil. Essas duas espécies provavelmente foram introduzidas de forma acidental em várias regiões do mundo junto ao solo de plantas exóticas, sendo frequentemente encontradas em ambientes muito alterados pela ação humana, incluindo parques, cemitérios, jardins botânicos e casas de vegetação (HARVEY; ŠTÁHLAVSKÝ; THERON, 2006; LEHMANN; FRIEDRICH, 2020).

Como consequência da raridade e dificuldade de coletar muitos espécimes de Palpigradi, a maior parte dos artigos publicados sobre esses aracnídeos, até então, contém descrições morfológicas e anatômicas, havendo pouquíssimas informações sobre sua biologia. As poucas publicações sobre comportamento, ecologia e história natural dos palpígrados são baseadas na manutenção de indivíduos durante curtos períodos de tempo

em laboratório (KOVAČ *et al.*, 2002), em observações casuais de espécies cavernícolas (BALESTRA *et al.,* 2019; FERREIRA *et al.*, 2011; FERREIRA; SOUZA, 2012), no estudo da fenologia e história de vida de quatro espécies edáficas (ADIS *et al.*, 1997; CHRISTIAN *et al.*, 2010; MORENO; FRANCKE, 2013) e em análises ecológicas realizadas a partir de banco de dados de distribuição das espécies ao redor do mundo (MAMMOLA *et al.*, 2021). Kovač *et al.* (2002) conseguiram manter indivíduos da espécie troglóbia *E. spelaea* (Peyerimhoff, 1902) por quatro semanas em laboratório, mas não obtiveram sucesso na observação de nenhum aspecto da sua alimentação ou reprodução. Foram descritos apenas comportamentos relacionados à locomoção e à limpeza dos apêndices. Já as observações em campo resultaram na descrição do repertório de locomoção e limpeza dos apêndices de um indivíduo de *E. maquinensis* Souza & Ferreira, 2010 observado na Gruta de Maquiné (Cordisburgo, Minas Gerais, Brasil) e no registro de um indivíduo de *E. potiguar* Ferreira *et al.*, 2011 sendo predado por uma aranha da espécie *Metagonia potiguar* Ferreira *et al.*, 2011 em uma caverna brasileira, incluindo todo o processo de reconhecimento e captura da presa (FERREIRA *et al.*, 2011; FERREIRA; SOUZA, 2012). Mammola *et al.* (2021) mostraram por meio da compilação de dados de distribuição global dos palpígrados que a maioria das espécies tem distribuição muito restrita (em torno de 0,01 km^2). Primariamente, tal distribuição se explica pelas condições climáticas e, secundariamente pela disponibilidade de habitat e nutrientes. Apesar das grandes lacunas no conhecimento atual sobre a biogeografia do grupo apontadas pelos autores, os resultados sugerem que Europa e Brasil são importantes centros de diversificação de palpígrados troglóbios e que espécies edáficas estão distribuídas em escala geográfica mais ampla, principalmente no hemisfério sul.

O hábito alimentar desses aracnídeos também não é muito bem conhecido. Devido à falta de dados experimentais, tem sido proposto historicamente que eles são predadores e que há uma pré-digestão externa, assim como observado nas aranhas. Esta hipótese é baseada na morfologia das quelíceras e no fato de que o estudo do conteúdo do tubo digestivo desses animais não tem permitido o reconhecimento de nenhum elemento (CONDÉ, 1998; MAYORAL, 2015; MILLOT, 1942). Até o momento, foram registradas apenas duas observações que confirmam que os palpígrados são predadores. Uma delas foi uma comunicação pessoal feita por P. Weygoldt à Bruno Condé, na qual ele afirma que palpígrados mantidos em laboratório capturaram pequenos colêmbolos com as quelíceras (CONDÉ, 1998). Além disso, um vídeo sobre Collembola em cavernas produzido por Marko Lukić, membro da Sociedade Croata de Bioespeleologia, mostra um palpígrado capturando um pequeno colêmbolo com as quelíceras e alimentando-se dele em uma caverna da Croácia. No entanto, esta informação não está formalmente divulgada em trabalhos científicos, o que dificulta a identificação da caverna e da espécie de Palpigradi, caso esta já seja descrita. Somente mais recentemente, algumas informações mais sólidas têm sido publicadas. Smrž *et al.* (2013) analisaram o conteúdo do trato digestivo de exemplares de *E. spelaea* coletados em uma caverna da Eslováquia e conseguiram identificar cianobactérias, assim como indícios metabólicos de sua digestão, sugerindo que estes microrganismos têm sido uma fonte nutricional para os palpígrados nessa caverna. Balestra, Lana e Casale (2019) relataram um indivíduo de *E. strinatii* Condé, 1977 aproximando-se de um colêmbolo morto, perfurando seu abdome com auxílio das quelíceras e sugando seu conteúdo interno sobre a superfície de uma poça d'água em uma caverna dos Alpes Italianos. Dessa forma, como sugerido por Mayoral (2015), a dieta desses aracnídeos provavelmente é variável e depende da disponibilidade de recursos presentes no habitat no qual eles se encontram.

Com relação aos aspectos reprodutivos, apenas se sabe que os machos produzem espermatóforo, mas não há evidências relacionadas ao seu modo de transferência para as fêmeas (CONDÉ, 1998; SMRŽ *et al.*, 2013). Os ovos não são conhecidos e, até agora, foram observados apenas os óvulos de três espécies: dois ou três óvulos maduros de 100-120 µm na espécie edáfica *E. mirabilis* e um ou dois óvulos maduros de 130-250 µm na espécie troglóbia *E. austriaca* (Hansen, 1926) (CONDÉ, 1996). Franz-Guess e Starck (2020) relataram a presença de seis e doze óvulos (diâmetro variando de 15 a 60 µm) provavelmente em diferentes estágios de desenvolvimento nos ovários de duas fêmeas da espécie troglóbia *E. spelaea.* Como mencionado anteriormente, algumas espécies são capazes de se reproduzirem por partenogênese já que os machos aparentemente são ausentes em algumas populações e, mesmo em muitas populações bissexuais, frequentemente a proporção de fêmeas é muito maior do que a de machos (CONDÉ, 1996).

A Ordem Palpigradi é considerada uma das ordens micro-diversas de Arachnida, incluindo, até o presente momento, 120 espécies (118 viventes e 2 fósseis) distribuídas em duas famílias: Eukoeneniidae Petrunkevitch, 1955 e Prokoeneniidae Condé, 1996. Eukoeneniidae inclui os gêneros viventes *Allokoenenia* Silvestri, 1913 (três espécies), *Eukoenenia* Börner, 1901 (93 espécies), *Koeneniodes* Silvestri, 1913 (nove espécies) e *Leptokoenenia* Condé, 1965 (cinco espécies). A família Prokoeneniidae, por sua vez, inclui apenas os gêneros *Prokoenenia* Börner, 1901 (sete espécies) e *Triadokoenenia* Condé, 1991 (monotípico) (BU *et al.*, 2019, 2021ab; HARVEY, 2003; SOUZA; FERREIRA, 2019, 2020, 2022; SOUZA *et al.*, 2020). Esta ordem também tem recebido

pouca atenção do ponto de vista filogenético devido aos obstáculos de amostragem mencionados anteriormente. O único trabalho sobre a filogenia do grupo foi publicado por Giribet *et al.* (2014). A hipótese filogenética proposta por esses autores foi baseada em dados moleculares e incluiu uma única espécie de *Prokoenenia* e poucas espécies de *Eukoenenia* devido à dificuldade de obter espécimes suficientemente bem preservados para a extração de material genético adequado às análises. Os resultados, embora pouco conclusivos devido ao pequeno número de amostras, apontam que Palpigradi e Eukoeneniidae são monofiléticos e propõem a divisão de Eukoeneniidae em quatro clados, entre os quais três incluíram espécies de mais de um continente.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Apenas a família Eukoeneniidae tem sido encontrada no Brasil até o momento, sendo formalmente representada por espécies dos gêneros *Eukoenenia, Leptokoenenia* e *Allokoenenia,* sendo estes dois últimos pouco conhecidos. *Leptokoenenia* inclui apenas cinco espécies: duas encontradas em cavernas ferruginosas no estado do Pará (Brasil) (Figura 2B), duas que habitam ecossistemas litorâneos no Congo e na Arábia Saudita e outra encontrada no solo de uma plantação de *Quercus suber* (árvore da qual se extrai a cortiça) na costa da Itália (CHRISTIAN, 2009; HARVEY, 2003; SOUZA; FERREIRA, 2013).

Allokoenenia é formalmente representado por apenas três espécies: *Allokoenenia afra* (Silvestri, 1913), uma espécie edáfica de Guiné, no continente Africano, e as espécies troglóbias brasileiras *A. canhembora* Souza & Ferreira, 2022, encontradas na Toca do Gonçalo (Campo Formoso – Bahia) e *A. stygia* Souza & Ferreira, 2022, descritas para duas cavidades ferruginosas da Serra da Bocaina (Canaã dos Carajás, estado do Pará) (SILVESTRI, 1913; SOUZA; FERREIRA, 2022) (Figura 2C).

O gênero *Eukoenenia* é o mais bem distribuído e mais rico não só no Brasil, mas no mundo, abrigando aproximadamente 80% das espécies conhecidas para a ordem, incluindo espécies edáficas e troglóbias (SOUZA; FERREIRA, 2013) (Figuras 2A, 5). Entre as 23 espécies de Palpigradi nativas do Brasil que se conhece até o momento, 19 pertencem a este gênero. Portanto, dentre os gêneros da família Eukoeneniidae, apenas *Koeneniodes* ainda não foi encontrado no Brasil, estando distribuído na Ásia e na África.

Principais troglomorfismos

Aproximadamente metade das espécies de Palpigradi descritas no mundo foram encontradas apenas em cavernas. Com exceção do gênero *Triadokoenenia* cuja única espécie conhecida foi coletada em floresta pluvial do noroeste de Madagascar, todos os demais gêneros de Palpigradi já foram registrados em cavernas (CONDÉ, 1998). Os registros de *Allokoenenia* nestes ecossistemas eram um pouco duvidosos, pois Condé (1992) atribuiu dois espécimes imaturos encontrados em cavernas da Tailândia como possivelmente pertencentes a este gênero, mas não descreveu formalmente estas espécies. Os registros de espécies de *Allokoenenia* em cavernas brasileiras (SOUZA; FERREIRA, 2022) confirmam a presença de representantes deste gênero em habitats hipógeos. No entanto, como a maioria dos palpígrados conhecidos pertence ao gênero *Eukoenenia*, incluindo espécies edáficas e cavernícolas, é possível detec-

Figura 2. Espécimes vivos pertences aos três gêneros de Palpigradi registrados no Brasil até o momento. **A)** Indivíduo da espécie *Eukoenenia florenciae* encontrado na Gruta da Lapinha, Lagoa Santa, Minas Gerais; **B)** Indivíduo da espécie *Leptokoenenia pelada* encontrado na Caverna SL 42, Curionópolis, Pará; **C)** Indivíduo pertencente a uma nova espécie do gênero *Allokoenenia* encontrado em uma caverna ferruginosa localizada na Floresta Nacional de Carajás, Parauapebas, Pará. Fotos: A (Rodrigo L. Ferreira); B e C (Acervo Vale).

tar que algumas linhagens adquiriram uma série de características associadas à evolução no ambiente subterrâneo. Portanto, os troglomorfismos para Palpigradi são baseados nas modificações morfológicas apresentadas por representantes deste gênero (CONDÉ, 1998).

Como todas as espécies de Palpigradi são naturalmente anoftálmicas e despigmentadas, os principais troglomorfismos neste grupo são o aumento do tamanho corporal, o alongamento de apêndices e a potencialização de estruturas sensoriais (CONDÉ, 1996, 1998; MAYORAL; BARRANCO, 2002a) (Figura 3).

No geral, os palpígrados troglóbios tendem a ser maiores que os edáficos, com comprimento corporal frequentemente variando de 1,2 a 2,3 mm. No entanto, esta característica não é muito confiável, devido ao fato de que os espécimes podem sofrer algum tipo de deformação após a coleta e apreservação em álcool (CONDÉ, 1998). Além disso, há algumas espécies troglóbias que, apesar de apresentarem outros troglomorfismos, possuem um tamanho corporal reduzido. Como exemplo, podemos citar o único espécime (um macho adulto) de *E. spelunca* Souza & Ferreira, 2011 que se conhece, com comprimento corporal de 720µm, e o único macho adulto de *E. lundi* Souza & Ferreira, 2020 já registrado, que mede 815µm (SOUZA; FERREIRA, 2011b, 2020).

A otimização das estruturas sensoriais manifesta-se principalmente pelo aumento do número de lâminas que formam os órgãos laterais, que estão localizados na região antero-lateral do prosoma (CONDÉ, 1996, 1998). Franz-Guess e Starck (2020) estudaram a ultraestrutura destes órgãos em *E. spelaea* e concluíram que essas lâminas correspondem a setas sensoriais modificadas que provavelmente funcionam como quimioreceptores e/ou higroreceptores. Espécies de solo apresentam, geralmente, órgãos laterais formados por 1 a 3 lâminas (algumas poucas espécies encontradas exclusivamente no solo têm de 4 a 6), enquanto as espécies troglóbias têm de 3 a 18 lâminas (BU *et al.*, 2021a; CONDÉ, 1996, 1998) (Figura 3). As exceções são *E. madeirae* Strinati & Condé, 1995, *E. gadorensis* Mayoral & Barranco, 2002, *E. amatei* Mayoral & Barranco, 2017 e *E. indalica* Mayoral & Barranco, 2017, consideradas espécies adaptadas ao ambien-

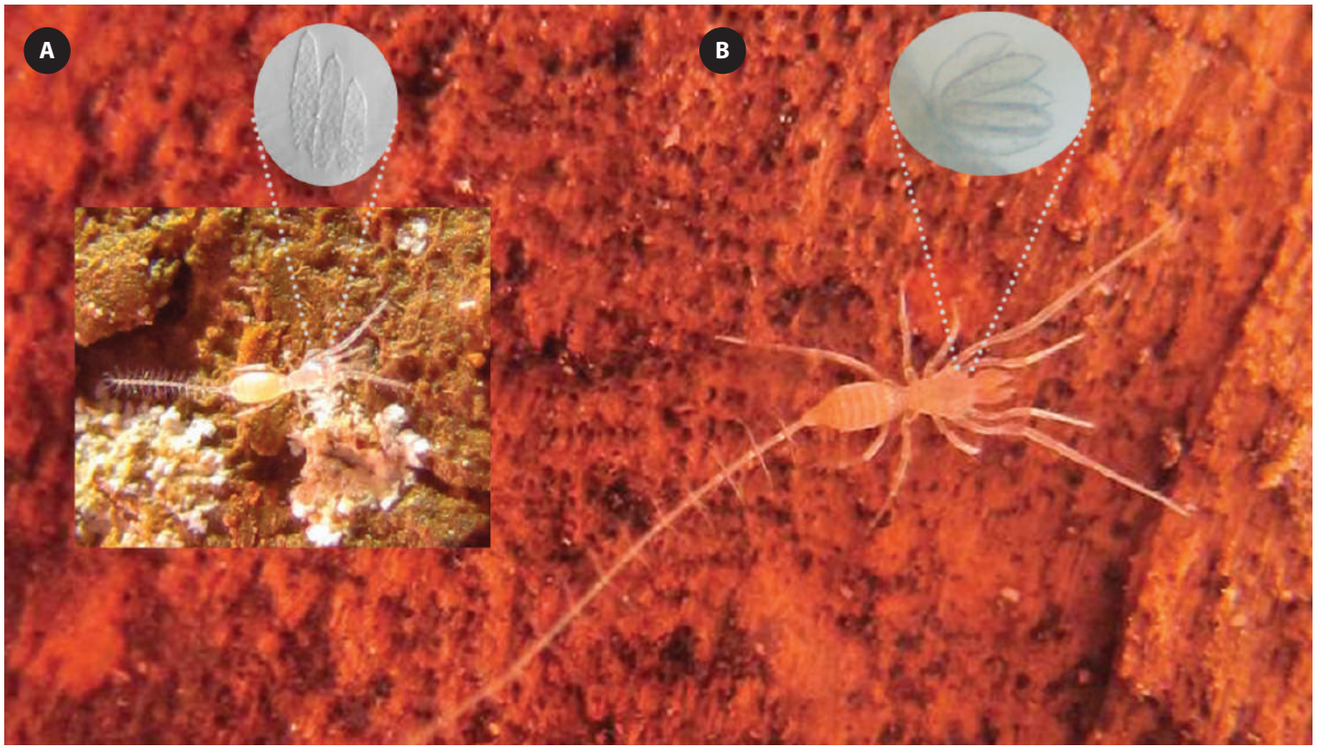


Figura 3. Espécimes vivos da espécie edáfica *Eukoenenia florenciae* **A)** e da espécie troglóbia *Eukoenenia maquinensis* **B)** aproximadamente na mesma escala, mostrando o aumento do tamanho corporal e alongamento de apêndices na espécie troglóbia. As elipses presentes na região antero-lateral do prossoma dos espécimes mostram a localização aproximada dos órgãos laterais. As elipses maiores mostram em detalhe as lâminas que constituem os órgãos laterais, que se tornam mais numerosas nas espécies troglóbias. Fotos: Rodrigo L. Ferreira; a imagem dos órgãos laterais de *E. florenciae* foi obtida em Christian e Christophoryová (2013).

te cavernícola mesmo tendo o órgão lateral formado por uma única lâmina (MAYORAL; BARRANCO, 2002b, 2017a-b; STRINATI; CONDÉ, 1995).

O alongamento das pernas normalmente é quantificado pela razão entre os comprimentos do basitarso e da tibia da perna IV (IVbta/ti) e entre os comprimentos do propeltídio (escudo dorsal do prossoma) e do basitarso da perna IV (B/IVbta). Especificamente, o valor da razão IVbta/ti frequentemente está entre 0,9 e 1 nas espécies troglomórficas e é menor que 0,9 nas espécies edáficas, enquanto para a razão B/IVbta, os valores são mais próximos de 2 e 3, respectivamente (CONDÉ, 1996, 1998). É importante ressaltar aqui que em algumas espécies essas razões apresentam valores intermediários entre os estabelecidos para palpígrados edáficos e troglóbios, o que muitas vezes dificulta o diagnóstico do status ecológico-evolutivo de muitas espécies deste grupo.

O flagelo de espécies troglóbias também tende a ser mais alongado em comparação ao das espécies edáficas (Figura 3). No entanto, como essa estrutura é muito frágil e frequentemente é perdida durante a coleta, a descrição de muitas espécies não contém a descrição do flagelo, o que dificulta comparações mais detalhadas. Normalmente, o flagelo de espécies troglóbias é maior que o comprimento corporal, enquanto o das espécies de solo atinge no máximo o mesmo comprimento do corpo (CHRISTIAN *et al.*, 2010, 2012, 2014; CONDÉ, 1996; FERREIRA *et al*., 2011; SOUZA; FERREIRA, 2010, 2012a, 2020). No entanto, há algumas exceções, como por exemplo as espécies troglóbias *E. ibitipoca* Souza & Ferreira, 2019, que apresentam o flagelo aproximadamente do mesmo comprimento do corpo, e *E. navi* Souza & Ferreira, 2018, cujo flagelo é menor que o comprimento corporal (SOUZA; FERREIRA, 2018, 2019a).

Eukoenenia naxos Condé, 1989, uma espécie troglóbia da Grécia, apresenta ainda a seta tergal do basitarso da perna IV substituída por uma tricobótria. A presença desta seta sensorial neste artículo é considerada um troglomorfismo devido ao fato de que todas as demais espécies de *Eukoenenia* apresentam sempre um total de sete tricobótrias distribuídas em artículos da perna I (CONDÉ, 1989; MAYORAL; BARRANCO, 2002a).

Assim como é para outros grupos de invertebrados, a forma mais confiável de determinar se uma espécie de Palpigradi é troglóbia é pelo conhecimento detalhado sobre sua distribuição, o que nos permitiria detectar se as suas populações estão restritas ao ambiente cavernícola. Entretanto, os estudos sobre a fauna de solo no Brasil são bastante escassos, o que frequentemente nos impede de saber se as espécies também estão associadas a habitats endógenos fora das cavernas. Nesse cenário de escassez de dados sobre distribuição de muitas espécies, a presença ou ausência de troglomorfismos torna-se um importante indicativo para a determinação do seu status ecológico-evolutivo.

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

No Brasil, especificamente, a ordem Palpigradi era representada por apenas duas espécies de solo até o ano de 2010: *Eukoenenia roquettei* (Mello–Leitão & Arlé, 1935) do Rio de Janeiro e *E. janetscheki janetscheki* (CONDÉ, 1993), da Amazônia (CONDÉ, 1993; MELLO–LEITÃO; ARLÉ, 1935). Nos últimos 12 anos, 21 espécies foram descritas a partir de espécimes coletados no interior de cavernas, mostrando que a diversidade do grupo é muito maior do que a conhecida até então. Dessa forma, além das espécies previamente mencionadas, os palpígrados brasileiros são representados atualmente por outras 17 espécies do gênero *Eukoenenia* distribuídas nos estados de Minas Gerais, Espírito Santo, Goiás e Rio Grande do Norte, duas pertencentes ao gênero *Leptokoenenia* que ocorrem no estado do Pará e duas espécies de *Allokoenenia* que se distribuem nos estados do Pará e da Bahia (FERREIRA *et al*., 2011; SOUZA; FERREIRA, 2010, 2011a, b, 2012a-b, 2013, 2016, 2018, 2019a-b, 2020, 2022; SOUZA *et al*., 2020). Dentre estas espécies descritas a partir de espécimes cavernícolas, apenas *E. ferratilis* Souza & Ferreira, 2011*, E. potiguar, L. pelada* Souza & Ferreira, 2013 e *L. thalassophobica* Souza & Ferreira, 2013 são consideradas edáficas por não apresentarem nenhum troglomorfismo (FERREIRA *et al.*, 2011; SOUZA; FERREIRA, 2011a, 2013). As espécies *E. igrejinha* Souza & Ferreira, 2019 e *E. jequitai* Souza & Ferreira, 2020 apresentam uma morfologia intermediária entre as espécies de solo e as espécies troglóbias, sendo necessários estudos mais detalhados da fauna edáfica da região onde ocorrem para determinar se estão restritas às cavernas ou não (SOUZA; FERREIRA, 2019b, 2020). No entanto, enquanto não há informações adicionais sobre a distribuição dessas espécies, elas serão consideradas como troglóbias para efeito de conservação. As demais espécies apresentam troglomorfismos evidentes e têm sido registradas somente no interior de cavernas, sendo consideradas, portanto, troglóbias. A maioria delas é endêmica a uma única caverna e foi descrita com base em um ou poucos indivíduos, sendo, portanto, consideradas raras (SOUZA; FERREIRA, 2010, 2011b, 2012a, b, 2016, 2019a, 2020, 2022). Dessa forma, os palpígrados troglóbios brasileiros são representados atualmente por 17 espécies (Figura 5) e sua distribuição é apresentada na Figura 6.

Tabela 1. Lista das espécies troglóbias descritas para o Brasil.

Família: **Eukoeneniidae** (17 espécies)

Eukoenenia Börner, 1901

1. *Eukoenenia maquinensis* Souza & Ferreira, 2010 (Gruta de Maquiné, Cordisburgo, Minas Gerais) (Figura 5A)
2. *Eukoenenia spelunca* Souza & Ferreira, 2011 (Gruta Archimedes Passini, Vargem Alta, Espírito Santo).
3. *Eukoenenia sagarana* Souza & Ferreira, 2012 (Gruta da Morena, Cordisburgo, Minas Gerais) (Figura 5B).
4. *Eukoenenia virgemdalapa* Souza & Ferreira, 2012 (Lapa Nova, Vazante, Minas Gerais).
5. *Eukoenenia jequitinhonha* Souza & Ferreira, 2016 (Lapa do Córrego do Vieira, Caraí, Minas Gerais).
6. *Eukoenenia cavatica* Souza & Ferreira, 2016 (Gruta Cazanga, Arcos, Minas Gerais) (Figura 5F).
7. *Eukoenenia navi* Souza & Ferreira, 2018 (cavernas ferruginosas no município de Barão de Cocais, Minas Gerais) (Figura 5D).
8. *Eukoenenia eywa* Souza & Ferreira, 2018 (cavernas ferruginosas nos municípios de Caeté, Santa Bárbara, Rio Acima, Barão de Cocais e Nova Lima, Minas Gerais) (Figura 5E).
9. *Eukoenenia neytiri* Souza & Ferreira, 2018 (cavernas ferruginosas no município de Mariana, Minas Gerais).
10. *Eukoenenia ibitipoca* Souza & Ferreira, 2019 (Gruta das Casas, Lima Duarte, Minas Gerais) (Figura 5C).
11. *Eukoenenia igrejinha* Souza & Ferreira, 2019 (Gruta da Igrejinha, Ouro Preto, Minas Gerais).
12. *Eukoenenia magna* Souza & Ferreira, 2020 (Lapa Grande e Lapa da Santa, Montes Claros, Minas Gerais) (Figura 5G).
13. *Eukoenenia lundi* Souza & Ferreira, 2020 (Lapa Sem Fim, Luislândia, Minas Gerais) (Figura 5H).
14. *Eukoenenia jequitai* Souza & Ferreira, 2020 (Lapa do Dim, Jequitaí, Minas Gerais)
15. *Eukoenenia audax* Souza *et al.*, 2020 (Gruta Cabeceira d'água, Nova Roma, Goiás) (Figura 5I).
16. *Allokoenenia canhembora* Souza & Ferreira, 2022 (Toca do Gonçalo, Campo Formoso, Bahia).
17. *Allokoenenia stygia* Souza & Ferreira, 2022 (Cavidades SB_0114 e SB_0112, Canaã dos Carajás, Pará).

Principais métodos de coleta e conservação

Como descrito anteriormente, a ordem Palpigradi agrupa aracnídeos muito pequenos e frágeis e, por consequência, de manipulação delicada e estudo desafiador. Sua captura visual, com o auxílio de pincel fino, requer paciência e habilidade, uma vez que é necessário procurar minuciosamente pelos habitats potenciais. Uma vez expostos ao ar livre, no caso de indivíduos encontrados sob pedras ou placas de argila, eles imediatamente passam a se movimentar de forma veloz e errática, e rapidamente desaparecem em qualquer fenda ou porosidade da rocha (CONDÉ, 1996, 1998). Mesmo com essas dificuldades, a coleta manual desses animais é a mais frequente, principalmente no interior de cavernas, e é a que resulta em espécimes mais completos e bem preservados, incluindo o flagelo. Para tanto, deve-se utilizar um pincel muito fino, levemente umedecido em álcool. Recomenda-se que, antes da coleta do espécime, que o excesso de álcool, seja removido da ponta do pincel, passando-a levemente na borda do tubo de coleta, de modo a deixá-la sem nenhuma gota aparente. Ao capturar o espécime, a ponta do pincel deve ser tocada na sua parte frontal ou lateral para evitar que o flagelo entre em contato com as cerdas do pincel e seja perdido (Figura 4). É aconselhável também acondicionar um único espécime por tubo contendo álcool, pois o flagelo frequentemente se destaca do corpo após a coleta. Na literatura, há também relatos de espécimes capturados com o auxílio de redes de plâncton enquanto flutuavam em poças de água no interior de cavernas (CONDÉ, 1998).

As espécies edáficas também podem ser capturadas por coleta manual e os indivíduos normalmente são encontrados sob pedras parcialmente enterradas no solo, especialmente durante as estações chuvosas, em regiões com marcada sazonalidade. Outros métodos incluem a triagem direta de amostras de solo ou serrapilheira à procura de indivíduos ou a separação de espécimes desses substratos por meio de flotação, assim como a coleta com o auxílio de extratores como Berlese e Kempson (ADIS *et al.*, 1997; BROZA *et al.*, 1993; BU

et al., 2019; CHRISTIAN *et al.*, 2010; CONDÉ, 1984, 1996, 1998; RUCKER, 1903).

Figura 4. Espécime de Palpigradi coletado manualmente com o auxílio de um alfinete em uma caverna da Bósnia Herzegovina. Foto: Maja Zagmajster.

Os indivíduos normalmente são armazenados em pequenos frascos contendo álcool (com concentração variável) ou em lâminas de microscopia (CONDÉ, 1988). Para estudos morfológicos, é preferível que os espécimes sejam acondicionados em álcool 70%. Já os espécimes que se destinam a análises moleculares devem ser preservados em álcool absoluto e armazenados em freezer após a coleta. No caso de populações numerosas, é aconselhável a coleta de espécimes maiores em álcool 70%, uma vez que estes têm mais chances de serem adultos (que são essenciais para trabalhos de taxonomia); e dos menores, que têm mais chances de serem imaturos, em álcool absoluto para futuros estudos moleculares. A montagem de espécimes em lâminas normalmente é necessária para estudos morfológicos mais detalhados, como a descrição de novas espécies. Antes de serem montados, os espécimes frequentemente são clarificados em soluções como Nesbitt, fluido de Marc André I, Ácido lático 50% e Lactofenol. Já os meios de montagem mais comumente utilizados são o Hoyer (também conhecido como meio de Marc André II) ou o PVA (álcool polivinílico). Após a confecção das lâminas, elas devem permanecer em uma estufa a 50° por aproximadamente 20 dias para secagem do meio de montagem e posteriormente seladas (CONDÉ, 1988; MAYORAL; BARRANCO, 2017; MORENO; FRANCKE, 2013; SOUZA; FERREIRA, 2019a).

Chave de identificação

As duas famílias de Palpigradi podem ser diferenciadas pela presença de sacos ventrais posicionados logo abaixo da linha de inserção de cerdas nos esternitos opistossomais IV-VI nos representantes da família Prokoeneniidae, sendo que estas estruturas são ausentes nos Eukoeneniidae (HARVEY, 2003).

A família Prokoeneniidae é representada por apenas dois gêneros: *Prokoenenia* e *Triadokoenenia*. Este último é monotípico, sendo representado apenas pela espécie *P. millotorum* (Condé, 1950) de Madagascar, que apresenta três pares de fúsulas na genitália do macho (CONDÉ, 1991). Os machos das espécies do gênero *Prokoenenia* (e das demais espécies de Palpigradi) apresentam apenas dois pares.

Até o momento, há apenas uma chave para identificação das famílias e dos gêneros de Palpigradi proposta por Rowland e Sissom (1980). No entanto, essa chave está bastante desatualizada, pois inclui um suposto representante fóssil de Palpigradi (gênero *Sternarthron*) sobre o qual estudos posteriores revelaram se tratar do estágio ninfal de um inseto (ENGEL *et al.*, 2016). Além disso, não inclui a família Prokoeneniidae, que ainda não havia sido proposta na época. Como as relações filogenéticas internas desta ordem não têm sido alvo de investigações mais completas e detalhadas, é altamente provável que alguns táxons representem agrupamentos parafiléticos (BARRANCO; HARVEY, 2008). Dessa forma, qualquer tentativa de atualizar as informações da chave ou das diagnoses propostas anteriormente seria improdutiva no momento, já que os grupos precisam ser revisados. Portanto, forneceremos apenas as principais características utilizadas para diagnosticar os representantes de cada gênero de Eukoeneniidae, adaptando as informações fornecidas por Rowland e Sissom (1980).

EUKOENENIA

Nono segmento opistossomal ligeiramente mais estreito que o oitavo e cerca de duas vezes mais largo que o décimo primeiro; pigídio estreitado posteriormente; flagelo mais longo que o opistossoma; cada um dos esternitos opistossomais IV e VI formam uma protuberância (Figura 2A).

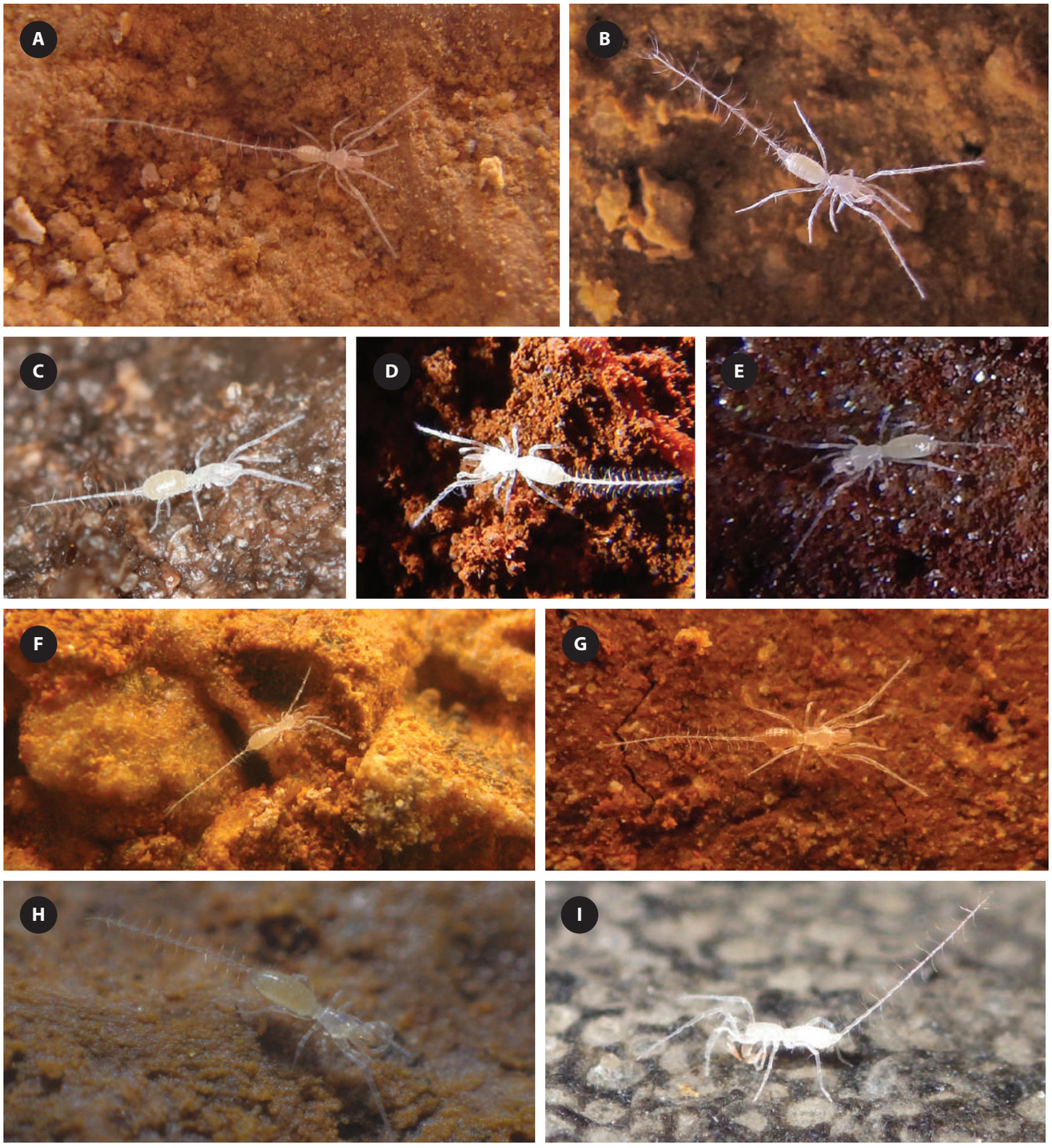


Figura 5. Espécimes vivos de algumas espécies troglóbias de Palpigradi descritas para o Brasil até o momento. **A)** *Eukoenenia maquinensis*; **B)** *Eukoenenia sagarana*; **C)** *Eukoenenia ibitipoca*; **D)** *Eukoenenia navi*; **E)** *Eukoenenia eywa*; **F)** *Eukoenenia cavatica*; **G)** *Eukoenenia magna*; **H)** *Eukoenenia lundi*; **I)** *Eukoenenia audax*. Fotos A, B, C, F, G e I (Rodrigo L. Ferreira); D e E (Matheus H. Simões); H (Lucas M. Rabelo).

Figura 6. Mapa com a localidade-tipo das espécies de Palpigradi troglóbios descritos para o Brasil.

KOENENIODES

Nono segmento opistossomal ligeiramente mais estreito que o oitavo e cerca de duas vezes mais largo que o décimo primeiro; pigídio estreitado posteriormente; flagelo mais longo que o opistossoma; esternitos opistossomais IV e VI formam uma única protuberância.

LEPTOKOENENIA

Nono segmento opistossomal ligeiramente mais largo que o décimo primeiro e aproximadamente com a mesma largura do oitavo segmento; pigídio ligeiramente estreitado posteriormente; flagelo mais curto do que o opistossoma (Figura 2B).

ALLOKOENENIA

Nono e décimo primeiro segmentos opistossomais com larguras semelhantes, com aproximadamente metade da largura do oitavo e mais largos que o décimo segmento; pigídio não muito estreitado posteriormente; flagelo mais curto que o opistossoma e com segmentos moniliformes (Figura 2C).

Principais coleções do Brasil

A maior parte do material-tipo das espécies brasileiras, mais precisamente um total de 72 espécimes até o momento, encontra-se depositado no Coleção de Invertebrados Subterrâneos de Lavras – ISLA, associada ao Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (Departamento de Ecologia e Conservação) da Universidade Federal de Lavras – UFLA. Nesta coleção também estão depositados vários lotes identificados como *E.* cf. *florenciae*, uma espécie provavelmente introduzida no país já mencionada anteriormente, assim como espécimes adicionais de algumas espécies brasileiras e vários espécimes pertencentes a espécies ainda não descritas. Este material é proveniente de coletas realizadas no interior de cavernas durante a execução de projetos de pesquisa ou de licenciamento ambiental na área de biologia subterrânea desenvolvidos em várias regiões brasileiras. Essa coleção abriga, ainda, espécimes de Palpigradi de outros países, como Guatemala, África do Sul, Marrocos, Romênia, Eslováquia e Itália. Devido ao grande volume de espécimes pertencentes a variados táxons, esta instituição abriga uma das coleções de Palpigradi mais importantes não só do Brasil, mas do mundo.

Os demais espécimes-tipo das espécies brasileiras estão depositados no Instituto Butantan – IBSP (espécimes de *E. ferratilis*, *E. maquinensis* e *E. audax*), no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP (espécimes de *E. eywa* e *A. stygia*), no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA e Museu de História Natural de Genebra – MHNG; estas duas últimas instituições abrigam o material-tipo da espécie *E. janetscheki*. Os espécimes tipo de *E. roquettei*, a primeira espécie de Palpigradi descrita para o Brasil, foram depositados no Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ. No entanto, os espécimes foram perdidos antes mesmo do incêndio que destruiu parte do acervo histórico e científico desta instituição em 2018.

Agradecimentos

Os autores são gratos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais – FAPEMIG, ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq e a Vale S.A. por fomentarem a pesquisa na área de taxonomia ao longo dos últimos anos, concedendo bolsas de estudos e financiamento de equipamentos e infraestrutura que permitiram a descrição da maioria das espécies de Palpigradi brasileiras. Agradecemos também a toda a equipe do Centro de Estudos em Biologia Subterrânea – CEBS/UFLA pelos esforços despendidos para a coleta de novas espécies de Palpigradi, e aos curadores das coleções de Aracnologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul - FZB/RS e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, que enviaram espécimes de Palpigradi depositados nestas instituições para serem estudados pelos autores.

Referências

ADIS, J.; SCHELLER, U.; MORAES, J. W.; CONDÉ, B.; RODRIGUES, J. M. G. On the abundance and phenology of Palpigradi (Arachnida) from Central Amazonian upland forests. **Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 25, n. 3, p. 326-332, May 1997.

BALLESTEROS, J. A.; SANTIBÁÑEZ LÓPEZ, C. E.; KOVÁČ, Ľ.; GAVISH-REGEV, E; SHARMA, P. P. Ordered phylogenomic subsampling enables diagnosis of systematic errors in the placement of the enigmatic arachnid order Palpigradi. **Proceedings of the**

Royal Society B., London, v. 286, n. 1917, p. 1-9, Dec. 2019. Disponível em: http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.2426.

BALESTRA, V.; LANA, E.; CASALE, A. Note sulle specie ipogee del genere *Eukoenenia* in Piemonte: distribuzione, habitat, comportamento (Arachnida, Palpigradi: Eukoeneniidae). **Bollettino Della Società Entomologica Italiana**, Pavia, v. 151, n. 1, p. 13-23, Apr. 2019. Disponível em: https://doi.org/10.4081/bollettinosei.2019.13.

BARRANCO, P.; HARVEY, M. S. The first indigenous palpigrade from Australia: a new species of *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae). **Invertebrate Systematics**, Melbourne, v. 22, n. 2, p. 227-233, May 2008.

BROZA, M.; POLIAKOV, D.; CONDÉ, B. The first record of the order palpigradida (Arachnida) in Israel and the occurrence of arachnids in soils of mediterranean pineforests. **Israel Journal of Zoology**, London, v. 39, n. 2, p. 147-151, 1993.

BU, Y.; SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. A new locality of *Koeneniodes madecassus* Remy, 1950 (Palpigradi: Eukoeneniidae) in China, with the first complete redescription of a *Koeneniodes* species. **Zootaxa**, Auckland, v. 4658, n. 3, p. 541-555, Aug. 2019.

BU, Y.; SOUZA, M. F. V. R.; MAYORAL, J. New and interesting palpigrades (Arachnida, Palpigradi) of the genera *Koeneniodes* Silvestri, 1913 and *Prokoenenia* Börner, 1901 from Asia. **Zootaxa**, Auckland, v. 4990, n. 1, p. 45-64, Jun. 2021a. Disponível em: https://doi.org/10.11646/zootaxa.4990.1.3.

BU, Y.; SOUZA, M. F. V. R.; MAYORAL, J. Discovery of the genus *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from China and description of a new species. **Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 49, p. 225-234, July 2021b. Disponível em: https://doi.org/10.1636/JoA-S-20-058.

CHRISTIAN, E. A new soil-dwelling palpigrade species from Northern Italy (Palpigradi: Eukoeneniidae). **Zootaxa**, Auckland, v. 2136, p. 59-68, June 2009.

CHRISTIAN, E.; CHRISTOPHORYOVÁ, J. *Eukoenenia florenciae* (Arachnida: Palpigradi): lessons from a newcomer to central Europe and the island of Tenerife. **Biologia**, Berlin, v. 68, n. 6, p. 1182-1188, Oct. 2013. Disponível em: https://doi.org/10.2478/s11756-013-0266-3.

CHRISTIAN, E.; KOVÁČ, L.; OZIMEC, R.; POLAK, S.; ZAGMAJSTER, M. Distribution and morphology of the European Karst palpigrade *Eukoenenia gasparoi* (Arachnida: Palpigradi). **Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 40, n. 3, p. 265-273, Nov. 2012. Disponível em: https://doi.org/10.1636/Ha12-27.1.

CHRISTIAN, E. A new *Eukoenenia* species from the Caucasus bridges a gap in the known distribution of palpigrades (Arachnida: Palpigradi). **Biologia**, Berlin, v. 69, n. 12, p. 1701-1706, Dec. 2014. Disponível em: https://doi.org/10.2478/s11756-014-0478-1.

CHRISTIAN, E.; CAPURRO, M.; GALLI, L. Phenology of two syntopic *Eukoenenia* species in a northern Italian forest soil (Arachnida: Palpigradi). **Revue Suisse de Zoologie**, Geneva, v. 117, n. 4, p. 829-834, Dec. 2010.

CHRISTIAN, E.; ISAIA, M.; PASCHETTA, M.; BRUCKNER, A. Differentiation among cave populations of the *Eukoenenia spelaea* species-complex (Arachnida: Palpigradi) in the southwestern Alps. **Zootaxa**, Auckland, v. 3794, n. 1, p. 52-86, May 2014. Disponível em: http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3794.1.2.

CONDÉ, B. Palpigrades (Arachnida) d'Europe, des Antilles, du Paraguay et de Thaïlande. **Revue Suisse de Zoologie**, Genève, v. 91, n. 2, p. 369-391, June 1984.

CONDÉ, B. Palpigrades (Arachnida) de grottes d'Europe. **Revue Suisse de Zoologie**, Genève, v. 96, n. 4, p. 823-840, Dec. 1989.

CONDÉ, B. *Prokoenenia millotorum* Remy, type du nouveau genre *Triadokoenenia* (Arachnida, Palpigradida). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Section A: Zoologie, biologie et écologie animales)**, Paris, v. 13, n. 3-4, juil. /sept. - oct. /déc., p. 351-360, 1991.

CONDÉ, B. Un Palpigrade énigmatique de Thaïlande avec une brève revue des grandes divisions de l'Ordre. **Revue Suisse de Zoologie**, Genève, v. 99, n. 4, p. 741-746, déc. 1992.

CONDÉ, B. Description du mâle de deux espèces de Palpigrades. **Revue Suisse de Zoologie**, Genève, v. 100, n. 2, p. 279-287, juin 1993.

CONDÉ, B. Les Palpigrades, 1885-1995: acquisitions et lacunes. **Revue Suisse de Zoologie**, Genève, v. hors série, p. 87-106, août 1996.

CONDÉ, B. Palpigradida. *In*: JUBERTHIE, C.; DECU, V. (ed.). **Encyclopaedia Biospeleologica**. Moulis-Bucarest: Société Internationale de Biospeologie, 1998, p. 913-920. v. 2.

CONDÉ, B. Palpigradida. *In*: HIGGINS, R. P.; THIEL, H. (ed.). **Introduction to the Study of Meiofauna**. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 1988. p. 425-427.

ENGEL, M. S.; BREITKREUZ, L. C. V.; CAI, C.; ALVARADO, M.; AZAR, D.; HUANG, D. The first Mesozoic microwhip scorpion (Palpigradi): a new genus and species in mid-Cretaceous amber from Myanmar. **The Science of Nature**, Berlin, Heidelberg, v. 103, n. 19, p. 1-7, Feb. 2016. Disponível em: https://doi.org/10.1007/s00114-016-1345-4.

FERREIRA, R. L.; SOUZA, M. F. V. R. Notes on the behavior of the advanced troglobite *Eukoenenia maquinensis* Souza & Ferreira 2010 (Palpigradi: Eukoeneniidae) and its conservation status. **Speleobiology Notes**, Buffalo, v. 4, p. 17-23, 2012. Disponível

em: http://dx.doi.org/10.5563/spbn.v4i0.36.

FERREIRA, R. L.; SOUZA, M. F. V. R.; MACHADO, E. O; BRESCOVIT, A. D. Description of a new *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) and *Metagonia* (Araneae: Pholcidae) from Brazilian caves, with notes on their ecological interactions. **Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 39, n. 3, p. 409-419, Dec. 2011. Disponível em: http://www.bioone.org/doi/full/10.1636/Ha11-03.1.

FRANZ-GUESS, S.; STARCK, J. M. Microscopic anatomy of *Eukoenenia spelaea* (Peyerimhoff, 1902) (Arachnida: Palpigradi: Eukoeneniidae). **Bonn Zoological Bulletin Supplementum**, Bonn, v. 65, p. 1-125, Aug. 2020. Disponível em: https://doi.org/10.20363/BZB-S-2020.65.

GIRIBET, G.; MCINTYRE, E.; CHRISTIAN, E.; ESPINASA, L.; FERREIRA, R. L.; FRANCKE, O. F.; HARVEY, M. S.; ISAIA, M.; KOVÁČ, Ľ.; MCCUTCHEN, L.; SOUZA, M. F. V. R.; ZAGMAJSTER, M. The first phylogenetic analysis of Palpigradi (Arachnida) – the most enigmatic arthropod order. **Invertebrate Systematics**, Melbourne, v. 28, n. 4, p. 350-360, Sept. 2014. Disponível em: http://dx.doi.org/10.1071/IS13057.

HARVEY, M. S. The neglected cousins: what do we know about the smaller Arachnid orders?. **Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 30, n. 2, p. 357-372, Aug. 2002. Disponível em: https://doi.org/10.1636/0161-8202(2002)030[0357:TNCWDW]2.0.CO;2.

HARVEY, M. S. **Catalogue of the Smaller Arachnid Orders of the World: Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Ricinulei and Solifugae**. Melbourne: CSIRO Publishing, 2003. 385 p.

HARVEY, M. S.; STAHLAVSKY, F.; THERON, P. D. The distribution of *Eukoenenia mirabilis* (Palpigradi: Eukoeneniidae): a widespread tramp. **Records of the Western Australian Museum**, Perth, v. 23, n. 2, p. 199-203, July 2006. Disponível em: https://doi.org/10.18195/issn.0312-3162.23(2).2006.199-203.

KOVÁČ, Ľ.; MOCK, A.; ĽUPITÁČIK, P.; PALACIOS-VARGAS, J. G. Distribution of *Eukoenenia spelaea* (Peyerimhoff, 1902) (Arachnida, Palpigradida) in the Western Carpathians with remarks on its biology and behavior. *In*: TAJOVSKÝ, K.; BALÍK, V.; PIŽL, V. (ed.). **Studies on Soil Fauna in Central Europe**. České Budějovice, p. 93-99, 2002.

LEHMANN, T.; FRIEDRICH, S. *Eukoenenia florenciae* (Arachnida: Palpigradi) from the Munich Botanical Garden - first record of microwhip scorpions in Germany. **Arachnologische Mitteilungen / Arachnology Letters**, Karlsruhe, v. 60, n. 1, p. 19-22, Sept. 2020. Disponível em: https://doi.org/10.30963/aramit6003.

MAMMOLA, S.; SOUZA, M. F. V. R.; ISAIA, M.; FERREIRA, R. L. Global distribution of microwhip scorpions (Arachnida: Palpigradi). **Journal of Biogeography**, v. 48, n. 6, p. 1518-1529, June 2021. Disponível em: https://doi.org/10.1111/jbi.14094.

MAYORAL, J. G. Orden Palpigradi. **Revista electrónica IDE@ - SEA**, Zaragoza, n. 10, p. 1-9, June 2015.

MAYORAL, J. G.; BARRANCO, P. Palpigrados: Grandes desconocidos. **Revista Ibérica de Aracnología (Boletín)**, Zaragoza, v. 5, p. 103-110, July 2002.

MAYORAL, J. G.; BARRANCO, P. Descripción de una nueva *Eukoenenia* Börner, 1901 del Sureste Ibérico (Arachnida, Palpigradi, Microthelyphonida). **Revista Ibérica de Aracnología**, Zaragoza, v. 6, p. 129-134, dic. 2002.

MAYORAL, J. G.; BARRANCO, P. A cave-dwelling Iberian palpigrade (Arachnida: Palpigradi) of the *Eukoenenia mirabilis* group. **Zootaxa**, Auckland, v. 4363, n. 4, p. 561-568, dec. 2017. Disponível em: https://doi.org/10.11646/zootaxa.4363.4.8.

MAYORAL, J. G.; BARRANCO, P. A remarkable new palpigrade (Arachnida) of the *Eukoenenia mirabilis* group from Spain. **Zootaxa**, Auckland, v. 4290, n. 2, p. 357-366, July 2017. Disponível em: https://doi.org/10.11646/zootaxa.4290.2.5.

MELLO-LEITÃO, C.; ARLÉ, R. Considerações da Ordem Palpigradi com a descrição de uma nova espécie. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 7, n. 4, 339-343, dez. 1935.

MILLOT, J. Sur l'anatomie et l'histophysiologie de *Koenenia mirabilis* Grassi (Arachnida Palpigradi). **Revue Français d'Entomologie**, Caen, v. 9, n. 2, p. 33-51, mars 1942.

MORENO, H. M.; FRANCKE, O. F. Observations on the life history of *Eukoenenia chilanga* Montaño (Arachnida: Palpigradi). **Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 41, n. 2, p. 205-212, Aug. 2013.

ROWLAND, J. M.; SISSOM, W. D. Report on a fossil palpigrade from the Tertiary of Arizona, and a review of the morphology and systematics of the order (Arachnida). **The Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 8, n. 1, p. 69-86, 1980.

RUCKER, A. A new *Koenenia* from Texas. **Quarterly Journal of Microscopical Science, New Series,** London, v. 47, n. 186, p. 215-231, July 1903.

SILVESTRI, F. Novi generi e specie de Koeneniidae (Arachnida, Palpigradi). **Bollettino di Laboratorio di Entomologia Agraria Portici**, v. 7, p. 211–217, 1913.

SMRŽ, J.; KOVÁČ, Ľ.; MIKEŠ, J.; LUKEŠOVÁ, A. Microwhip Scorpions (Palpigradi) Feed on Heterotrophic Cyanobacteria in Slovak Caves - A Curiosity among Arachnida. **PLOS ONE**, San Francisco, Cambridge, v. 8, n. 10, p. 1-5, Oct. 2013. Disponível em: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075989.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. *Eukoenenia* (Palpigradi: Eu-

koeneniidae) in Brazilian caves with the first troglobiotic palpigrade from South America. **Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 38, n. 3, p. 415-424, Dec. 2010. Disponível em: https://doi.org/10.1636/Ha09-112.1.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. A new species of *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from Brazilian iron ore caves. **Zootaxa**, Auckland, v. 2886, p. 31-38, May 2011.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. A new troglobitic *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from Brazil. **Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 39, n. 1, p. 185-188, Apr. 2011. Disponível em: https://doi.org/10.1636/Ha10-43.1.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. A new highly troglomorphic species of *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from tropical Brazil. **The Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 40, n. 2, p. 151-158, Aug. 2012. Disponível em: https://doi.org/10.1636/Ha11-26.1.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. *Eukoenenia virgemdalapa* (Palpigradi: Eukoeneniidae): a new troglobitic palpigrade from Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 3295, p. 59-64, May 2012.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. Two new species of the enigmatic *Leptokoenenia* (Eukoeneniidae: Palpigradi) from Brazil: first record of the genus outside intertidal environments. **PLOSONE**, San Francisco, Cambridge, v. 8, n. 11, p. 1-18, Nov. 2013. Disponível em: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077840.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. Two new troglobiotic palpigrades (Palpigradi: Eukoeneniidae) from Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 4171, n. 2, p. 246-258, Sept. 2016. Disponível em: http://doi.org/10.11646/zootaxa.4171.2.2.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. Pandora is on Earth: new species of *Eukoenenia* (Palpigradi) emerging at risk of extinction. **Invertebrate Systematics**, Melbourne, v. 32, n. 3, p. 581-604, May 2018. Disponível em: https://doi.org/10.1071/IS17049.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. *Eukoenenia ibitipoca*: the firs troglobitic Palpigradi Palpigradi (Arachnida) from a quartzitic cave. **Zootaxa**, Auckland, v. 4656, n. 3, p. 431-444, Aug. 2019. Disponível em: ttps://doi.org/10.11646/zootaxa.4656.3.2.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. *Eukoenenia igrejinha* (Palpigradi: Eukoeneniidae), a new cave–dwelling palpigrade from southeastern Brazil. **Journal of Arachnology**, Lubbock, v. 47, n. 3, p. 360-369, Dec. 2019. Disponível em: https://doi.org/10.1636/0161-8202-47.3.360.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. Three new cave-dwelling *Eukoenenia* (Palpigradi: Eukoeneniidae) from limestone caves in Northern Minas Gerais state, Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 4808, n. 2, p. 251-283, July 2020. Disponível em: https://doi.org/10.11646/zootaxa.4808.2.2.

SOUZA, M. F. V. R.; MAYORAL, J. G.; FERREIRA, R. L. A new troglobitic palpigrade from Central Brazil, with notes on a new opisthosomal character (Arachnida: Palpigradi). **Zootaxa**, Auckland, v. 4869, n. 4, p. 493-514, Nov. 2020. Disponível em: https://doi.org/10.11646/zootaxa.4869.4.2.

SOUZA, M. F. V. R.; FERREIRA, R. L. Two extraordinary troglobitic species of *Allokoenenia* (Eukoeneniidae: Palpigradi) from Brazil: first records of this initially monotypic genus more than a century after its description. **European Journal of Taxonomy**, v. 789, p. 11-48, jan. 2022. Disponível em: https://doi.org/10.5852/ejt.2022.789.1627.

STRINATI, P.; CONDÉ, B. Grottes et Palpigrades de Madère. **Memoires de Biospeologie**, Moulis, v. 22, n. 49, p. 161-168, déc. 1995.

Hausera sp.
Diego de Medeiros Bento

22

Platyhelminthes

ALESSANDRO DAMASCENO MARQUES
TANISE GRACIELE DE OLIVEIRA VASCONCELOS
Universidade do Vale do Rio dos Sinos – Unisinos

ANA MARIA LEAL-ZANCHET
Pesquisadora do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq

Introdução geral

Os Platyhelminthes são animais acelomados, em sua maioria hermafroditas, possuindo um sistema nervoso centralizado e relativamente simples, além de sistema digestório incompleto (LEAL-ZANCHET; AMATO, 2016; MARTÍN-DURAN; EGGER, 2012). Até recentemente, eram considerados o grupo mais basal de bilatérios, sendo muito estudados a fim de entender as origens evolutivas da simetria bilateral. Entretanto, estudos filogenéticos recentes agruparam os platelmintos no superfilo Lophotrochozoa, indicando a ocorrência de um processo de simplificação secundária na sua estrutura corporal (DUNN *et al.*, 2008). Constituem um dos mais diversos grupos de animais, apresentando cerca de 29.000 espécies descritas (ZHANG, 2011), sendo 75% delas parasitas obrigatórios de vertebrados. Ainda, muitas espécies de platelmintos são consideradas organismos modelo em estudos de regeneração e desenvolvimento embrionário (MARTÍN-DURAN; EGGER, 2012; MITSI *et al.*, 2019).

Os Platyhelminthes de vida livre estão incluídos no grupo comumente conhecido como "Turbellaria", grupo não monofilético, subdividido em três clados principais: Acoelomorpha, Catenulida e Rhabditophora. Este último inclui a ordem Tricladida (NOREÑA *et al*., 2019), única com registro em cavernas na região Neotropical. Os tricladidos, comumente denominados planárias, podem ser facilmente identificados pelo intestino dividido em três ramos, característica que dá nome à ordem (Figuras 1A–D), subdividindo-se em três clados: Maricola, Cavernicola e Continenticola. Como indicado pela denominação, Maricola contém principalmente animais marinhos; Cavernicola, organismos habitantes de ambientes límnicos em cavernas; e Continenticola, espécimes ocorrentes em ambientes continentais límnicos e terrestres. Porém, há também representantes de Maricola e Continenticola habitantes de cavernas, assim como há representantes de Cavernicola ocorrentes em ambientes epígeos (LEAL-ZANCHET; MARQUES, 2018a, b; SLUYS; LAUMER, 2019; SOUZA *et al.*, 2018). A subordem Continenticola inclui duas superfamílias: Planarioidea e Geoplanoidea, sendo a última dividida em duas famílias: Dugesiidae, à qual pertencem as planárias límnicas, e Geoplanidae, onde incluem-se as planárias terrestres (RIUTORT *et al.*, 2012; SLUYS *et al.*, 2009).

As planárias límnicas atingem até 30mm de comprimento corporal e apresentam padrão de coloração pouco conspícuo, variando do marrom ao preto (SLUYS; RIUTORT, 2018). Os representantes de Cavernicola e Maricola são usualmente menores do que os representantes límnicos de Continenticola. A extremidade anterior do corpo pode apresentar-se triangular com a presença de projeções laterais (aurículas), truncadas ou mais arredondadas (Figuras 1A–D). As aurículas são pontiagudas em Dugesiidae ou mais arredondadas em Maricola (SLUYS, 1989, 1996; SLUYS *et al.*, 1997), enquanto em Cavernicola, a extremidade anterior não apresenta projeções laterais (Figura 1A). Usualmente, há um par de ocelos na extremidade anterior do corpo dos tricladidos límnicos (Figura 1D). Nos tricladidos em geral, os ocelos são compostos por fotorreceptores que indicam a intensidade e a direção da luz presente no ambiente (LEAL-ZANCHET; AMATO, 2016).

Já as planárias terrestres, geralmente, possuem 20 a 150mm de comprimento e seu corpo apresenta variados padrões de coloração, que podem combinar cores vivas e contrastantes. A forma da extremidade anterior varia entre subfamílias e gêneros, com muitas espécies apresentando as extremidades anterior e posterior de forma semelhante (Figuras 2A–B). As planárias terrestres podem apresentar um par de ocelos na extremidade anterior do corpo, mas muitas espécies possuem múltiplos ocelos diminutos distribuídos ao longo das laterais do corpo (BRUSA *et al.*, 2020; SEITENFUS; LEAL-ZANCHET, 2004).

Os tricladidos apresentam boca situada na superfície ventral, aproximadamente no terço médio do corpo, por meio da qual ocorrem a alimentação e a excreção. Os três ramos intestinais (um anterior e dois posteriores) contêm muitas ramificações laterais e comunicam-se com um órgão tubular muscular, a faringe (Figuras 1B–C), usado para sucção das presas. O sistema reprodutor é relativamente complexo e, na maioria das espécies, possui uma abertura principal posterior à boca, o gonóporo, pelo qual ocorre a cópula, com transferência mútua de espermatozoides e fertilização interna (LEAL-ZANCHET; AMATO, 2016; LEAL-ZANCHET; BAPTISTA, 2009; SEITENFUS; LEAL-ZANCHET, 2004).

As planárias são carnívoras e usualmente predadoras. Os tricladidos se alimentam de pequenos invertebrados ocorrentes em seus micro-habitats, como aracnídeos, isópodes, anelídeos, gastrópodes, microcrustáceos e outras espécies de tur-

belários (BOLL *et al.*, 2015; BOLL; LEAL-ZANCHET, 2016; BOLL; LEAL-ZANCHET, 2018; CSEH e*t al.*, 2017; CUEVAS-CABALLÉ *et al.*, 2019; GEE; YOUNG, 1993; PRASNISKI; LEAL-ZANCHET, 2009). São organismos fotofóbicos, evitando a luz direta e não apresentam mecanismos eficientes de retenção de água. As planárias límnicas são organismos bentônicos, sendo encontradas associadas ao substrato em ambientes límnicos ou lênticos. As planárias terrestres são muito dependentes da umidade de seu micro-habitat para a sobrevivência (FROEHLICH, 1955; KAWAGUTI, 1932; SLUYS, 2019; WINSOR, *et al.*, 1998). Para evitar a dessecação, elas recorrem a algumas estratégias comportamentais como, por exemplo, buscar abrigo em lugares úmidos, como a serrapilheira, embaixo de pedras e troncos caídos, e apresentam maior atividade durante o período da noite, quando o ambiente é mais úmido e a temperatura mais amena (ANTUNES *et al.*, 2012). Outra importante característica ecológica das planárias terrestres é a sua baixa capacidade de locomoção, com tendência a apresentar baixa capacidade de dispersão e alto endemismo (ÁLVAREZ-PRESAS *et al.*, 2011, 2014; FICK *et al.*, 2006). Essas características combinadas fazem com que as planárias terrestres sejam sensíveis a alterações ambientais em seu micro-habitat, ainda que existam algumas espécies mais tolerantes (ÁLVAREZ--PRESAS *et al.*, 2011, 2015).

Para determinação taxonômica dos tricladidos, são utilizadas características da morfologia externa, tais como forma do corpo, padrão de coloração e disposição dos olhos, além de aspectos anatômicos e histológicos da parede do corpo e dos sistemas digestório e reprodutor. As principais características de importância taxonômica são a morfologia dos órgãos sensoriais, a estrutura e desenvolvimento da musculatura corporal, a anatomia da faringe e estrutura de sua musculatura, assim como aspectos anatômicos e histológicos das gônadas, ductos genitais e órgãos copuladores (SEITENFUS; LEAL-ZANCHET, 2004; SLUYS, 1989, 1996; SLUYS; RIUTORT, 2018).

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Inventários de fauna, para fins de licenciamento ambiental e atividades de pesquisas, têm indicado a ocorrência de populações de planárias límnicas estabelecidas em cavernas brasileiras, enquanto as planárias terrestres parecem utilizar este ambiente de forma ocasional. Há registros de representantes das três subordens dos tricladidos (Cavernicola, Continenticola e Maricola) nestes ecossistemas em diferentes regiões do país (KAWAKATSU; FROEHLICH, 1992; LEAL-ZANCHET *et al.*, 2014; LEAL-ZANCHET; MARQUES, 2018a, b; SOUZA *et al.*, 2018).

A subordem Cavernicola possui uma única família, Dimarcusidae, e seis gêneros de distribuição disjunta, com espécies registradas para o Brasil, México, Taiti e Malásia (BENÍTEZ-ÁLVAREZ *et al.*, 2020; SLUYS, 1990). A maioria das espécies ocorre em ambientes límnicos. Há dois gêneros monotípicos de Dimarcusidae registrados no país, um deles apenas em ambientes epígeos (*Rhodax* Marcus, 1946) e outro apenas em ambientes hipógeos (*Hausera* Leal-Zanchet & Souza, 2014). A espécie-tipo de *Hausera*, *H. hauseri* Leal-Zanchet & Souza, 2014 (Figura 1A), foi registrada para a caverna Crotes, em Felipe Guerra, no Rio Grande do Norte, localizada no bioma Caatinga (LEAL-ZANCHET *et al.*, 2014).

A subordem Maricola é amplamente diversa, mas relativamente pouco estudada, sendo composta por três superfamílias e seis famílias (SLUYS, 1989). Para o Brasil, há registros de oito espécies, sete ocorrentes em ambientes marinhos costeiros e uma espécie em ambiente hipógeo límnico (CARBAYO; FROEHLICH, 2008; SOUZA *et al.*, 2018). Para esta última, considerada troglóbia, foi proposto o gênero *Sluysia* Leal-Zanchet, Souza & Riutort, 2018. *Sluysia triapertura* Leal-Zanchet & Souza, 2018 (Figura 1B), da família Uteriporidae, foi registrada para a caverna Três Lagos, em Felipe Guerra, no Rio Grande do Norte, situada no bioma Caatinga (SOUZA *et al.*, 2018).

Dentre os Continenticola, a família Dugesiidae tem distribuição ampla em ambientes límnicos da região Neotropical, através de representantes do gênero *Girardia* Ball, 1974. Atualmente, são conhecidas cerca de 60 espécies para esse gênero, 19 delas com registros no Brasil, das quais 11 espécies foram registradas em cavernas. Destas, quatro são possivelmente troglófilas e outras sete, troglóbias (HELLMANN, *et al.*, 2018; HELLMANN *et al.*, 2020; KAWAKATSU; FROEHLICH 1992; MORAIS *et al.*, 2021; SOUZA *et al.*, 2015, 2016). O primeiro registro de uma espécie em ambiente límnico em cavernas do país, que foi considerada troglófila e identificada como *Girardia paramensis* Fuhrmann, 1914, foi realizado nas cavernas areníticas

Pedra da Cachoeira, Planaltina e Limoeiro, na região de Altamira, Pará, no bioma Amazônia (KAWAKATSU; FROEHLICH, 1992). Já a primeira espécie troglóbia de Dugesiidae registrada no país, *Girardia multidiverticulata* Souza *et al.,* 2015 (Figura 1C), foi encontrada em caverna calcárea na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, em área de Cerrado (SOUZA *et al*., 2015). Posteriormente, foram descritas uma espécie troglóbia, *Girardia desiderensis* Souza & Leal-Zanchet, 2016 e uma espécie troglófila, *Girardia pierremartini* Souza & Leal-Zanchet, 2016, procedentes de cavernas do grupo geomorfológico Bambuí, respectivamente, em São Desidério, Bahia, em área de transição Cerrado-Caatinga, e Presidente Olegário, Minas Gerais, em área de Cerrado (SOUZA *et al*., 2016). Duas espécies troglóbias sintópicas, *Girardia arenicola* Hellmann & Leal-Zanchet, 2018 (Figura 1D) e *Girardia paucipunctata* Hellmann & Leal-Zanchet, 2018, foram registradas para o sistema Areais, em São Paulo, em área de Floresta Atlântica (HELLMANN *et al*., 2018).

Mais recentemente, cinco outras espécies de *Girardia*, três troglóbias e duas possivelmente troglófilas foram descritas para o país (HELLMANN *et al*., 2020; MORAIS *et al*., 2021). A espécie troglóbia *Girardia spelaea* Hellmann & Leal-Zanchet, 2020 foi registrada em cavernas calcáreas do sistema Águas Claras (Serra do Ramalho, Bahia), em área de transição entre Cerrado e Caatinga. *Girardia ibitipoca* Hellmann & Leal-Zanchet, 2020, troglófila, teve registro apenas em sua localidade-tipo, uma caverna quartzítica (grupo geológico Andrelândia) localizada no Parque Estadual de Ibitipoca, em área de Floresta Atlântica. Similarmente, a espécie troglófila *Girardia asymmetrica* Hellmann & Leal-Zanchet, 2020 foi registrada apenas na sua localidade-tipo, uma caverna calcárea (grupo geológico Bambuí), em Minas Gerais, em área de Cerrado (HELLMANN *et al*., 2020). A espécie troglóbia *Girardia corumbataiensis* Morais & Leal-Zanchet, 2021 teve registro em caverna arenítica da Formação Botucatu, situada na área de proteção ambiental "Cuestas de Corumbataí", em São Paulo, em área de transição entre Floresta Atlântica e Cerrado. *Girardia nobresis* Morais & Leal-Zanchet, 2021, também troglóbia, foi registrada apenas em caverna calcárea da sua localidade-tipo, na Formação Araras, Província Espeleológica do Alto Paraguai, em Araguaia, Mato Grosso, em área de Cerrado (MORAIS *et al*., 2021).

Em relação aos representantes terrestres dos Continenticola, a família Geoplanidae possui grande diversidade de espécies na Região Neotropical, especialmente no Brasil, sendo Geoplaninae a subfamília com maior diversidade no país, com o registro de cerca de 230 espécies, a maioria registrada para o bioma Mata Atlântica, nas regiões Sul e Sudeste (CARBAYO; FROEHLICH, 2008; NEGRETE *et al*., 2019; OLIVEIRA *et al*., 2020; ROSSI *et al*., 2019; ROSSI *et al*., 2020; SILVA; CARBAYO, 2020). Para os demais biomas, poucas espécies são conhecidas, devido à escassez de estudos. Para o bioma Amazônia, por exemplo, existem somente dois estudos taxonômicos com registros de representantes do grupo (AMARAL *et al*., 2019b; FROEHLICH; FROEHLICH, 1972). Não há estudos para os biomas Pampa e Pantanal, sendo a diversidade de planárias terrestres desconhecida nestas regiões(MARQUES, 2020).

Há registros de cinco espécies de planárias terrestres ocorrentes em cavernas do país, todas pertencentes à subfamília Geoplaninae. Destas, uma pertence ao gênero monotípico *Difroehlichia* Leal-Zanchet & Marques, 2018, uma ao gênero *Paraba* Carbayo *et al*., 2013 e as três restantes ao gênero *Pasipha* Ogren & Kawakatsu, 1990, sendo este último o gênero de Geoplaninae com o maior número de registros em cavernas no Brasil (AMARAL *et al*., 2019a, b; LEAL-ZANCHET; MARQUES, 2018a-b). Três espécies, *Difroehlichia elenae* Leal-Zanchet & Marques, 2018, *Pasipha ferrariaphilla* Leal-Zanchet & Marques, 2018 e *Pasipha tutameia* Amaral & Leal-Zanchet, 2019, foram registradas no Cerrado, as duas primeiras em cavernas ferruginosas em Conceição do Mato Dentro e a terceira em caverna carbonática em Cordisburgo, ambas em Minas Gerais (AMARAL *et al*., 2019b; LEAL-ZANCHET; MARQUES, 2018a-b). *Paraba pankaru* Amaral & Leal-Zanchet, 2019 (Figura 2A), ocorrente em caverna carbonática na Serra do Ramalho, Bahia, é a única espécie de planária terrestre registrada para o bioma Caatinga (AMARAL *et al*., 2019a), enquanto *Pasipha carajaensis* Amaral & Leal-Zanchet, 2019, ocorre em uma caverna ferruginosa do bioma Amazônia, na Província dos Carajás, Curionópolis, Pará (AMARAL *et al*., 2019b). Além destas, ainda há registros de outras duas morfoespécies, uma pertencente ao gênero *Choeradoplana* Graff, 1896 e outra não identificada (BICHUETTE *et al*., 2017; TRAJANO; GNASPINI-NETTO, 1990).

Apesar dos avanços recentes no estudo de planárias cavernícolas no Brasil, o conhecimento acerca do grupo ainda é incipiente e a diversidade de espécies de tricladidos registradas para ambientes hipógeos é baixa. Além das 13 espécies límnicas e cinco espécies terrestres conhecidas, há informações de levantamentos faunísticos indicando a ocorrência de 60 outras espécies de tricladidos, identificadas em nível de família ou subfamília, em cavernas no Brasil (AMARAL *et al*., 2018; LEAL-ZANCHET *et al*., 2018; MARQUES, 2017), a maioria com registros em cavernas ferruginosas do bioma Amazônia. O pequeno número de pesquisadores especialistas no grupo no país e o fato de que trabalhos taxonômicos são, em geral, demorados, têm feito com que um elevado número de espécies ainda esteja em análise para descrição.

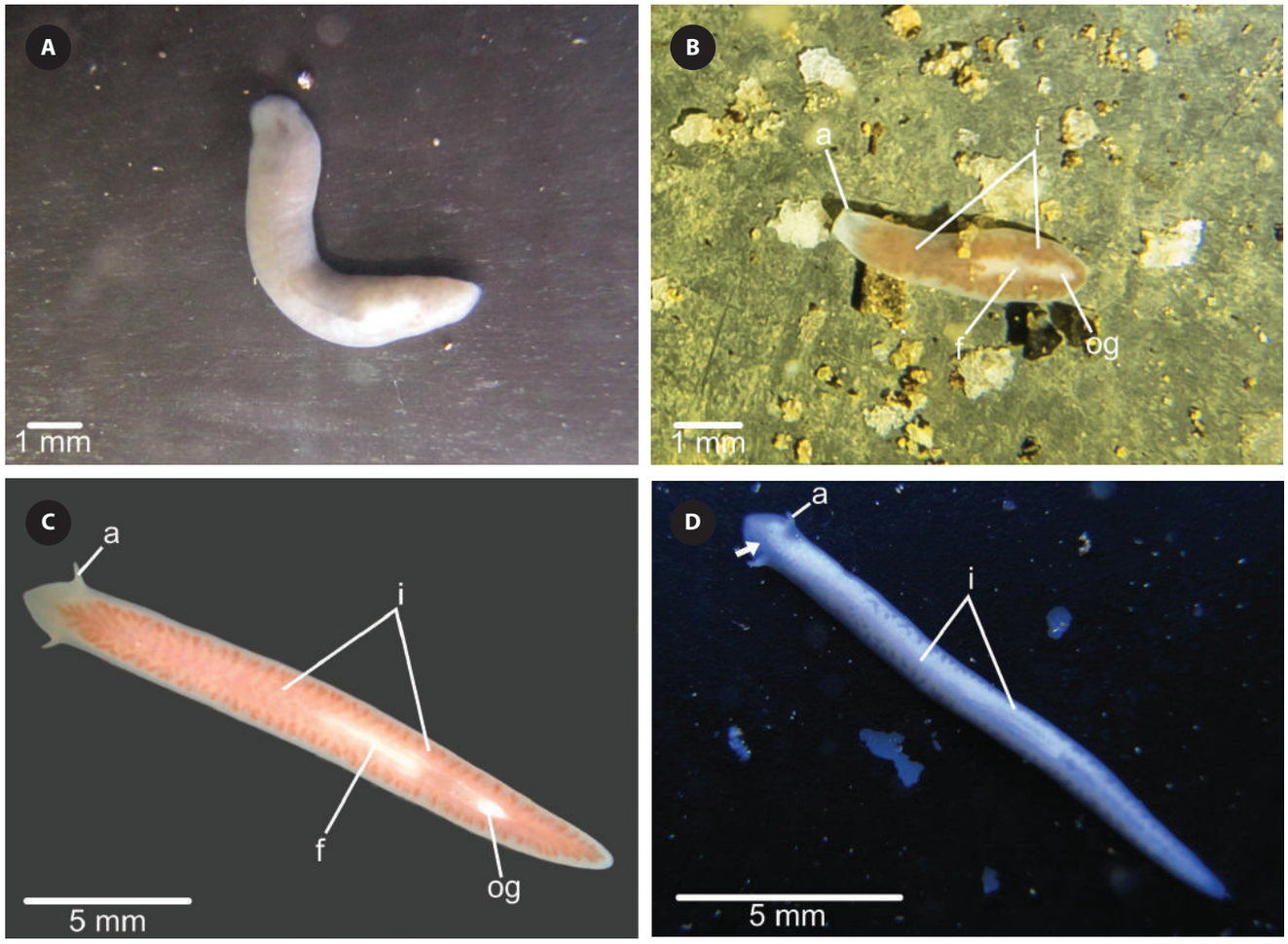


Figura 1. Vista dorsal de espécies troglóbias de tricladidos límnicos: **A)** *Hausera hauseri* (Cavernicola: Dimarcusidae); **B)** *Sluysia triapertura* (Maricola: Uteriporidae); **C)** *Girardia multidiverticulata* (Continenticola: Dugesiidae); **D)** *Girardia arenicola* (Continenticola: Dugesiidae). Extremidade anterior à esquerda. a: aurículas; f: faringe; i: intestino; og: órgãos genitais. Seta: ocelo. Fotos: A, D (Rodrigo L. Ferreira) modificadas de modificadas de Leal-Zanchet *et al.* (2014) e Hellmann *et al.* (2018), respectivamente; B (Diego de M. Bento); C (Lívia Medeiros Cordeiro) modificada de Souza *et al.* (2015).

Principais troglomorfismos

A maioria das espécies límnicas registradas em cavernas do país apresentam troglomorfismos (Figuras 1A–C), tais como ausência de olhos e de pigmentação corporal (Figura 1D) (HELLMANN *et al.*, 2018; HELLMANN *et al.*, 2020; LEAL-ZANCHET *et al.*, 2014; MORAIS e*t al.*, 2021; SOUZA *et al.*, 2015, 2016). Além disso, verifica-se redução de tamanho dos ocelos em algumas espécies (HELLMANN *et al.*, 2018). Há, também, em comparação com espécies epígeas, redução do tamanho corporal em quatro espécies hipógeas de Dugesiidae, embora não se verifique um padrão (HELLMANN *et al.*, 2018; HELLMANN *et al.*, 2020; MORAIS *et al.*, 2021). Já os representantes de Cavernicola e Maricola ocorrentes em cavernas são diminutos (Figuras 1A–B), mas possuem tamanho corporal semelhante aos de espécies epígeas destas subordens.

Nas planárias terrestres registradas em cavernas, a ocorrência de troglomorfismos é rara. Somente *Difroehlichia elenae* e *Paraba pankaru* (Figura 2A) apresentam características que podem ser consideradas troglomórficas, isto é, hipertrofia da margem sensorial e fossetas sensoriais mais longas, respectivamente (AMARAL *et al.*, 2019a; LEAL-ZANCHET; MARQUES, 2018a-b). Adicionalmente, a localidade-tipo de *P. pankaru* é uma região extremamente seca e o espécime foi coletado na zona afótica da

caverna, possivelmente indicando dependência do ambiente hipógeo. Apesar de não haver registros na literatura, sabe-se que podem ocorrer outros troglomorfismos em planárias terrestres, como a ausência de ocelos (MARQUES, 2017). Ainda assim, são necessárias amostragens continuadas de tricladidos terrestres em áreas cársticas para que se obtenha informações sobre a relação desses organismos com o ambiente hipógeo.

Diversidade de espécies troglóbias descritas para o Brasil

Considerando características ecológicas, morfológicas e de distribuição, as espécies das subordens Cavernicola (*Hausera hauseri)* e Maricola (*Sluysia triapertura)* com registros em ambientes hipógeos e sete espécies de Continenticola (*Girardia* spp.) são consideradas troglóbias. Assim, atualmente, há registros de nove espécies de planárias troglóbias para o país (Figura 4), correspondendo a cerca de 60% das espécies límnicas com registro em cavernas (HELLMANN *et al.*, 2018; HELLMANN *et al.*, 2020; LEAL-ZANCHET *et al.*, 2014; MORAIS *et al.*, 2021; SOUZA *et al.*, 2015, 2016, 2018).

Principais métodos de coleta e conservação

O método padrão para amostragem de planárias é a busca ativa, procurando-se em locais de possível ocorrência, no substrato de ambientes límnicos e terrestres, usualmente na serrapilheira ou sob troncos e pedras nestes últimos. As planárias límnicas podem ocorrer em ambientes lóticos ou lênticos (Figuras 3A–C), incluindo pequenas poças formadas pela água de percolação. No interior de cavernas, procuram-se planárias terrestres no solo e nas paredes. As planárias devem ser manipuladas cuidadosamente, pois possuem uma epiderme muito sensível e podem ser danificadas caso não sejam manuseadas corretamente. Para a coleta de planárias aquáticas, pode-se utilizar um pequeno pincel (Figuras 3B, D), mas para captura de espécimes límnicos diminutos é mais indicado uma pipeta de Pasteur. As planárias terrestres devem ser removidas do substrato cuidadosamente com um pincel de cerdas macias umedecido. Durante as amostragens, é importante que os espécimes sejam fotografados em vida, devido à presença de características relevantes da forma do corpo e do padrão de coloração para sua determinação em nível de espécie (Figuras 1–2).

Quando for necessária a fixação dos espécimes no local de coleta, as planárias podem ser fixadas preferencialmente em solução de formalina, para estudos anatômicos, ou em etanol absoluto, para estudos moleculares. Atualmente, procura-se realizar a determinação taxonômica com base em abordagem integrativa, combinando métodos morfológicos e moleculares. Caso não haja disponibilidade desses fixadores, as planárias podem ser preservadas diretamente em álcool etílico 70%.

Alternativamente, sempre que possível, para que não haja perda de dados importantes para a determinação taxonômica, é recomendável que os indivíduos sejam transportados vivos para a laboratório e fixados seguindo protocolo adequado. Para tal, as planárias límnicas devem ser acondicionadas em recipientes limpos com água do próprio local de coleta, podendo ser armazenadas num mesmo recipiente por ponto de coleta. Já as planárias terrestres devem ser armazenadas em recipiente contendo terra e matéria orgânica do local de coleta, a fim de preservar a umidade. É importante que cada indivíduo encontrado seja armazenado em recipiente individual, visto que algumas espécies de planárias terrestres predam outras. Podem ser usados recipientes plásticos ou de vidro, sem necessidade de aberturas para a entrada de ar, sendo inclusive importante fechá-los bem. Os recipientes contendo os indivíduos coletados devem ser armazenados em contêiner refrigerado, como uma caixa térmica, por exemplo.

No laboratório, são feitas fotos e medições dos organismos vivos. Para extração de DNA e análises moleculares, deve-se preservar alguns espécimes inteiros ou um fragmento do corpo em álcool etílico 100%. Espécimes inteiros usualmente são preservados dessa forma quando se trata de planárias límnicas, que usualmente são representadas por vários espécimes numa população. No caso das planárias terrestres, representadas muitas vezes por um único espécime de cada espécie, deve ser cortado, com auxílio de estilete, um pequeno fragmento da região posterior do indivíduo.

As planárias límnicas são usualmente anestesiadas sobre um cubo de gelo coberto com papel filtro umedecido, sobre o qual deve se dispor um espécime e gotejar a solução fixadora sobre o corpo do organismo. As planárias terrestres devem ser dispostas sobre uma placa de Petri, levemente umedecida com água, para evitar desidratação e estresse do animal. Deve-se dispor cada espécime, individualmente, na placa, deixando que se locomova por alguns segundos. Uma vez que o animal esteja em uma posição bem estendida, despeja-se água fervente sobre ele. Com isso, a morte ocorre de maneira instantânea, evitando sofrimento e contração do organismo. Preferencialmente, a fixação deve ocorrer em solução de formalina 10% ou outro fixador histológico, por cerca de 24 a 48 horas, dependendo do tamanho corporal do indivíduo. Após este período, deve-

Figura 2. Vista dorsal de espécies de tricladidos terrestres com registros em ambientes hipógeos: **A)** *Paraba pankaru* (Continenticola: Geoplaninae); **B)** *Notogynaphallia* sp. (Continenticola: Geoplaninae). Fotos: Rodrigo L. Ferreira (A), modificada de Amaral *et al.* (2019a); Giuly Gouvêa Iturralde (B). Extremidade anterior à esquerda.

se retirar os indivíduos da formalina e transferi-los para um recipiente com álcool etílico 70%, para serem preservados até a sua análise (WINSOR; SLUYS, 2018).

ASPECTOS ECOLÓGICOS E DISTRIBUIÇÃO

As espécies *Hausera hauseri* e *Sluysia triapertura* foram coletadas na formação Jandaíra, bacia Potiguar. A caverna Três Lagos, localidade-tipo de *H. hauseri*, é uma cavidade de dimensões pequenas (cerca de 60m de projeção horizontal), em grande parte inundada por um lago principal. Nas primeiras amostragens no local, centenas de espécimes foram observados associados ao substrato, sob fragmentos de rochas ou guano submerso (Figura 3D). Em períodos prolongados de seca, o lago principal foi encontrado completamente vazio e um número reduzido de espécimes de *H. hauseri* estava restrito ao lago mais profundo da caverna (LEAL-ZANCHET *et al.*, 2014). A caverna Crotes, localidade-tipo de *S. triapertura,* pertence a um complexo de 70 cavernas denominado Lagedo do Rosário. A galeria principal da caverna Crotes possui projeção linear de 237m, apresentando principalmente substrato seco, com um córrego perene (10–15 cm de profundidade) que drena água do sistema epicárstico (Figura 3A–B) (SOUZA *et al.*, 2018). Há também registros de três outras espécies troglóbias de *Hausera*, ainda não formalmente descritas, para outras cavernas da Formação Jandaíra, onde situam-se Crotes e Três Lagos, indicando que essa região pode ser considerada um *hotspot* de diversidade de tricladidos límnicos (BENÍTEZ-ÁLVAREZ *et al.*, 2020; LEAL-ZANCHET *et al.*, 2018).

Dentre os Continenticola, a espécie de Dugesiidae *Girardia multidiverticulata* foi coletada em um lago (10m^2) no fundo da caverna Buraco do Bicho, na Serra da Bodoquena, a 25m de profundidade em relação à entrada da caverna. Durante as atividades de coleta, verificou-se que a espécie apresentou densidade de aproximadamente 5 a 10 espécimes por m^2 (SOUZA *et al.,* 2015). Espécimes de *G. multidiverticulata* foram mantidos em laboratório por vários anos e reproduziram-se sexuadamente (Lívia Medeiros Cordeiro, com. pessoal).

Girardia desiderensis foi coletada em pequenas poças (0,2 m de profundidade), com leve fluxo d'água, a cerca de 200m da entrada da caverna Baixa Fria, na área cárstica de São Desidério (SOUZA *et al.,* 2016).

Girardia arenicola e *G. paucipunctata* foram coletadas em um conjunto de pequenos lagos formados por água de percolação do epicarste, a cerca de 600m da entrada da caverna Areias de Cima, no sistema Areias. Inicialmente, por serem sintópicas e de aspecto externo semelhante, essas planárias foram consideradas como pertencentes a mesma espécie. Em laboratório, as análises anatômicas indicaram tratar-se de duas espécies distintas (HELLMANN *et al.*, 2018).

Em relação a *Girardia spelaea*, com localidade-tipo no sistema Águas Claras, o maior número de espécimes foi encontrado em um pequeno córrego da caverna Lapa dos Peixes II, situado a 100 metros da entrada principal da caverna. Alguns espécimes, em menor número, foram também observados em lagos do conduto principal da caverna Lapa dos Peixes I (HELLMANN *et al.*, 2020).

A localidade-tipo de *Girardia corumbataiensis*, a caverna Gruta da Toca, possui projeção horizontal de cerca de 370m. As planárias apresentaram densidade alta em zonas intermédia e afótica da

Figura 3. Amostragens e alguns ambientes hipógeos com registros de tricladidos límnicos: **A-B)** caverna Crotes, Felipe Guerra, RN; **C)** caverna Areia de Cima, Iporanga, SP; **D)** caverna Três Lagos, Felipe Guerra, RN. Fotos: A, C (Rodrigo L. Ferreira); B, D (Diego de M. Bento).

caverna, onde um córrego subterrâneo possui correnteza baixa. Já a localidade-tipo de *G. nobresis* é uma caverna pequena, a Gruta Olho D'Água, com um lago com cerca de 5m de profundidade máxima. As planárias eram abundantes na zona afótica da caverna, na superfície desse lago, sob calcita precipitada, assim como no fundo do lago sob guano submerso (MORAIS *et al.*, 2021).

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS

Similarmente a outros Cavernicola troglóbios, *Hausera hauseri* caracteriza-se pela ausência de pigmentação corporal e de ocelos, o mesmo ocorrendo com a Maricola *Sluysia triapertura*. Ambas possuem a extremidade anterior do corpo truncada, diferenciando-se pela ausência de expansões laterais em *H. hauseri* e ocorrência de protuberância mediana e duas aurículas arredondadas em *S. triapertura*. A extremidade posterior se diferencia por ser pontiaguda em *H. hauseri* e arredondada em *S. triapertura* (Figura 1A–B). Os representantes de *H. hauseri* medem até 7,5mm de comprimento, enquanto *S. triapertura* é representada por organismos de tamanho corporal muito pequeno, atingindo 4mm de comprimento (LEAL-ZANCHET *et al.*, 2014; SOUZA *et al.*, 2018).

Dentre os Continenticola troglóbios, observam-se variações em relação à ocorrência de pigmentação corporal e de ocelos e ao comprimento do corpo em comparação com espécies epígeas. Quatro espécies (*Girardia arenicola, G. multidiverticulata, G. nobresis* e *G. spelaea*) não possuem pigmentação corporal, enquanto outras três (*G. corumbataiensis, G. desiderensis e G. paucipunctata*) apresentam pigmentação esparsa (HELLMANN *et al.*, 2018; HELLMANN *et al.*, 2020; MORAIS *et al.*, 2021; SOUZA *et al.*,

Figura 4. Mapa com a localidade-tipo das espécies de platelmintos troglóbios descritos para o Brasil.

2015, 2016). Já ocelos estão ausentes em *G. desiderensis, G. multidiverticulata* (Figura 1C)*, G. nobresis* e *G. spelaea* e são diminutos em *G. arenicola* e *G. paucipunctata*. Em contraste, *G. corumbataiensis* apresenta ocelos de tamanho usual (HELLMANN *et al.*, 2018; HELLMANN *et al.*, 2020; MORAIS *et al.*, 2021; SOUZA *et al.*, 2015, 2016). Quanto ao comprimento corporal, *G. arenicola*, *G. multidiverticulata* e *G. nobresis*, com 11mm a 20mm, apresentam comprimento similar ao de espécies epígeas de *Girardia* (SOUZA *et al.,* 2015, 2016). Já *G. arenicola*, *G. corumbataiensis*, *G. paucipunctata* e *G. spelaea*, com 5 a 8mm, apresentam comprimento corporal reduzido em relação a espécies epígeas do gênero (SOUZA *et al*., 2015, 2016; HELLMANN *et al.*, 2018; HELLMANN *et al.*, 2020; MORAIS *et al.*, 2021).

Chave de identificação

A identificação de tricladidos em nível de gênero e espécie é realizada com base em aspectos externos e características anatômicas e histológicas da epiderme, musculatura corporal e dos sistemas digestório e reprodutor. Para ser mais acessível, a presente chave foi elaborada com base apenas em caracteres externos. Assim, tem aplicabilidade restrita, porque para determinação taxonômica de tricladidos, principalmente em nível de gênero e espécie, são utilizadas características anatômicas e histológicas dos sistemas reprodutor, digestório e tegumentar, além dos caracteres da morfologia externa.

1. Ocorrente em ambiente aquático. **2**
1′. Ocorrente em ambiente terrestre. **9**
2. Cabeça com formato triangular **3**
2′. Cabeça truncada, olhos ausentes. **13**
3. Olhos presentes. **4**
3′. Olhos ausentes. **14**
4. Pigmentação corporal presente **5**
4′. Pigmentação corporal ausente..... ***Girardia arenicola*** Hellmann & Leal-Zanchet, 2018*
5. Pigmentação corporal esparsa **6**
5′. Pigmentação corporal abundante..... **17**
6. Olhos de tamanho usual **7**
6′. Olhos de tamanho reduzido ..... ***Girardia paucipunctata*** Hellmann & Leal-Zanchet, 2018*
7. Comprimento do corpo menor do que 8 mm em espécimes maduros. **8**
7′. Comprimento do corpo maior que 8 mm em espécimes maduros .... ***Girardia asymmetrica*** Hellmann & Leal-Zanchet, 2020
8. Comprimento do corpo maior do que 5 mm em animais maduros .....
..... ***Girardia corumbataiensis*** Morais & Leal-Zanchet, 2021*
8′. Comprimento do corpo menor do que 5 mm em animais maduros..... ***Girardia ibitipoca*** Hellmann & Leal-Zanchet, 2020
9. Padrão de coloração dorsal homogêneo ou quase homogêneo..... **10**
9′. Padrão de coloração dorsal apresentando listras..... **11**
10. Corpo achatado..... ***Pasipha ferrariaphilla*** Leal-Zanchet & Marques, 2018
10′. Corpo subcilíndrico em seção transversal..... ***Difroehlichia elenae*** Leal-Zanchet & Marques, 2018
11. Dorso com listra longitudinal..... **12**
11′. Dorso com listra transversal..... ***Paraba pankaru*** Amaral & Leal-Zanchet, 2019
12. Dorso cinza claro com listra mediana amarelada..... ***Pasipha carajaensis*** Amaral & Leal-Zanchet, 2019
12′. Dorso marrom com manchas escuras e listra mediana marrom claro..... ***Pasipha tutameia*** Amaral & Leal-Zanchet, 2019
13. Aurículas presentes ..... ***Sluysia triapertura*** Leal-Zanchet & Souza, 2018*

13'. Aurículas ausentes..... ***Hausera hauseri*** Leal-Zanchet & Souza, 2014*
14. Comprimento do corpo menor do que 12 mm em animais maduros.....**16**
14'. Comprimento do corpo maior que 12 mm em animais maduros..... ***Girardia multidiverticulata*** Souza *et al.*, 2015*
15. Aurículas de tamanho médio e extremidade posterior arredondada.....**17**
15'. Aurículas longas e pontiagudas e extremidade posterior pontuda..... ***Girardia spelaea*** Hellmann & Leal-Zanchet, 2020*
16. Dorso esbranquiçado; sem pigmentação..... ***Girardia nobresis*** Morais & Leal-Zanchet, 2021*
16'. Dorso amarelado; com esparsa pigmentação fina..... ***Girardia desiderensis*** Souza & Leal-Zanchet, 2016*
17. Dorso marrom escuro uniforme, com margens e região faríngea mais claras..... ***Girardia paramensis*** (Fuhrmann, 1914)
17'. Dorso marrom claro, coberto por diversas manchas escuras, homogeneamente distribuídas. ..... ***Girardia pierremartini*** Souza & Leal-Zanchet, 2016

Principais coleções do Brasil

As principais coleções onde está depositado o material-tipo de tricladidos são a Coleção de Zoologia da Universidade do Vale do Rio dos Sinos - MZU, em São Leopoldo, no Rio Grande do Sul, e o Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP. Além de espécimes preservados em álcool etílico, o material-tipo desses organismos inclui preparações histológicas, necessárias para a identificação em nível de gênero e espécie.

Agradecimentos

Os autores agradecem a colaboração dos pesquisadores e outros profissionais que têm coletado planárias em suas atividades de campo e, assim, auxiliado à ampliação do conhecimento sobre a distribuição e diversidade de tricladidos em ambientes cársticos do país. Ana Maria Leal-Zanchet agradece à bolsa de produtividade em pesquisa do CNPq (313691/2018-5) que tem possibilitado o desenvolvimento de atividades de campo e laboratoriais. Alessandro D. Marques agradece a bolsa de Mestrado da CAPES.

Referências

ÁLVAREZ-PRESAS, M.; AMARAL, S. V.; CARBAYO, F.; LEAL-ZANCHET, A; RIUTORT, M. Focus on the details: morphological evidence supports new cryptic land flatworm (Platyhelminthes) species revealed with molecules. **Organisms Diversity & Evolution**, [*s.l.*], v. 15, n. 2, p. 379-403, 2015.

ÁLVAREZ-PRESAS, M.; SÁNCHEZ-GRACIA, A.; CARBAYO, F.; ROZAS, J.; RIUTORT, M. Insights into the origin and distribution of biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest hot spot: a statistical phylogeographic study using a low-dispersal organism. **Heredity**, [*s.l.*], v. 112, n. 6, p. 656-665, 2014.

ÁLVAREZ-PRESAS, M.; CARBAYO, F.; ROZAS, J.; RIUTORT, M. Land planarians (Platyhelminthes) as a model organism for fine-scale phylogeographic studies: understanding patterns of biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. **Journal of Evolutionary Biology**, [*s.l.*], v. 24, n. 4, p. 887-896, 2011.

AMARAL, S. V.; FERREIRA, R. L.; LEAL-ZANCHET; A. M. New species of land planarians from limestone and ferruginous caves in the Neotropical region. *In*: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON FLATWORM BIOLOGY, 14, 2018, Alghero. **Anais** […]. Alghero: UNISS, 2018. p. 79.

AMARAL, S. V.; LEAL-ZANCHET, A. M.; FERREIRA, R. L. A new species of land planarian (Platyhelminthes: Continenticola) from a limestone cave in a Neotropical semi-arid environment. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, [*s.l.*], v. 54, n. 2, p. 87-96, 2019a.

AMARAL, S. V.; LEAL-ZANCHET, A. M.; FERREIRA, R. L. Two new species of Neotropical land flatworms (Platyhelminthes: Continenticola) occurring in ferruginous and limestone caves. **Zoologischer Anzeiger**, [*s.l.*], v. 283, p. 231-241, 2019b.

ANTUNES, M.; LEAL-ZANCHET, A. M.; FONSECA, C. R. Habitat structure, soil properties, and food availability do not predict terrestrial flatworms occurrence in *Araucaria* Forest sites. **Pedobiologia**, [*s.l.*], v. 55, n. 1, p. 25-31, 2012.

BENÍTEZ-ÁLVAREZ, L.; LEAL-ZANCHET, A. M.; OCEGUERA-FIGUEROA, A.; FERREIRA, R. L.; BENTO, D. M.; BRACCINI, J.; SLUYS, R.; RIUTORT, M. Phylogeny and biogeography of the

Cavernicola (Platyhelminthes: Tricladida): Relicts of an epigean group sheltering in caves?. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 145, p. 106709, 2020.

BICHUETTE, M. E.; NASCIMENTO, A. R.; VON SCHIMONSKY, D. M.; GALLÃO, J. E.; RESENDE, L. P. A.; ZEPON, T. Terrestrial fauna of the largest granitic cave from Southern Hemisphere, southeastern Brazil: A neglected habitat. **Neotropical Biology and Conservation**, [*s.l.*], v. 12, n. 2, p. 75-90, 2017.

BOLL, P. K.; ROSSI, I.; AMARAL, S. V.; LEAL-ZANCHET, A. A taste for exotic food: Neotropical land planarians feeding on an invasive flatworm. **PeerJ**, [*s.l.*], v. 3, p. e1307, 2015.

BOLL, P. K.; LEAL-ZANCHET, A. M. Lazy to prey and eager to run: behaviour of a Neotropical land planarian (Platyhelminthes: Geoplanidae) in the presence of its prey and predators. **Biological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 125, n. 2, p. 392-400, 2018.

BOLL, P. K.; LEAL-ZANCHET, A. M. Preference for different prey allows the coexistence of several land planarians in areas of the Atlantic Forest. **Zoology**, [*s.l.*], v. 119, n. 3, p. 162-168, 2016.

BRUSA, F; LEAL-ZANCHET, A. M; NOREÑA, C.; DAMBORENEA, C. Platyhelminthes. *In*: THORP, J. H. **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates**. 4. ed. Londres: Elsevier, p. 101-120, 2020. v. 5.

CARBAYO, F.; ÁLVAREZ-PRESAS, M.; OLIVARES, C. T.; MARQUES, F. P. L.; FROEHLICH, E. M.; RIUTORT, M. Molecular phylogeny of Geoplaninae (Platyhelminthes) challenges current classification: proposal of taxonomic actions. **Zoologica Scripta**, [*s.l.*], v. 42, n. 5, p. 508-528, 2013.

CARBAYO, F.; FROEHLICH, E. M. Estado do conhecimento dos macroturbelários (Platyhelminthes) do Brasil. **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 8, n. 4, p. 177-197, 2008.

CSEH, A.; CARBAYO, F.; FROEHLICH, E. M. Observations on food preference of Neotropical land planarians (Platyhelminthes), with emphasis on *Obama anthropophila*, and their phylogenetic diversification. **Zoologia**, Curitiba, v. 34, p. 1-8, 2017.

CUEVAS-CABALLÉ, C.; RIUTORT, M.; ÁLVAREZ-PRESAS, M. Diet assessment of two land planarian species using high-throughput sequencing data. **Scientific Reports**, [*s.l.*], v. 9, p. 1-14, 2019.

DUNN, C. W.; HEJNOL, A.; MATUS, Q. D.; PANG, K.; BROWNE, W. E.; SMITH, S. A.; SEAVER, E.; ROUSE, G. W.; OBST, M.; EDGECOMBE, G. D.; SØRENSEN, M. V.; HADDOCK, S., H. D.; SCHIMIDT-RHAESA, A.; OKUSU, A.; KRISTENSEN, R. M.; WHEELER, W. C.; MARTINDALE, M. Q.; GIRIBET, G. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. **Nature**, [*s.l.*], v. 452, n. 7188, p. 745-749, 2008.

FICK, I. A.; LEAL-ZANCHET, A. M.; VIEIRA, E. M. Community structure of land flatworms (Platyhelminthes, Terricola): comparisons between *Araucaria* and Atlantic Forest in Southern Brazil. **Invertebrate Biology**, [*s.l.*], v. 125, n. 4, p. 306-313, 2006.

FROEHLICH, C. G. On the biology of land planarians. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo**, Zoologia**, [*s.l.*], v. 20, p. 263-272, 1955.

FROEHLICH, E. M.; FROEHLICH, C. G. Land planarians from the Amazonian region. **Papéis avulsos do Departamento de Zoologia**, [*s.l.*], v. 26, n. 2, p. 29-45, 1972.

GEE, H.; YOUNG, J. O. The food niches of the invasive *Dugesia tigrina* (Girard) and indigenous *Polycelis tennis* Ijima and *P. nigra* (Müller) (Turbellaria; Tricladida) in a Welsh lake. **Hydrobiologia**, [*s.l.*], v. 254, n. 2, p. 99-106, 1993.

HELLMANN, L.; FERREIRA, R. L.; RABELO, L.; LEAL-ZANCHET, A. M. Enhancing the still scattered knowledge on the taxonomic diversity of freshwater triclads (Platyhelminthes: Dugesiidae) in caves from two Brazilian Biomes. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, [*s.l.*], 2020.

HELLMANN, L.; LEAL-ZANCHET, A. M.; FERREIRA, R. L. Two New Sympatric Troglobitic freshwater flatworms (Platyhelminthes: Dugesiidae) from a hotspot of subterranean biodiversity in the Neotropics. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4438, p. 561-574, 2018.

KAWAGUTI, S. On the physiology of land planarians**. Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture, Taihoku Imperial University**, v. 7, p. 15-55, 1932.

KAWAKATSU, M.; FROELICH, E. M. Freshwater planarians from four caves of Brazil: *Dugesia paramensis* (Fuhrmann, 19140), and *Dugesia* sp. (Turbellaria: Tricladida: Paludicola). **Journal of the Speleological Society of Japan**, [*s.l.*], v. 17, p. 1-19, 1992.

LEAL-ZANCHET, A. M., HELLMANN, L., FERREIRA, RIUTORT, M. A hotspot of freshwater triclad subterranean diversity in a Neotropical semiarid environment. *In*: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON FLATWORM BIOLOGY, 14, 2018, Alghero. **Anais** […]. Alghero: UNISS, 2018. p. 21.

LEAL-ZANCHET, A M.; AMATO, S. B. Platyhelminthes e Acoelomorpha. *In*: FRANSOZO, A.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. (org.). **Zoologia dos Invertebrados**, Rio de Janeiro: Roca, 2016. p. 156-194.

LEAL-ZANCHET, A. M.; BAPTISTA, V. A. Planárias terrestres (Platyhelminthes: Tricladida) em áreas de floresta com araucária no Rio Grande do Sul. *In*: FONSECA, C. A.; SOUZA, A. F.; LEAL-ZANCHET, A. M.; DUTRA, T.; BACKES, A.; GANADO, G. (ed.). **Floresta com Araucária: ecologia, conservação e**

desenvolvimento sustentável, Ribeirão Preto: Holos, 2009. p. 199-207.

LEAL-ZANCHET, A. M.; MARQUES, A. D. Coming out in a harsh environment: a new genus and species for a land flatworm (Platyhelminthes: Tricladida) occurring in a ferruginous cave from the Brazilian savanna. **PeerJ**, [*s.l.*], v. 6, p. e6007, 2018a.

LEAL-ZANCHET, A. M.; SOUZA, S. T.; FERREIRA, R. L. A new genus and species for the first recorded cave-dwelling Cavernicola (Platyhelminthes) from South America. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 442, p. 1-15, 2014.

LEAL-ZANCHET, A.; MARQUES, A. Searching for shelter in a ferruginous cave? A new species of *Pasipha* from a plateau in the Brazilian savanna (Platyhelminthes, Tricladida). **ZooKeys**, [*s.l.*], n. 776, p. 13-25, 2018b.

MARQUES, A. D. **Diversidade taxonômica de planárias terrestres (Platyhelminthes: Tricladida) em ambientes espeleológicos da região Neotropical**. 2017. 52 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas) - Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, 2017.

MARQUES, A. D. **Planárias terrestres (Platyhelminthes: Tricladida) na Serra da Bodoquena, Brasil: inventário e taxonomia**. 2020. 79 f. Dissertação (Mestrado em Biologia: Diversidade e Manejo da Vida Silvestre) - Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, 2020.

MARTÍN-DURÁN, J. M.; EGGER, B. Developmental diversity in free-living flatworms. **EvoDevo**, [*s.l.*], v. 3, n. 1, p. 1-23, 2012.

MITSI, K.; ARROYO, A. S.; RUIZ-TRILLO, I. A global metabarcoding analysis expands molecular diversity of Platyhelminthes and reveals novel early-branching clades. **Biology letters**, [*s.l.*], v. 15, n. 9, p. 20190182, 2019.

MORAIS, A. L.; BICHUETTE, M. E.; CHAGAS-JÚNIOR, A.; LEAL-ZANCHET, A. Under threat: Two new troglobitic species of *Girardia* (Platyhelminthes: Tricladida) from sandstone and limestone caves in Brazil, **Zoologischer Anzeiger**, [*s.l.*], v. 293, p. 292-302, 2021.

NEGRETE, L.; AMARAL, S. V.; RIBEIRO, G. G.; GONÇALVES, J. W.; VALIATI, V. H.; DAMBORENEA, C.; BRUSA, F.; LEAL-ZANCHET, A. M. Far away, so close! Integrative taxonomy reveals a new genus and species of land flatworm (Platyhelminthes: Geoplanidae) from southern South America. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 189, n. 3, p. 722-744, 2019.

NOREÑA, C.; PORFIRIEV, A.; TIMOSHKIN, O. Phylum Platyhelminthes. *In*: THORP, J. H.; ROGERS, D. C. (ed.). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates**. London: Elsevier, 2015. p. 113-144.

OGREN, R. E.; KAWAKATSU, M. Index to the species of the family Geoplanidae (Turbellaria, Tricladida, Terricola): part I: Geoplaninae. **Bull. Fuji Women College**, [*s.l.*], v. 2, n. 28, p. 79-166, 1990.

OLIVEIRA, K. G.; BOLONHEZI, L. B.; ALMEIDA, A. L.; LAGO-BARCIA, D.; CARBAYO, F. Three new Neotropical species and a new genus of land flatworms (Platyhelminthes, Geoplaninae). **European Journal of Taxonomy**, [*s.l.*], n. 705, p. 1-21, 2020.

PRASNISKI, M. E. T.; LEAL-ZANCHET, A. M. Predatory behavior of the land flatworm *Notogynaphallia abundans* (Platyhelminthes: Tricladida). **Zoologia**, Curitiba, v. 26, n. 4, p. 606-612, 2009.

RIUTORT, M.; ÁLVAREZ-PRESAS, M.; LÁZARO, E.; SOLÀ, E.; PAPS, J. Evolutionary history of the Tricladida and the Platyhelminthes: an up-to-date phylogenetic and systematic account. **International Journal of Developmental Biology**, [*s.l.*], v. 56, p. 5-17, 2012.

ROSSI, I.; PERES, J. C.; NEGRETE, L.; LEAL-ZANCHET, A. Increasing the species diversity of the genus *Paraba* (Platyhelminthes) with the description of two new species from the southern Atlantic Forest. **Zoologischer Anzeiger**, [*s.l.*], v. 288, p. 11-23, 2020.

ROSSI, I.; AMARAL, S. V.; RIBEIRO, G. G.; MÜLLER, M. J.; VALIATI, V. H.; LEAL-ZANCHET, A. M. Phylogenetic relationships within the flatworm genus *Matuxia* (Platyhelminthes, Tricladida, Continenticola) inferred from molecular data with the description of a southern lineage of the genus. **Organisms Diversity & Evolution**, [*s.l.*], v. 19, n. 3, p. 377-390, 2019.

SEITENFUS, A. L. R.; LEAL-ZANCHET, A. M. Uma introdução à morfologia e taxonomia de planárias terrestres (Platyhelminthes, Tricladida, Terricola). **Acta Biologica Leopoldensia**, [*s.l.*], v. 26, n. 2, p. 187-202, 2004.

SILVA, M. S.; CARBAYO, F. X-ray microcomputed tomography applied to the taxonomic study of rare material: redescriptions of seven of Schirch's Brazilian species of land planarians (Geoplanidae, Platyhelminthes). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 910, p. 1-42, 2020.

SLUYS, R. Reconsiderations of the species status of some South American planarians (Platyhelminthes: Tricladida: Paludicola). **Proceedings of Biological Society of Washington**, [*s.l.*], v. 109, p. 229-235, 1996.

SLUYS, R. **A monograph of the marine triclads (Platyhelminthes, Seriata, Tricladida)**. Rotterdam: A. A. Balkema, 1989. 463 p.

SLUYS, R. The evolutionary terrestrialization of planarian flatworms (Platyhelminthes, Tricladida, Geoplanidae): a review and research programme. **Zoosystematics and Evolution**, [*s.l.*], v. 95, n. 2, p. 543-556, 2019.

SLUYS, R., HAUSER, J.; WIRTH, Q. J. Deviation from the Groundplan:

a unique new species of freshwater planarian from South Brazil (Platyhelminthes, Tricladida, Paludicola). **Journal of Zoology**, London, v. 241, p. 593-601, 1997.

SLUYS, R.; KAWAKATSU, M.; RIUTORT, M.; BAGUÑÀ, J. A new higher classification of planarian flatworms (Platyhelminthes, Tricladida). **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 43, n. 29-30, p. 1763-1777, 2009.

SLUYS, R. A monograph of the Dimarcusidae (Platyhelminthes, Seriata, Tricladida). **Zoologica Scripta**, [*s.l.*], v. 19, n. 1, p. 13-29, 1990.

SLUYS, R.; LAUMER, C. A new genus and species of a terrestrial cavernicolan planarian from Barro Colorado Island, Panama (Platyhelminthes, Tricladida, Cavernicola). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4586, n. 1, p. 197-193, 2019.

SLUYS, R.; RIUTORT, M. Planarian diversity and phylogeny. *In*: RINK, J. C. (ed.). **Planarian Regeneration.** Nova Iorque: Humana Press, 2018. p. 1-56.

SOUZA, S. T.; RIUTORT, M.; FERREIRA, R. L.; LEAL-ZANCHET, A. M. An integrative taxonomic approach reveals the first marine triclad (Platyhelminthes) trapped in a cave from a semiarid Neotropical environment. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 32, n. 3, p. 627-638, 2018.

SOUZA, S. T.; MORAIS, A. L.; BICHUETTE, M. E.; LEAL-ZANCHET, A. M. Two new species of freshwater flatworms (Platyhelminthes: Tricladida: Continenticola) from South American caves. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4092, n. 1, p. 107-121, 2016.

SOUZA, S.; MORAIS, A. L. N.; CORDEIRO, L. M.; LEAL-ZANCHET, A. M. The first troglobitic species of freshwater flatworms of the suborder Continenticola (Platyhelminthes) from South America. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 470, p. 1-16, 2015.

TRAJANO, E.; GNASPINI-NETTO, P. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 7, n. 3, p. 383-407, 1990.

WINSOR, L.; JOHNS, P. M.; YEATES, G. W. Introduction, and ecological and systematic background, to the Terricola (Tricladida). **Pedobiologia**, [*s.l.*], v. 42, p. 389-404, 1998.

WINSOR, L.; SLUYS, R. Basic histological techniques for planarians. *In*: RINK, J. C. (ed.) **Planarian Regeneration**, Nova Iorque: Humana Press, 2018. p. 285-351.

ZHANG, Zhi Qiang. Animal biodiversity: an introduction to higher-level classification and taxonomic richness. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3148, n. 1, p. 7-12, 2011.

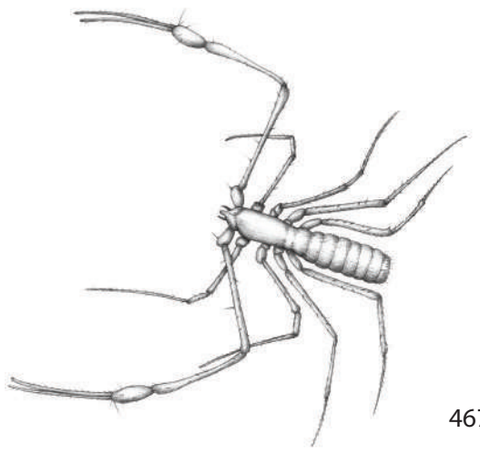
Fotos: Robson de Almeida Zampaulo

Spelaeobochica iuiu
Lucas Mendes Rabelo

23

Pseudoscorpiones

DIEGO MONTEIRO VON SCHIMONSKY
Laboratório de Estudos Subterrâneos - LES, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva,
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos – UFSCar
Laboratório de Acarologia, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas – IBILCE
Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", São José do Rio Preto – UNESP



Introdução geral

Os pseudoescorpiões são um grupo de pequenos aracnídeos com tamanhos que variam de 0,5mm a 1cm de comprimento. Estes assemelham-se, superficialmente, aos escorpiões com pedipalpos quelados, porém não possuem uma cauda terminada em agulhão (HARMS; DUNLOP, 2017). São organismos criptobióticos (hábito de viver escondido ou entocado) e vivem geralmente em micro espaços, mas também podem ser encontrados entre folhiços, detritos vegetais, sob troncos caídos ou cascas de árvores, em reentrâncias de rochas, ninhos de insetos e de vertebrados e em cavernas (HOFF, 1959; MORIKAWA, 1962; MUCHMORE, 1990; REDDELL, 2012; WEYGOLDT, 1969). Assim, a maioria das espécies passa a maior parte de suas vidas no interior de fendas e, raramente, aparecem em solo exposto (WEYGOLDT, 1969).

Estes animais são relativamente comuns, contudo seus representantes são pouco conhecidos. Isto é devido ao seu tamanho reduzido e ao hábito criptobiótico, aliado à existência de poucos especialistas do grupo no mundo e ao material contido em amostras que, muitas vezes, são negligenciadas (HARVEY, 2002; RODRIGUES; PEDROSO, 2018; WEYGOLDT, 1969).

Alguns fatores ambientais são importantes para a sobrevivência desses animais, como umidade elevada e temperaturas que pouco variam. Entretanto, há representantes de pseudoescorpiões em condições áridas e até em desertos, como algumas espécies de Olpiidae e Cheliferidae que vivem sob temperaturas elevadas, essencial para completarem seu ciclo de vida. Contudo, não é conhecida a relevância de condições como a acidez do solo ou a salinidade do ambiente na distribuição dos representantes deste grupo (WEYGOLDT,1969).

Este táxon apresenta, para algumas espécies, um comportamento denominado foresia, que possibilita sua dispersão. Neste, o pseudoescorpião prende-se a animais maiores, invertebrados ou vertebrados (WEYGOLDT, 1969), e deslocam-se com eles. Aguiar e Bührnheim (1998) observaram para a região amazônica que, das 64 espécies descritas para aquela região, 19 delas estavam associados a insetos voadores. Em geral, os pseudoescorpiões possuem uma baixa capacidade de dispersão intrínseca (andando) e geralmente as espécies não foréticas tendem a ter distribuições limitadas, como algumas espécies encontradas apenas em ambientes subterrâneos (*e.g. Pseudochthonius biseriatus* Mahnert, 2001; *Spelaeobochica muchmorei* Andrade & Mahnert, 2003, restritos a um único sistema subterrâneo: Gruta Olhos d'água, em Minas Gerais, e Sistema Areias, em São Paulo, respectivamente) (COSGROVE *et al.*, 2016; GARDINI, 2013, 2014; HARRISON *et al.*, 2014; HARVEY *et al*., 2016).

Até o momento, não foram encontrados pseudoescorpiões foréticos em cavernas brasileiras. Contudo há registros de foresia em pelo menos 10 famílias de pseudoescorpiões (POINAR *et al.*, 1998), inclusive com dispersão por vertebrados como aves (HARVEY *et al.*, 2015) e morcegos (FINLAYSON *et al.*, 2015) o que, segundo alguns autores (MOULDS *et al.*, 2007), pode ser um importante meio para a colonização de alguns ambientes subterrâneos.

Uma análise filogeográfica de uma espécie amplamente distribuída na Europa, *Chernes hahnii* (Koch, 1839), sugere que a foresia em pseudoescorpiões pode ser a maneira mais eficiente de dispersão em larga escala geográfica (OPATOVA; ŠT'ÁHLAVSKÝ, 2018). Alguns autores (POINAR *et al.*, 1998) discutem o comportamento de foresia neste táxon e indicam os dípteros, lepidópteros e coleópteros como principais vetores destes organismos. Contudo, as informações são escassas quanto à especificidade nesta relação do animal forético com o seu vetor (ZEH; ZEH, 1997).

Com relação à biologia geral de Pseudoscorpiones no Brasil, alguns trabalhos foram realizados. Há estudos de história natural (ANDRADE, 1999; LIRA *et al.*, 2020a; MOURA *et al.*, 2018; RIBEIRO *et al.*, 2018), populacional (ANDRADE, 2004) e de comportamento alimentar e social (DEL-CLARO; TIZO-PEDROSO, 2009; TIZO-PEDROSO; DEL-CLARO, 2005, 2011, 2014, 2018), bem como estudos mais focados na distribuição (AGUIAR; BÜHRNHEIM, 1998; AGUIAR *et al.*, 2006; LIRA *et al.,* 2014, 2020b; SANTOS *et al.*, 2005) e conservação desta fauna (SCHIMONSKY; BICHUETTE, 2019).

MORFOLOGIA

O corpo dos pseudoescorpiões é dividido em prosoma (anterior) e opistosoma (posterior) (Figura 1A). No prosoma estão inseridos todos os seis pares de apêndices destes organismos: quelícera bissegmentada (Figura 1B), pedipalpo terminando

em estruturas de pinças (Figura 1C) e quatro pares de pernas locomotoras (Figura 1A). Grande parte dos pseudoescorpiões possui um ou dois pares de olhos com lentes simples, e há aqueles que possuem redução ou ausência ocular.

O opistosoma é achatado dorso ventralmente e apresenta 12 segmentos; 11 tergitos dorsais e 11 esternitos ventrais, dos quais o primeiro e o segundo esternitos são fundidos para formar a placa genital. O décimo segundo tergito e esternito são fundidos para formar uma placa com cone anal (Figura 1A). Entre os tergitos e os esternitos há uma membrana pleural. Tanto o corpo quanto os apêndices são recobertos por diversos tipos de cerdas.

As quelíceras (Figura 1B) estão posicionadas anteriormente e constituem o primeiro par de apêndices. São utilizadas para alimentação e autolimpeza, formando a parte anterior da cavidade oral. Esta é bissegmentada, sendo uma parte constituída pelo corpo da quelícera mais o dedo fixo, e outra com um dedo móvel oposto ao dedo fixo. Possuem estruturas sensoriais (cerdas e órgãos liriformes).

Os caracteres sinapomórficos de pseudoescorpiões, as sérrulas interior e exterior (para autolimpeza) e a saída da glândula de seda pela *galea*, estão presentes neste apêndice. Além destas, possuem uma estrutura denominada *rallum*, também utilizada na autolimpeza e importante na taxonomia do grupo (JUDSON, 2007).

Os pedipalpos constituem o segundo par de apêndices e possuem diversas funções, como segurar presas, defesa e para acasalamento. Estes são formados pela coxa, trocânter, fêmur, tíbia e tarso. A tíbia forma a mão da quela e o dedo fixo, e o tarso origina o dedo móvel (Figura 1C). Há cerdas sensoriais (tricobótrios) que são importantes para identificação das espécies. Os dedos dos pedipalpos possuem uma fileira de dentes e em algumas espécies há também presença de dentes acessórios. Alguns táxons podem apresentar aberturas para as glândulas de veneno na extremidade anterior dos dedos da quela (*e.g.* Cheliferoidea), enquanto outros não apresentam estas glândulas (*e.g.* Chthonioidea).

As pernas, somente com função locomotora, possuem sete artículos (coxa, trocânter, fêmur, patela, tíbia, metatarso e tarso), entretanto, são reduzidas a seis segmentos em alguns táxons (metatarso e tarso fundidos).

Com relação à morfologia interna, em algumas famílias, a genitália é importante taxonomicamente. Nas fêmeas algumas características como disposição das setas do opérculo genital, tamanho e forma do divertículo e das placas cribriformes, bem como seus poros, são úteis na definição de grupos e identificação de gêneros e até de espécies (LEGG, 2008). O uso da espermateca, nos grupos que as possuem, pode ser útil no entendimento das relações entre gêneros e interespecíficas também. Em Chernetidae, bem como em Atemnidae, esta estrutura mostro-se útil na taxonomia (MUCHMORE, 1974).

SISTEMÁTICA

A ordem Pseudoscorpiones possui cerca de 4.032 espécies descritas, distribuídas em 473 gêneros e 25 famílias viventes (HARVEY, 2013; BENAVIDES *et al.*, 2019; HARMS *et al*., 2022). Apresenta grande diversidade dentre as ordens de Arachnida, atrás apenas de Araneae, Acariformes, Parasitiformes e Opiliones (HARVEY, 2002; HARMS *et al*., 2022).

Esta ordem é recuperada como grupo irmão de Solifugae em diversas análises filogenéticas com dados morfológicos (GIRIBET *et al.*, 2002; LEGG *et al.,* 2013; SHULTZ, 1990, 2007; WEYGOLDT; PAULUS, 1979; WHEELER; HAYASHI, 1998). Contudo, em outras análises recentes, utilizando inclusive genes conservativos, Pseudoscorpiones é recuperado como grupo irmão de Scorpiones (GARWOOD; DUNLOP, 2014; SHARMA *et al.*, 2014) (Figura 2). Essas diferenças de resultados podem ser devido os pseudoescorpiões representarem um grupo muito antigo e ter uma história evolutiva longínqua, o que pode criar artefatos nas análises, dependendo da metodologia e do conjunto de dados utilizados.

Em Arachnida, o clado Arachnopulmonata era chamado de Pulmonata e teve sua nomenclatura alterada (SHARMA *et al.*, 2014). Este clado possui os escorpiões (Scorpiones) como grupo irmão de outro clado chamado de Tetrapulmonada (Araneae + Pedipalpi). Em diferentes análises com dados morfológicos e moleculares, estes clados e suas relações são bem suportados, porém a relação de Arachnopulmonata com os apulmonados (outras ordens de aracnídeos que não possuem pulmões) não está resolvida (GIRIBET, 2018) (Figura 3).

Apesar de não haver consenso nas relações entre os outros

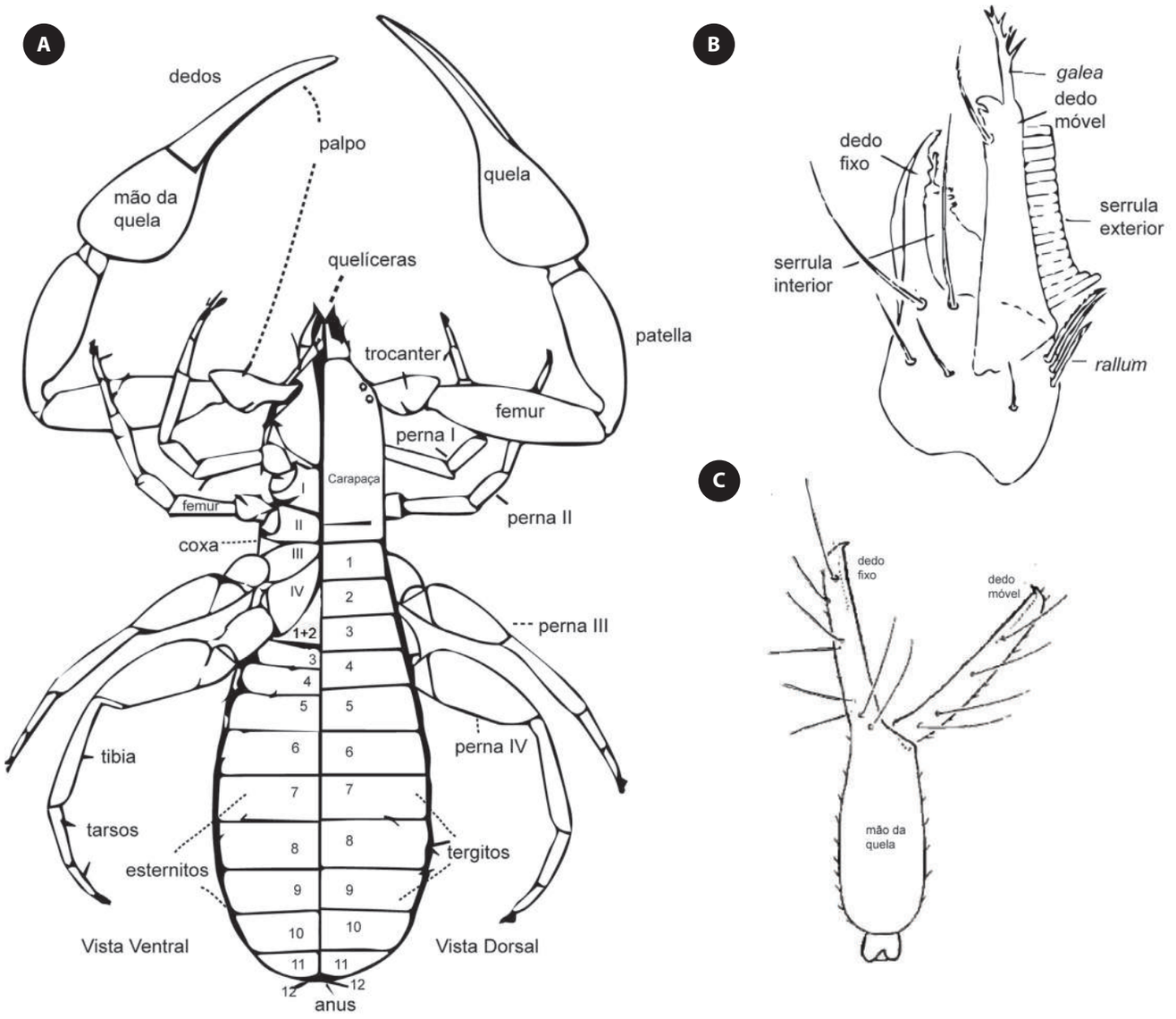


Figura 1. Esquema da morfologia externa de um pseudoescorpião, bauplan geral. **A)** Corpo inteiro, vista ventral (direita) e dorsal (direita); **B)** Quelícera esquerda em vista lateral externa; **C)** Quela do pedipalpo direito em vista lateral. Figuras sem escala, modificadas de CHAMBERLIN, 1931; HOFF, 1949).

grupos de Arachnida, o grupo dos pseudoescorpiões aparenta ter tido resolução em sua hipótese de relacionamento recentemente (ONTANO *et al.*, 2021). Acreditava-se em um relacionamento próximo entre Pseudoscorpiones e Solifugae (formando um clado chamado Hapclonemata), sustentado por diferentes análises (GIRIBET *et al.,* 2002; SHULTZ, 1990; VAN DER HAMMEN, 1989; WEYGOLDT; PAULUS, 1979; WHEELER; HAYASHI, 1998) baseadas principalmente em morfologia e dentro desta relação, Pseudoscorpiones é considerado como grupo monofilético com duas sinapomorfias que sustentam tal hipótese (SHULTZ, 2007): (i) presença de glândulas de seda, que descarregam a seda via dedo móvel da quelícera por meio de uma estrutura denominada galea, e (ii) a presença de sérrula exterior e interior nos dedos das quelíceras.

Com novas fontes de dados genéticos para pseudoescorpiões, incluindo sequências genômicas completas, genes *Hox* e *miRNAs* e através de análises filogenéticas, Ontano *et al.* (2021) propuseram que Pseudoscorpiones é grupo irmão de Scorpio-

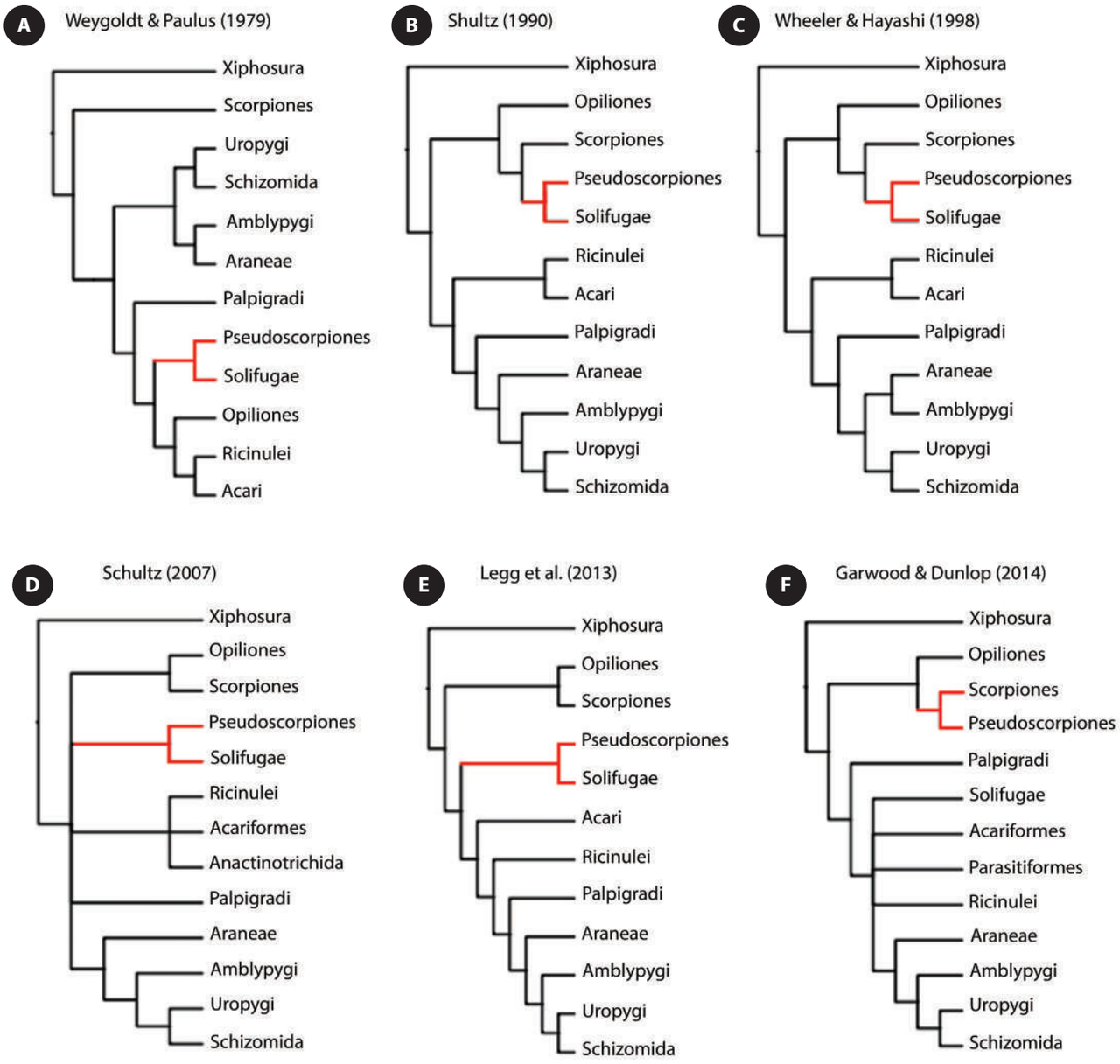


Figura 2. Hipóteses de relacionamento dos grupos de aracnídeos baseados em dados morfológicos ou morfológicos e moleculares. A maior parte das hipóteses. **A-E)** coloca Pseudoscorpiones e Solifugae como grupos irmãos, baseados em dados morfológicos. Uma das hipóteses; **F)** coloca Pseudoscorpiones como grupo irmão de Scorpiones, baseado em dados morfológicos e moleculares. Figura modificada de Giribet (2018).

nes, em um novo clado chamado Panscorpiones (Figura 4). Este clado é grupo irmão de Tetrapulmonata e, portanto, os pseudoescorpiões estão inseridos em Arachnopulmonata, que foi redefinido. Os autores demostraram que as análises do genótipo total, as duplicações de famílias de genes e árvores de genes parálogos específicos de Arachnopulmonata e duplicações de RNA mitocondrial suportam a relação de Pseudoscorpiones e Scorpiones, independentemente (ONTANO *et al.*, 2021). Deste modo, o grupo dos pseudoescorpiões perdeu os pulmões foliáceos ao longo de sua história evolutiva e desenvolveu traqueias de modo independente de outros grupos de Arachnida (ONTANO *et al.*, 2021).

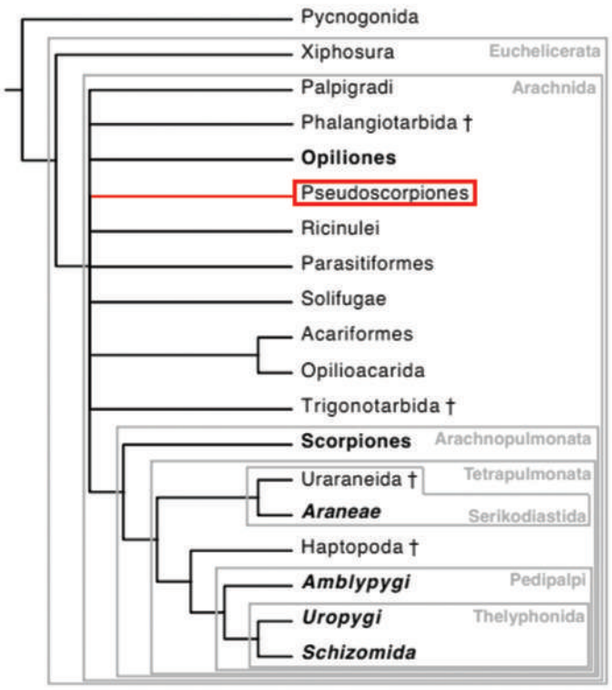


Figura 3. Hipótese de relacionamento das ordens de aracnídeos viventes e fósseis. Visão de classificação atual com resolução em alguns táxons, não derivada de nenhuma análise específica. Figura modificada de Giribet (2018).

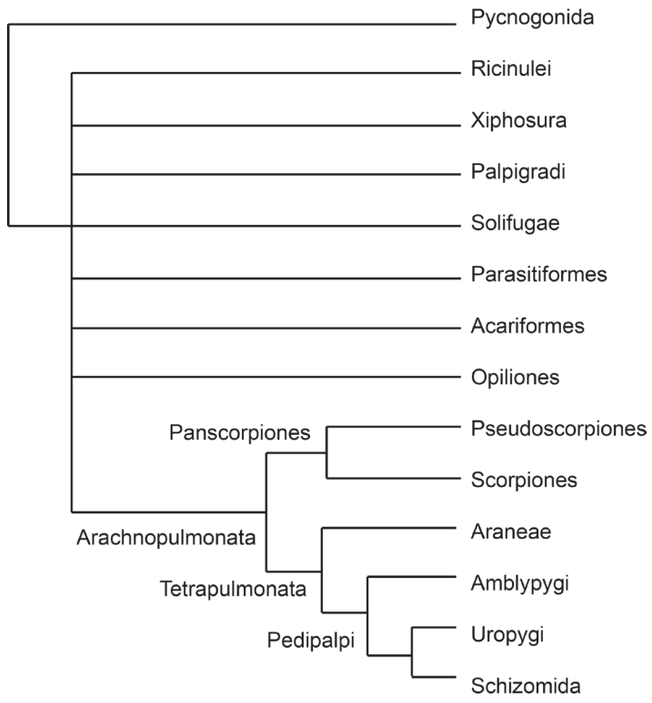


Figura 4. Hipótese de relacionamento das ordens de aracnídeos viventes. Classificação mais atual com resolução em alguns táxons, derivada de análise filogenética. Ordens Pseudoscorpiones e Scorpiones no clado Panscorpiones, como grupo irmão de Arachnopulmonata. Figura modificada de Ontano *et al.* (2021).

As relações para as famílias de pseudoescorpiões ainda não foram arduamente estudadas como se observa para outros aracnídeos (*e.g.* aranhas e/ou opiliões) (SHARMA; GIRIBET, 2014; WHEELER *et al.*, 2017). Entretanto, há diversas propostas de classificação desde o ano de 1879 (MURIENNE *et al.*, 2008).

Uma importante contribuição quanto à proposta de classificação é a primeira análise cladística para a ordem obtida a partir de dados morfológicos oriundos de 24 táxons e 126 caracteres (HARVEY, 1992) (Figura 5). Desde então, essa classificação passou por poucas modificações (BENAVIDES *et al.,* 2019; MURIENNE *et al.,* 2008), porém ainda apresenta relações inconclusivas (politomias) para alguns clados. Uma destas politomias está na superfamília Cheliferoidea, entre Chernetidae, Atemnidae e Cheliferidae: outra está dentro de Neobisioidea, para Neobisiidae, Syarinidae e Parahyidae.

Murienne *et al.* (2008) reconstruíram uma filogenia para a maior parte dos grupos de pseudoescorpiões utilizando dados moleculares, os quais corroboraram a monofilia da ordem e da maior parte das superfamílias (Feaelloidea, Chthonioidea, Cheiridioidea e Sternophoroidea), porém a monofilia não foi recuperada para outras (Neobisioidea, Cheliferoidea e Garypoidea). Harms e Dunlop (2017) sumarizam essas classificações anteriores e inserem dados em relação às idades dos táxons, com datações de fósseis dos pseudoescorpiões (Figura 6). Recentemente, um estudo utilizando análise de transcriptomas (BENAVIDES *et al.*, 2019) trouxe à luz uma nova classificação filogenética, com mudanças em níveis de família e acima, e se apresenta como a história evolutiva mais aceita atualmente (Figura 7).

Algumas propostas foram apresentadas para elucidar relações de parentesco e entender o posicionamento filogenético de alguns gêneros, com dados morfológicos (HARVEY, 1993, 1994; HARVEY; VOLSCHENK, 2007) ou moleculares (HARRISON *et al.*, 2014; HARVEY *et al.*, 2016; MOULDS *et al.*, 2007), porém, nenhum trabalho considerou os dois tipos de dados na mesma análise. Desta maneira, não há resoluções nas relações de parentesco de diversos gêneros de pseudoescorpiões, especialmente naqueles mais diversos.

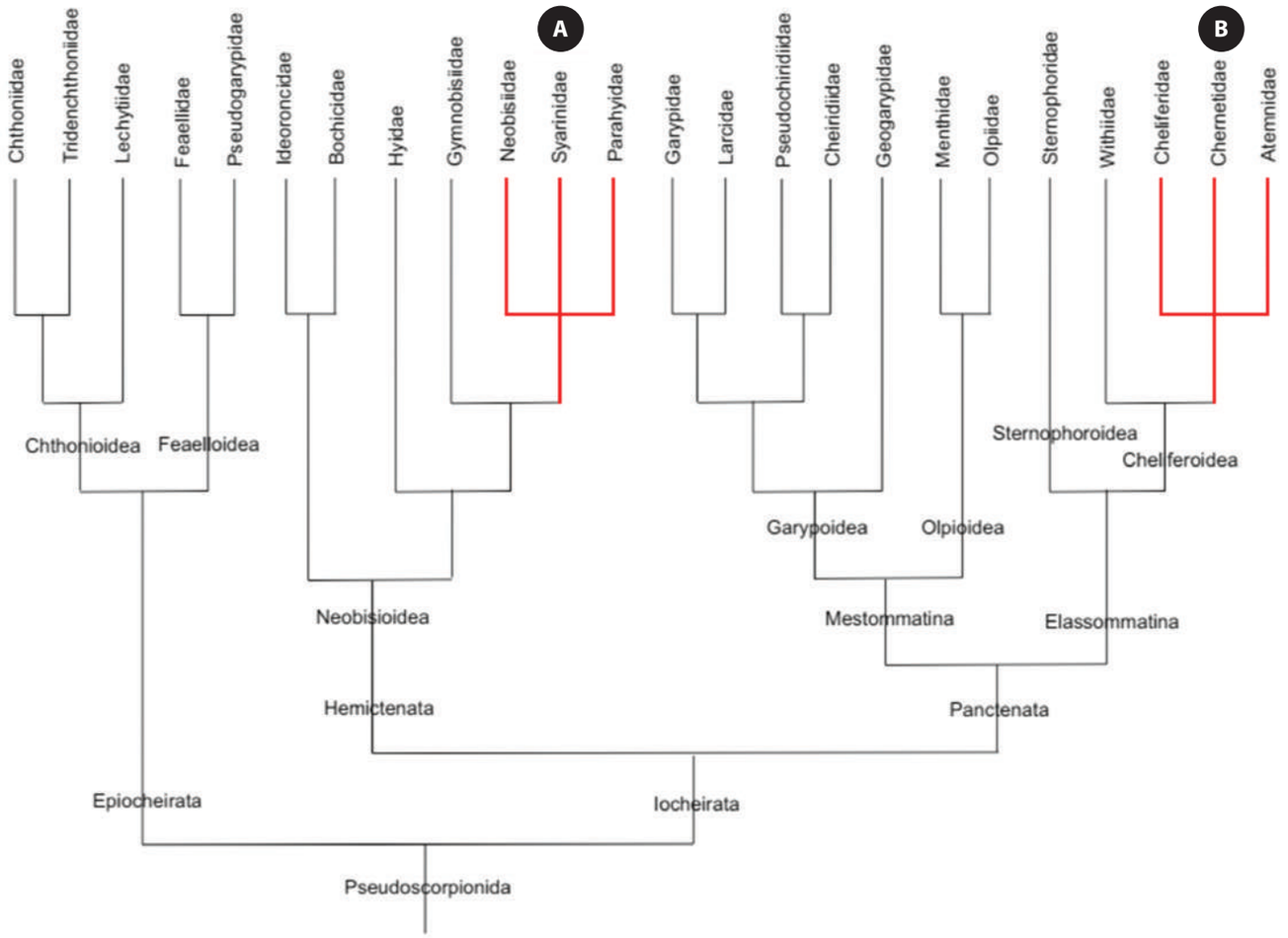


Figura 5. Cladograma das relações entre as famílias de pseudoescorpiões reconhecidas por Harvey (1992), baseado na análise de parcimônia de 126 caracteres morfológicos. Destacado em vermelho as politomias dentro de: **A)** Neobisioidea (Neobisiidae + Syarinidae + Parahyidae) e; **B)** Cheliferoidea (Cheliferidae + Chernetidae + Atemnidae). Figura modificada de Murienne *et al.* (2008).

COMPORTAMENTO SEXUAL E CUIDADO COM A PROLE

Os pseudoescorpiões podem apresentar dimorfismo sexual ou não. Quando apresentam, podemos diferenciar machos e fêmeas observando a genitália e/ou o pedipalpo. Em alguns grupos, os machos podem apresentar os pedipalpos maiores, com protuberâncias. Estes animais se reproduzem com utilização de espermatóforos, que são estruturas para a transferência de espermatozoides do macho para a fêmea. A transferência do espermatóforo pode ocorrer de quatro maneiras distintas: 1. Sem acasalamento, com as fêmeas e machos agindo independentemente no tempo e no espaço; 2. Sem acasalamento, com o macho ativo somente na presença da parceira; e com acasalamento, com ambos os sexos ativos, 3. Com contato corporal constante e realização de dança de acasalamento; 4. Sem contato corporal constante durante a realização e da dança de acasalamento.

No primeiro caso, os espermatóforos são produzidos pelos machos e depositados no ambiente aleatoria e independentemente da fêmea. Contudo, ocorre um grande desperdício de gametas masculinos. É realizado em ambiente úmido e, geralmente, em espécies com hábitos gregários. No segundo caso, a presença da fêmea funciona como um gatilho para a produção dos espermatóforos pelos machos, e assim é mais fácil para a fêmea encontrá-lo. Em alguns casos, os machos podem tecer um tipo de teia num formato que direciona a fêmea para o espermatóforo (WEYGOLDT, 1969). Quando há acasalamento pratica-

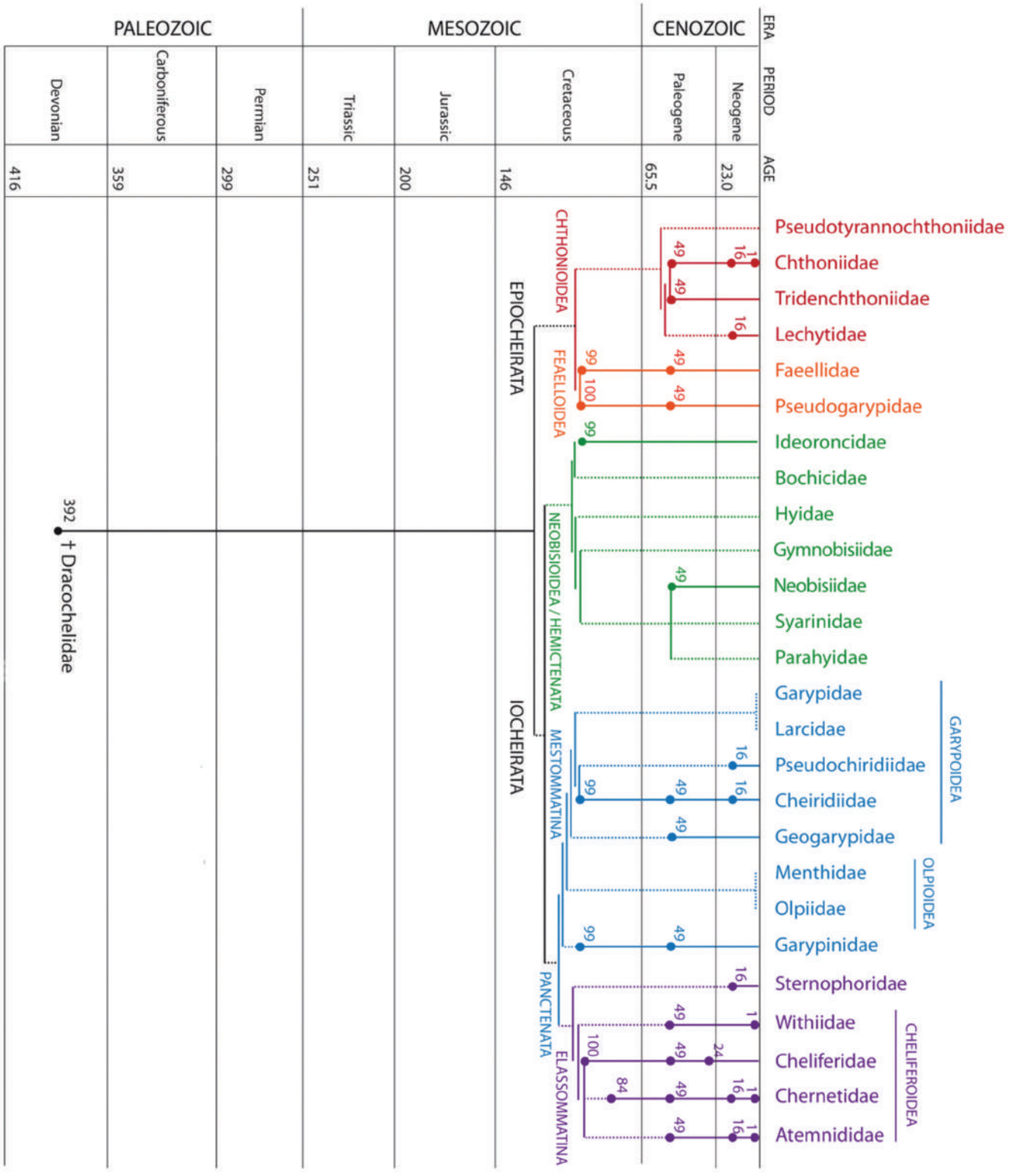


Figura 6. Árvore filogenética com tempo evolutivo, redesenhada de Harvey (1992) com modificações de acordo com Murienne *et al.* (2008). Linhas pontilhadas indicam famílias sem registro fóssil e linhas sólidas indicam famílias com registro fóssil. Ainda, as idades mínimas estimadas (em milhões de anos) de acordo com o registro fóssil. Figura retirada e modificada de Harms e Dunlop (2017).

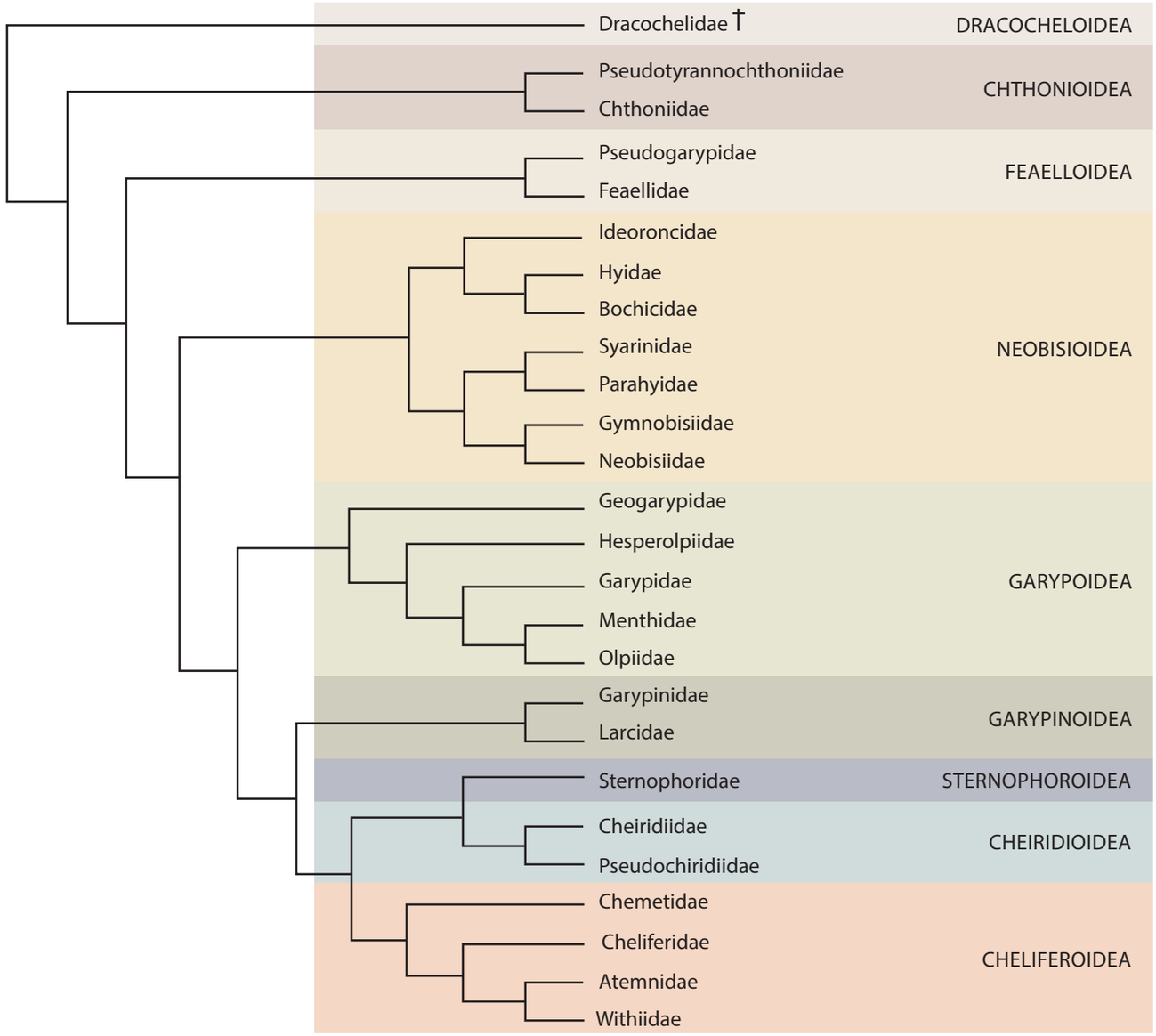


Figura 7. Árvore filogenética retirada e modificada de Benavides *et al.* (2019) apresentando uma nova classificação com relação ao nível de família e superfamília.

mente não ocorre perda de espermatozoides na transferência. Machos e fêmeas agem em conjunto e a colocação do espermatóforo só ocorre quando a fêmea está receptiva e preparada para aceitá-lo (WEYGOLDT, 1969).

PSEUDOESCORPIÕES FÓSSEIS

Os fósseis de pseudoescorpiões são raros ao compararmos à diversidade dos grupos recentes. Grande parte destes fósseis estão preservados em âmbar em diversas regiões do mundo (Figura 8). O registro mais antigo é datado do Devoniano e está preservado em folhelhos, e a maioria dos registros está preservada em âmbar datados do Cretáceo e do Cenozóico (HARMS; DUNLOP, 2017).

Harms e Dunlop (2017) apresentam uma síntese dos fósseis de pseudoescorpiões no mundo com atualmente 49 espécies fósseis descritas na literatura, das quais três ainda são viventes. Estes autores apresentam os registros mais antigos das famílias viventes e os colocam em uma filogenia como indicativo de mínima idade para a maioria das linhagens reconhecidas. Além

Figura 8. Mapa mundial evidenciando as localidades de depósitos fossilíferos com registros de pseudoescorpiões. 1, Gilboa; 2, âmbar Libanês; 3, âmbar de Archingeay; 4, âmbar Álava; 5, âmbar da Birmânia; 6, âmbar de Nova Jersey; 7, âmbar Canadense; 8, âmbar de Fushun (Chinês); 9, âmbar de Paris; 10, âmbar Báltico; 11, âmbar de Rivno; 12 âmbar Romeno; 13, âmbar de Bitterfeld; 14, Aix-en-Provence; 15, âmbar Dominicano; 16, âmbar dos Chiapas (Mexicano); 17, âmbar do Kauri (Nova Zelândia); 18, copal do Leste Africano; 19, copal de Madagascar; 20, copal Colombiano. Retirado de Harms e Dunlop (2017).

disso, discorrem sobre dados ecológicos e tafonômicos desses animais, inclusive a respeito dos registros de foresia preservados também em âmbar.

Pseudoescorpiões no Brasil

O conhecimento acerca dos pseudoescorpiões no Brasil é fragmentado e dados de habitat, distribuição e ecologia, especialmente dos que ocorrem em cavernas, ainda são incipientes (MAHNERT, 2001). Entretanto, um levantamento recente apresenta a distribuição desses organismos em nível de gênero para cavernas do Brasil (SCHIMONSKY; BICHUETTE, 2019).

Há no Brasil 180 espécies descritas, distribuídas em 15 famílias (Atemnidae, Bochicidae, Cheiridiidae, Cheliferidae, Chernetidae, Chthoniidae, Feaellidae, Garypinidae, Geogarypidae, Hesperolpiidae, Ideoroncidae, Olpiidae, Pseudochiridiidae, Syarinidae e Withiidae) (ASSIS *et al.*, 2021; BEDOYA-ROQUEME *et al.*, 2020; BICHUETTE, 2019; HARVEY, 2013; HARVEY *et al.*, 2016; SCHIMONSKY *et al.*, 2020). Deste modo, o Brasil é o quinto país com maior riqueza de pseudoescorpiões até o momento, atrás dos Estados Unidos da América (432), Espanha (287), Itália (272) e Austrália (210) (HARVEY, 2013). No Neotrópico, o Brasil é o país com maior riqueza, com o México em segundo lugar (174), seguido por Chile (92) e Argentina (76) (HARMS *et al.*, 2022; HARVEY, 2013; WPC, 2022).

Nota-se que o Brasil, um país megadiverso, apresenta relativamente uma riqueza pequena deste grupo de organismos, se compararmos com países onde a diversidade geral não é grande, como por exemplo, Espanha e Itália, evidenciando o quão pouco conhecida é a fauna de pseudoescorpiões no Brasil e grande o potencial a ser explorado.

A maior parte do conhecimento acerca das espécies brasileiras está em inventários de fauna ou descrições de espécies em locais diversos do país, contudo sem qualquer estimativa regional. Entretanto, para pequenas porções da região amazônica brasileira há estimativas sobre diversidade taxonômica deste grupo, como por exemplo, na Reserva Florestal Adolpho Ducke, próximo a Manaus, com cerca de 40 espécies registradas (MAHNERT, 1979); no baixo Amazonas, próximo a Belém, com cerca de 10 espécies registradas (MAHNERT, 1985); e na região do

Rio Urucu, em Coari, com cerca de 20 espécies (AGUIAR, 1999; AGUIAR; BÜHRNHEIM, 1998). Para toda a região amazônica há cerca de 75 espécies registradas, com uma estimativa de que haja mais de 150 espécies (ADIS; HARVEY, 2000). Além destas, há cerca de 20 espécies que ocorrem em cavernas ao longo do território nacional (MAHNERT, 2001).

As famílias com maior riqueza de espécies são a Chernetidae (Figura 9A) com 69 espécies descritas (BEDOYA-ROQUEME *et al.*, 2022, WPC 2022), seguida por Chthoniidae (Figura 9E), com 31 espécies descritas (BENAVIDES *et al.*, 2019; HARVEY, 2013).

Pseudoescorpiões em cavernas do Brasil

Frequentemente são encontradas populações de pseudoescorpiões em habitats subterrâneos em todo o mundo, com numerosos representantes troglóbios (HEURTAULT, 1994; REDDELL, 2012). As famílias Chthoniidae, Neobisiidae e Bochicidae mostram-se representativas no meio subterrâneo (ou hipógeo), com a maior diversidade de espécies troglóbias.

A maioria das famílias de Pseudoscorpiones (Atemnidae, Bochicidae, Cheiridiidae, Cheliferidae, Chernetidae, Chthoniidae, Feaellidae, Garypidae, Geogarypidae, Hesperolpiidae, Ideoroncidae, Neobisiidae, Pseudochiridiidae, Olpiidae, Pseudogarypidae, Sternophoridae, Syarinidae, Tridenchthoniidae e Withiidae) possui pelo menos algum representante subterrâneo (troglóbios ou não). Entre eles, alguns apresentam características troglomórficas (HARVEY *et al.,* 2000; REDDELL, 2012). As principais características troglomórficas que os pseudoescorpiões podem apresentar são a redução de olhos e da pigmentação melânica cutânea, o alongamento de apêndices e o aumento no número de tricobótrios (CHAMBERLIN; MALCOLM, 1960).

Esses animais são escassamente mencionados, principalmente em estudos taxonômicos e levantamentos faunísticos em geral (ANDRADE, 2004). Em alguns casos, são citados em estudos qualitativos e quantitativos sobre fauna associados a acúmulos de guano no meio hipógeo (ANDRADE; GNASPINI, 2002; DECU; DECU, 1964; GNASPINI; TRAJANO, 2000; NEGREA; NEGREA, 1971; MARTIN, 1977).

Os pseudoescorpiões registrados em cavernas são troglóbios ou troglófilos. A categorização como trogloxenos é improvável devido ao tamanho reduzido dos organismos e à mobilidade restrita, o que dificultaria grandes deslocamentos em intervalos de tempo regulares até o ambiente epígeo.

Na maioria dos casos, pseudoescorpiões hipógeos com estados de caracteres troglomórficos típicos (redução/ausência de pigmentação, olhos e alongamento de apêndices) são considerados troglóbios; caso estas características não estejam presentes, são considerados troglófilos (ANDRADE, 2004). Porém, a fauna epígea de pseudoescorpiões em geral é pouco conhecida em algumas regiões, como na América do Sul (MAHNERT; ADIS, 2002), o que torna difícil a comparação com representantes epígeos para validação dessas características e verificação do status ecológico-evolutivo (troglóbios ou troglófilos).

No Brasil, foram registradas populações subterrâneas pertencentes a 11 famílias de Pseudoscorpiones (Atemnidae, Bochicidae, Cheiridiidae, Chernetidae, Chthoniidae, Geogarypidae, Hesperolpiidae, Ideoroncidae, Olpiidae, Pseudochiridiidae e Syarinidae) em 22 gêneros, no total de 32 espécies descritas (HARVEY *et al.*, 2016; MAHNERT, 2001; RATTON *et al.*, 2012; SCHIMONSKY; BICHUETTE, 2019; VIANA *et al.*, 2018; VIANA; FERREIRA, 2020), correspondentes a cerca de 17% do total (180) de espécies descritas (epígeas e hipógeas) para o país.

Em cavernas, os pseudoescorpiões podem ser encontrados em diferentes substratos, tais como rocha, banco de sedimentos ou associados a acúmulos de matéria orgânica, de acordo com a espécie ou mesmo o estágio de desenvolvimento considerado. Muitos têm sido frequentemente registrados em acúmulos de guano de morcegos, com algumas espécies restritas a este tipo de substrato (*Maxchernes iporangae* Mahnert & Andrade, 1998) (GNASPINI-NETTO, 1989; GNASPINI; TRAJANO, 1994, 2000; MAHNERT, 2001). Poucas espécies foram estudadas quanto à estrutura populacional ou ao comportamento alimentar (*e.g. M. iporangae*), apresentando população relativamente numerosa (ANDRADE, 2004; ANDRADE; GNASPINI, 2002; GNASPINI; TRAJANO, 2000).

Alguns dos pseudoescorpiões encontrados em cavernas brasileiras são descritos por Mahnert (2001). Neste trabalho o autor considerou *Pseudochthonius strinatii* (Chthoniidae) com localidade-tipo na Caverna Areias de Cima, no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR, mas com distribuição em outras cavernas do estado de São Paulo (Caverna Morro Preto e Caverna Santana, ambas também no PETAR, e Caverna Tapagem ou Caverna do Diabo, no Parque Estadual Cavernas do Diabo – PECD), em Minas Gerais (Buraco do Medo e Lapa Vermelha) e no Paraná (Gruta do Rocha), bem como *P. biseriatus*, com ocorrência restrita à Gruta Olhos d'Água em Minas Gerais, e *Ideoroncus cavicola* (Ideoroncidae), com distribuição nas cavernas Areias de Cima, na Gruta do Alambari de Baixo no PETAR e na Gruta de Lacinhas, no Paraná, sendo todos como restritos ao ambiente subterrâneo (troglóbios).

Adicionalmente, Andrade e Mahnert (2003) descreveram uma espécie de Bochicidae, *Spelaeobochica muchmorei*, com características troglomórficas acentuadas, como o alongamento dos apêndices (Figura 9L). Esta espécie tem ocorrência no Sistema Areias, no PETAR, nas Cavernas Areias de Cima e Ressurgência das Areias de Águas Quentes, e pode ser considerada um dos pseu-

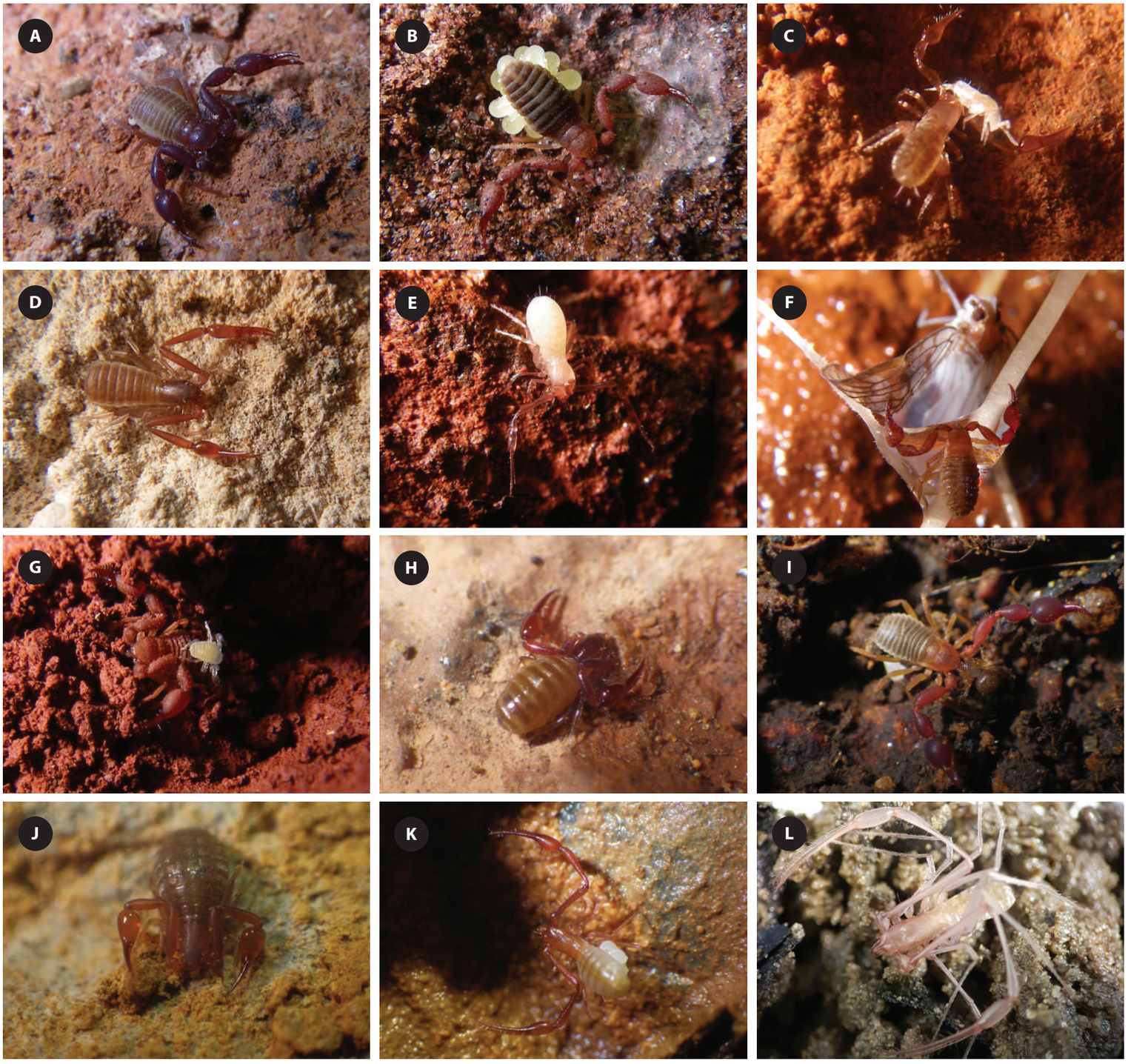


Figura 9. A) Chernetidae; **B)** Fêmea de Chernetidae, com saco de ovos; **C)** Pseudoescorpião predando um colêmbolo; **D)** Olpiidae, gênero *Progarypus*; **E)** Chthoniidae, gênero *Pseudochthonius*; **F)** Chernetidae, segurando um exemplar de Homoptera (Cixiidae) entre raízes; **G)** Adulto de Chernetidae com protoninfa; **H)** Pseudoescorpião; **I)** Chernetidae predando aranha; **J)** Olpiidae, gênero *Progarypus*; **K)** Bochicidae, *Spelaeobochica iuiu*, espécie troglóbia, com saco de ovos; **L)** Indivíduo de Bochicidae, *Spelaeobochica muchmo*rei, espécie troglóbia. Fotos A-G (Robson de A. Zampaulo); H-K (Lucas M. Rabelo); L (Diego Monteiro von Schimonsky).

doescorpiões mais modificados em todo o mundo, rivalizando com um outro Bochicidae descrito em Portugal (*Titanobochica magna* Zaragoza & Reboleira, 2010) (REBOLEIRA *et al.*, 2010).

Por sua vez, *Maxchernes iporangae*, além de troglóbio é considerado guanóbio, ou seja, é restrito a manchas de guano de morcegos da Gruta do Alambari de Baixo, no PETAR, e possui um único registro na Caverna Ressurgência das Areias de Águas Quentes (BICHUETTE *et al.,* 2018a; GNASPINI-NETTO, 1989).

Recentemente, mais três espécies da família Bochicidae foram descritas para o Brasil e consideradas exclusivas do ambiente subterrâneo: *S. iuiu* Ratton, Mahnert & Ferreira, 2012, com ocorrência na Lapa do Baixão em Iuiu, na Bahia; *S. goliath* Viana, Souza & Ferreira, 2018, com ocorrência na Lapa do Baianinho em Ibiricatu, Minas Gerais; e *S. mahnerti* Viana & Ferreira, 2020 da Gruta Velha Nova, em Monjolos, Minas Gerais. Na família Chernetidae, *Spelaeochernes popeye* Schimonsky & Bichuette, 2019 também é considerada troglóbia e foi descrita para diversas cavernas na divisa dos estados de Sergipe e Bahia. Além destas, *Pseudochthonius ramalho* Assis, Schimonsky & Bichuette, 2021 e *P. olegario* Schimonsky, 2022 foram recentemente descritas e também consideradas troglóbias, na família Chthoniidae.

O gênero *Spelaeochernes* Mahnert, 2001, apesar de não apresentar troglomorfismos evidentes, é considerado um gênero troglóbio, de acordo com a definição da classificação ecológico-evolutiva (TRAJANO, 2012; TRAJANO; DE CARVALHO, 2017). Mesmo com ampla distribuição em cavernas brasileiras, não foram encontrados até o momento representantes ou populações deste gênero fora do ambiente subterrâneo (BICHUETTE; SCHIMONSKY, 2018b).

Assim como os *Spelaeochernes,* a espécie de Bochicidae *Spelaeobochica allodentatus* Mahnert, 2001 também não apresenta características troglomórficas evidentes, contudo, é restrito ao ambiente cavernícola, com ocorrência na Gruta do Impossível, em Palmeiras, na Bahia (BICHUTTE *et al.,* 2018a). Portanto, há no momento no Brasil 20 espécies de pseudoescorpiões troglóbios (Tabela 1 e Figura 10).

Vale destacar ainda, o registro de uma espécie da família Pseudochiridiidae (*Pseudochiridium* aff. *insulae* Hoff, 1964) em uma caverna brasileira, no município de São Desidério, Bahia, sendo este o único registro da família Pseudochiridiidae no continente sul-americano (SCHIMONSKY *et al.*, 2014).

Principais métodos de coleta e conservação

Os pseudoescorpiões podem ser amostrados e coletados de diferentes maneiras, com a utilização de armadilhas ou não. Estes podem ser capturados em armadilhas de queda (*pitfall trap*), em amostras de folhiços e extraídos com o auxílio extratores de Winkler ou funis de Berlese-Tüllgreen, ou em amostras de solo, com o uso de armadilhas para fauna edáfica por exemplo. Sem o uso de armadilhas, o método de coleta é a busca ativa em habitats que esses organismos podem aparecer, como embaixo de troncos, cascas de árvores, reentrâncias na rocha, meio de folhiço, no guano ou até mesmo expostos sobre a rocha em algumas cavernas. Deste modo, ao avistar esses organismos, utiliza-se a coleta manual com o auxílio de pincéis para não danificar os exemplares. A utilização de pinças também é rotineira. No entanto, o excesso de pressão exercida no instrumento pode danificar as amostras, devendo ser utilizado com cautela.

Para a manutenção desses animais em laboratório, é possível utilizar embalagens plásticas de pequenas dimensões, ou placas de petri, por exemplo. É necessário manter o ambiente úmido, com substrato, preferencialmente do próprio ambiente onde o animal foi coletado. Além disso, fechar o recipiente evita que estes possam escapar. Para a alimentação, podem ser oferecidas pequenas moscas (*e.g. Drosophila*), ninfas de cupim e larvas de besouros, por exemplo. Pouco tempo após a alimentação, ou não, é preciso limpar o terrário para que não haja crescimento de fungos, o que pode acarretar a morte dos pseudoescorpiões (ANDRADE, 1999; WEYGOLDT, 1969).

Para a preservação dos exemplares, eles podem ser armazenados em etanol 70% com a adição de 5% de glicerina, o que reduz a rigidez das articulações do animal após a fixação. Assim, o animal pode ser estudado com o auxílio de estereomicroscópio e microscópio óptico. Para tanto, é necessário clarear o exemplar para verificar estruturas internas, como espermateca, por exemplo. Isso pode ser realizado com diferentes metodologias que vão diminuir a esclerotização do animal, como por exemplo a utilização de ácido lático. O tempo de exposição aos agentes vai depender do grau de esclerotização, e pode variar de horas a dias.

Então, os animais podem então ser desmembrados para uma melhor observação das estruturas e realização das medidas. Para isto, são removidos uma quelícera, uma perna I e uma perna IV e um pedipalpo, geralmente todos do mesmo lado do organismo. Estas partes são colocadas em uma lâmina de microscopia e cobertas com uma lamínula apoiada sobre um fio de nylon de 0,05mm ou maior para não esmagar as estruturas ao colocar lamínula. Desse modo, é possível movimentá-las sem a necessidade de remontar a lâmina. Após o estudo do exemplar, ele deve ser acondicionado em frascos pequenos de plástico ou de vidro, incluindo suas estruturas, de preferência não soltas, mas em um frasco menor no etanol 70% e devidamente etiquetado.

Tabela 1. Espécies de pseudoescorpiões troglóbios registrados para o Brasil.

Família	N	Espécie	Localidade Tipo	Município Estado	Coordenadas WGS84
Chthoniidae	1.	*Pseudochthonius strinatii* Beier,1969	Caverna Areias de Cima	Iporanga SP	S24° 33' 26.9" W48° 40' 36.5"
	2.	*Pseudochthonius biseriatus* Mahnert, 2001	Gruta Olhos d'água	Januária MG	S15° 10' 48.1" W44° 12' 18.7"
	3.	*Pseudochthonius ramalho* Assis, Schimonsky & Bichuette, 2021	Gruna do Vandercir	Serra do Ramalho	S13°38'11.40" W43°50'5.10"
	4.	*Pseudochthonius olegario* Schimonsky, 2022	Lapa Zé de Sidnei	Presidente Olegário - MG	S18° 18' 05.6" W46° 05' 40.6"
Bochicidae	5.	*Spelaeobochica allodentatus* Mahnert, 2001	Gruta do Impossível	Palmerias BA	S12° 30' 53.3" W41° 34' 30.0"
	6.	*Spelaeobochica muchmorei* Andrade & Mahnert, 2003	Ressurgência das Areias de Águas Quentes	Iporanga SP	S24° 33' 26.9" W48° 40' 36.5"
	7.	*Spelaeobochica iuiu* Ratton, Mahnert & Ferreira, 2012	Lapa do Baixão	Iuiu BA	S14° 24' 44.4" W43° 33' 03.5"
	8.	*Spelaeobochica goliath* Viana, Souza & Ferreira, 2018	Lapa do Baianinho	Ibiracatu MG	S15°45'56.2" W44°14'02.9"
	9.	*Spelaeobochica mahnerti* Viana & Ferreira, 2020	Caverna Velha Nova	Monjolos - MG	S18°16'36.2" W44°06'07.9"
Ideoroncidae	10.	*Ideoroncus cavicola* Mahnert, 2001	Caverna Areias de Cima	Iporanga SP	S24° 33' 26.9" W48° 40' 36.5"
Chernetidae	11.	*Maxchernes iporangae* Mahnert & Andrade, 1998	Gruta Alambari deBaixo	Iporanga SP	S24° 33' 26.9" W48° 40' 36.5"
	12.	*Spelaeochernes altamirae* Mahnert, 2001	Caverna do Limoeiro	Medicilândia PA	S3° 26' 41.5" W52° 53' 24.7"
	13.	*Spelaeochernes armatus* Mahnert, 2001	Gruta do Botuverá	Botuverá SC	S27° 11' 53.6" W49° 04' 22.8"
	14.	*Spelaeochernes bahiensis* Mahnert, 2001	Poço Encantado	Itaetê BA	S12° 58' 58.9" W40° 58' 01.5"
	15.	*Spelaeochernes dentatus* Mahnert, 2001	Caverna Água Boa	Almirante Tamandaré PR	S25° 18' 29.5" W49° 17' 41.7"
	16.	*Spelaeochernes dubius* Mahnert, 2001	Gruta da Fazenda da Toca	Analândia SP	S22° 07' 36.9" W47° 39' 52.0"
	17.	*Spelaeochernes eleonorae* Mahnert, 2001	Caverna Sertãozinho de Baixo	Altinópolis SP	S21° 01' 31.5" W47° 22' 27.8"
	18.	*Spelaeochernes gracilipalpus* Mahnert, 2001	Gruta dos Paiva	Iporanga SP	S24° 33' 26.9" W48° 40' 36.5"
	19.	*Spelaeochernes pedroi* Mahnert, 2001	Gruta Milagrosa	Pau Brasil BA	S15° 27' 53.3" W39° 39' 07.0"
	20.	*Spelaeochernes popeye* Schimonsky & Bichuette, 2019	Caverna Toca da Raposa	Laranjeiras SE	S10° 48' 17.5" W37° 09' 59.3"

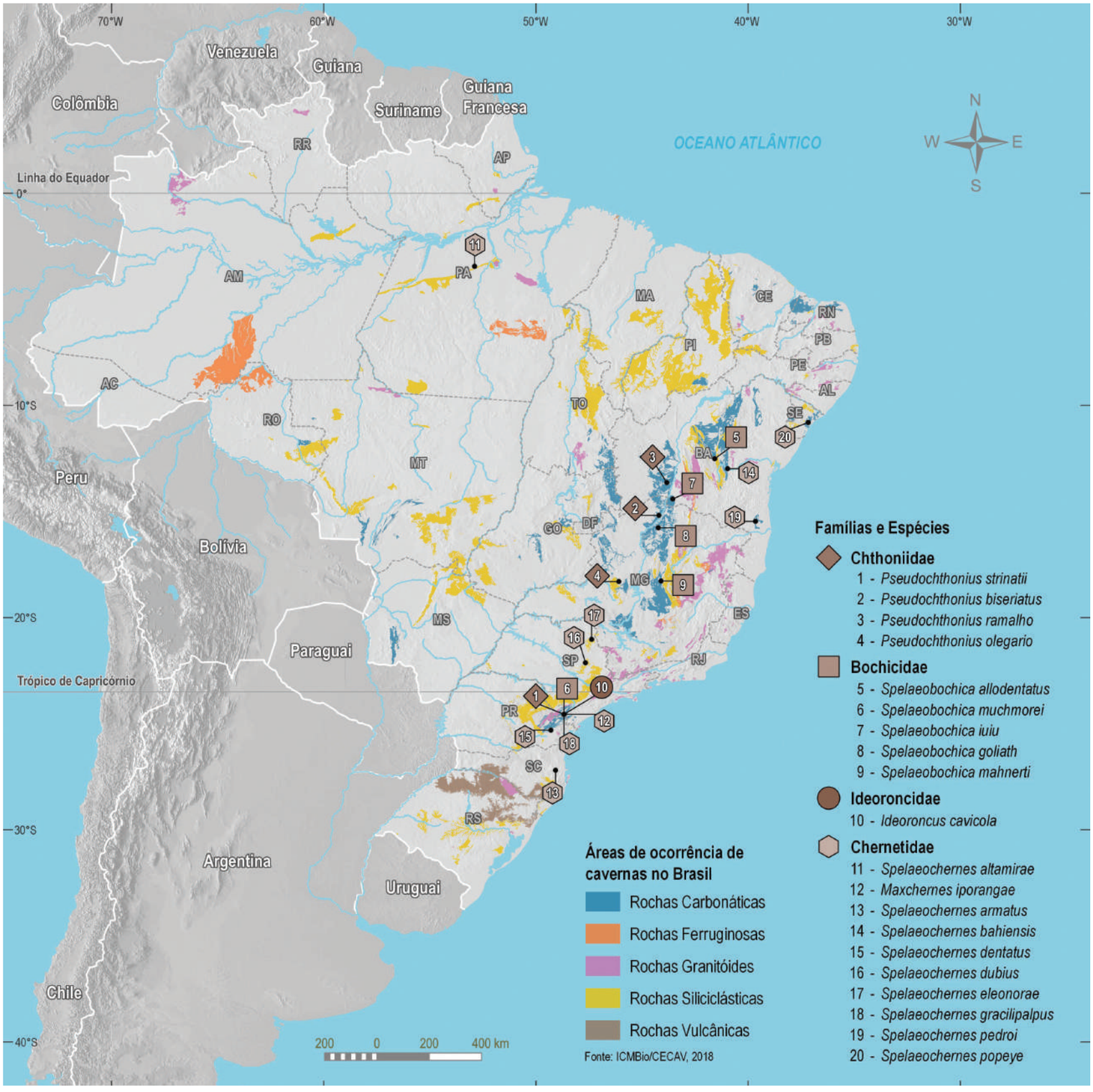


Figura 10. Mapa com a localidade-tipo das espécies de pseudoescorpiões troglóbios descritos para o Brasil.

Chave de identificação

Chave de identificação das famílias que ocorrem no Brasil (HARVEY, 1992; MAHNERT *et al.*, 1986).

1. Pernas anteriores com um artículo tarsal e, posteriores, com dois; dedos da quela do pedipalpo sem aparato de veneno; tricobótrio *dx* presente..... **2**

1´. Pernas anteriores e posteriores com o mesmo número de artículos tarsais; presença do aparato de veneno em pelo menos um dos dedos da quela do pedipalpo; ausência do tricobótrios *dx*..... **4**

2. Presença de lobos na margem anterior da carapaça; presença de placas laterais no opistosoma; pedipalpo em formato raptorial..... **Feaellidae**

2´. Ausência de lobos na margem anterior da carapaça; ausência de placas laterais no opistosoma; pedipalpo não raptorial..... **3**

3. *Rallum* com cerdas dispostas em linha reta, com a penúltima cerda recurva; tricobótrios *eb* e *esb* no dorso da mão da quela do pedipalpo..... **Lechytiidae**

3´. *Rallum* com cerdas não dispostas em linha reta, originando-se de uma aréola elíptica; tricobótrios *eb* e *esb* na base do dedo fixo..... **Chthoniidae**

4. Pernas com dois artículos tarsais..... **5**

4'. Pernas com um artículo tarsal..... **10**

5. Fêmur da perna IV mais curto que a patela, com a sutura entre os dois, diagonal; carapaça estreitando-se anteriormente (cúculo), e margem anterior da carapaça sem epístome..... **6**

5'. Fêmur e patela da perna IV aproximadamente com o mesmo comprimento, sutura entre os dois, vertical; carapaça sem formação do cúculo, e margem anterior da carapaça com presença de epístome **8**

6. Carapaça subtriangular; opistosoma suboval; ausência de tricobótrios no fêmur do pedipalpo; 1 cerda no *rallum* ..... **Geogarypidae**

6'. Carapaça subretangular; opistosoma subretangular; podem ocorrer 1-2 tricobótrios no fêmur do pedipalpo; mais de 1 cerda no *rallum*..... **7**

7. Ductos de veneno curtos, não ultrapassam o tricobótrio *et* ..... **Olpiidae**

7'. Ductos de veneno longos ..... **Hesperolpiidae**

8. Tricobótrio *t* lanceolado..... **Syarinidae**

8'. Tricobótrio *t* acuminado..... **9**

9. Um par de olhos, número maior de tricobótrios na quela, ausência de tubérculo no fêmur do pedipalpo ..... **Ideoroncidae**

9'. Olhos ausentes, número normal de tricobótrios na quela, presença de tubérculo no fêmur do pedipalpo ..... **Bochicidae**

10. Carapaça subtriangular; opistosoma suboval..... **11**

10'. Carapaça subretangular; opistosoma subretangular **12**

11. Ausência de uma depressão circular na região posterior da carapaça; tergitos em forma de Chevron; coxa IV bastante alongada posteriormente..... **Pseudochiridiidae**

11'. Presença de uma depressão circular na região posterior da carapaça; tergitos em forma de Chevron; coxa IV não alongada posteriormente..... **Cheiridiidae**

12. Junção fêmur/patela I e II perpendicular; esternitos dos machos com campos discretos de cerdas sensoriais ..... **Withiidae**

12'. Junção fêmur/patela I e II oblíqua; esternitos dos machos sem campos discretos de cerdas sensoriais **13**

13. Aparato de veneno presente em ambos os dedos do pedipalpo; machos com sacos coxais e órgão "chifre de carneiro"..... **Cheliferidae**

13'. Aparato de veneno presente em apenas um dos dedos do pedipalpo; machos sem sacos coxais e sem órgão "chifre de carneiro"..... **14**

14. Dedos do pedipalpo com pelo menos um dente acessório; aparato de veneno apenas no dedo móvel .....**Chernetidae**
14'. Sem dentes acessórios nos dedos dos pedipalpos; aparato de veneno apenas no dedo fixo..... **Atemnidae**

Principais coleções do Brasil

As principais coleções com exemplares de pseudoescorpiões no Brasil são a coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP e do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA. Uma coleção importante era a do Museu Nacional do Rio de Janeiro - MNRJ, que infelizmente foi perdida em um incêndio em 2018.

Agradecimentos

Agradeço aos membros e colaboradores do Laboratório de Estudos Subterrâneos - LES, da Universidade Federal de São Carlos - UFSCar, coordenado pela Prof.ª Dr.ª Maria Elina Bichuette, onde comecei e dei andamento em minha trajetória na Bioespeleologia e no estudo dos pseudoescorpiões. Agradeço às agências de fomento, CNPq e FAPESP, que financiaram diversos projetos do LES e proporcionaram a coleta de material biológico, bem como viagens a diversas cavernas em diferentes regiões do Brasil e, em especial, à CAPES pelo financiamento de minha trajetória durante o Mestrado e o Doutorado. Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da Universidade de São Paulo - USP, de Ribeirão Preto, e ao Laboratório de Acarologia da Universidade Estadual Paulista - UNESP, de São José do Rio Preto. Por fim, agradeço Robson de Almeida Zampaulo, pelo convite para participar deste livro, com o capítulo de Pseudoescorpiões.

Referências

ADIS, J.; HARVEY, M. S. How many Arachnida and Myriapoda are there world-wide and in Amazonia?. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, [*s.l.*], v. 35, n. 2, p. 139-141, 2000.

AGUIAR, N. O. **Diversidade e história de pseudoescorpiões (Arachnida), em floresta primária de terra firme, no Alto Rio Urucu, Coari, Amazonas**. 1999. 113 f. Tese (Doutorado) - Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas, Manaus, 1999.

AGUIAR, N. O.; BÜHRNHEIM, P. F. Phoretic pseudoscorpions associated with flying insects in Brazilian Amazônia. **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 26, n. 3, p. 452-459, 1998.

AGUIAR, N. O.; GUALBERTO, T. L.; FRANKLIN, E. A medium-spatial scale distribution pattern of Pseudoscorpionida (Arachnida) in a gradient of topography (altitude and inclination), soil factors, and litter in a central Amazonia Forest reserve, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, [*s.l.*], v. 66, n. 3, p. 791-802, 2006.

ANDRADE, R. **Estudo da história natural do pseudoescorpião cavernícola *Maxchernes iporangae* (Chernetidae)**. 1999. 74 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.

ANDRADE, R. **Estudo populacional do pseudo-escorpião cavernícola *Maxchernes iporangae* (Chernetidae, Pseudoscorpiones).** 2004. 126 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

ANDRADE, R.; GNASPINI, P. Feeding in *Maxchernes iporangae* (Pseudoscorpiones, Chernetidae) in captivity. **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 30, n. 3, p. 613-617, 2002.

ANDRADE, R.; MAHNERT, V. *Spelaeobochica muchmorei* sp. n., a new cavernicolous pseudoscorpion (Pseudoscorpiones: Bochicidae) from Brazil (São Paulo State). **Revue Suisse de Zoologie**, [*s.l.*], v. 110, n. 3, p. 541-546, 2003.

ASSIS, L.; VON SCHIMONSKY, D. M.; BICHUETTE, M. E. The first troglobitic *Pseudochthonius* Balzan, 1892 (Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from the karst area of Serra do Ramalho, Brazil: a threatened species. **Subterranean Biology**, v. 40, p. 109-128, 2021.

BEDOYA-ROQUEME, E.; TIZO-PEDROSO, E.; BARBIER, E.; LIRA, A. F. A. A new cave-dwelling *Maxchernes* Feio, 1960 (Pseudoscorpiones: Chernetidae) from Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 2021. DOI: 10.1080/01650521.2021.1948312.

BENAVIDES, L. R.; COSGROVE, J. G.; HARVEY, M. S.; GIRIBET, G. Phylogenomic interrogation resolves the backbone of the Pseudoscorpiones tree of life. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 139, p. 106509, 2019.

BICHUETTE, M. E.; SCHIMONSKY, D. M. V.; GALLÃO, J. E.; ANDRADE, R.; REGO, F. N. A. A. *Spelaeobochica allodentatus*

Mahnert, 2001. *In*: ICMBIO/MMA. **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção: invertebrados**. Brasília: ICMBIO, 2018a. v. 2, p. 549-550.

BICHUETTE, M. E.; SCHIMONSKY, D. M. V.; GALLÃO, J. E.; ANDRADE, R.; REGO, F. N. A. A. *Maxchernes iporangae* Mahnert & Andrade, 1998. *In*: ICMBIO/MMA. **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção: invertebrados**. Brasília: ICMBIO, 2018b. v. 2, p. 555-557.

CHAMBERLIN, J. C. **The arachnid order Chelonethida**. Stanford: Stanford University Press, 1931.

CHAMBERLIN, J. C.; MALCOLM, D. R. The occurrence of false scorpions in caves with special reference to cavernicolous adaptation and to cave species in the North American fauna (Arachnida-Chelonethida). **The American Midland Naturalist**, [*s.l.*], v. 64, n. 1, p. 105-115, 1960.

COSGROVE, J. G.; AGNARSSON, I.; HARVEY, M. S.; BINFORD, G. J. Pseudoscorpion diversity and distribution in the West Indies: sequence data confirm single island endemism for some clades, but not others. **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 44, n. 3, p. 257-271, 2016.

DECU, A.; DECU, V. Recherches sur la synusie du guano des grottes d'Olténie et du Banat (Roumanie) (Note préliminaire). **Annales de Spéléologie**, [*s.l.*], v. 19, n. 4, p. 781-797, 1964.

DEL-CLARO, K.; TIZO-PEDROSO, E. Ecological and evolutionary pathways of social behavior in Pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones). **Acta Ethologica**, [*s.l.*], v. 12, n. 1, p. 13-22, 2009.

FINLAYSON, G. R.; MADANI, G.; DENNIS, G.; HARVEY, M. S. First reported observation of phoresy of pseudoscorpions on an endemic New Zealand mammal, the lesser short-tailed bat, *Mystacina tuberculata*. **New Zealand Journal of Zoology**, [*s.l.*], v. 42, n. 4, p. 298-301, 2015.

GARDINI, G. A revision of the species of the pseudoscorpion subgenus *Chthonius* (*Ephippiochthonius*) (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from Italy and neighbouring areas. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3655, n. 1, p. 1-151, 2013.

GARDINI, G. The species of the *Chthonius heterodactylus* group (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from the eastern Alps and the Carpathians. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3887, n. 2, p. 101-137, 2014.

GARWOOD, R. J.; DUNLOP, J. Three-dimensional reconstruction and the phylogeny of extinct chelicerate orders. **PeerJ**, [*s.l.*], v. 2, p. e641, 2014.

GIRIBET, G. Current views on chelicerate phylogeny - A tribute to Peter Weygoldt. Zoologischer. **Anzeiger**, [*s.l.*], v. 273, p. 7-13, 2018.

GIRIBET, G.; EDGECOMBE, G. D.; WHEELER, W. C.; BABBITT, C. Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. **Cladistics**, [*s.l.*], v. 18, n. 1, p. 5-70, 2002.

GNASPINI-NETTO, P. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil: primeira aproximação. **Revista brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 33, n. 2, p. 183-192, 1989.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 38, n. 3, p. 549-584, 1994.

GNASPINI, P; TRAJANO, E. Guano communities in tropical caves. *In*: WILKENS, H; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (ed.). **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elsevier: Amsterdam, 2000. p. 251-268.

HARMS, D.; DUNLOP, J. A. The fossil history of pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones). Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. **Fossil Record**, [*s.l.*], v. 20, n. 2, p. 215-238, 2017.

HARMS, D.; NENTWIG, W.; GLOOR, D.; HARVEY, M. S. Introducing the World Arachnida Catalog: the new research environment for (almost all) arachnid orders. **The Journal of Arachnology**, v. 50, p. 113-117, 2022. DOI: 10.1636/JoA-S-21-063.

HARRISON, S. E.; GUZIK, M. T.; HARVEY, M. S.; AUSTIN, A. D. Molecular phylogenetic analysis of Western Australian troglobitic chthoniid pseudoscorpions (Pseudoscorpiones: Chthoniidae) points to multiple independent subterranean clades. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 28, n. 4, p. 386-400, 2014.

HARVEY, M. S. The phylogeny and classification of the Pseudoscorpionida (Chelicerata: Arachnida). **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 6, n. 6, p. 1373-1435, 1992.

HARVEY, M. S. The systematics of the Hydiae (Pseudoscorpionida: Neobisioidea). **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 7, n. 1, p. 1-32, 1993.

HARVEY, M. S. Redescription and the systematic position of the Brazilian genus *Xenochernes* Feio (Pseudoscorpionida: Chernetidae). **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 22, n. 2, p. 131-137, 1994.

HARVEY, M. S. The neglected cousins: what do we know about the smaller arachnid orders?. **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 30, n. 2, p. 357-372, 2002.

HARVEY, M. S. **Pseudoscorpions of the World: version 3.0.** [*S.l.*]: Western Australian Museum Perth., 2013. Disponível em: http://museum.wa.gov.au/catalogues-beta/pseudoscorpions.

HARVEY, M. S.; VOLSCHENK, E. S. Systematics of the Gondwanan pseudoscorpion family Hyidae (Pseudoscorpiones: Neobi-

sioidea): new data and a revised phylogenetic hypothesis. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 21, n. 4, p. 365-406, 2007.

HARVEY, M. S.; ANDRADE, R.; PINTO-DA-ROCHA, R. The first New World species of pseudoscorpion family Feaellidae (Pseudoscorpiones: Feaelloidea) from the Brazilian Atlantic Forest. **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 44, n. 2, p. 227-234, 2016.

HARVEY, M. S.; SHEAR, W. A.; HOCH, H. Onychophora, Arachnida, myriapods and Insecta. *In*: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (ed.). **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier, 2000. 791 p.

HARVEY, M. S.; LOPES, P. C.; GOLDSMITH, G. R.; HALAJIAN, A.; HILLYER, M. J.; HUEY, J. A. A novel symbiotic relationship between sociable weaver birds (*Philetairus socius*) and a new cheliferid pseudoscorpion (Pseudoscorpiones: Cheliferidae) in southern Africa. **Invertebrate Systematics**, [*s.l.*], v. 29, p. 444-456, 2015.

HEURTAULT, J. Pseudoscorpions. *In*: JUBERTHIE, C.; DECU, V. (ed.). **Encyclopaedia biospeologica**. Moulis and Bucarest: Société de Biospeologie, 1994. v. 1, p. 185-196.

HOFF, C. C. The pseudoscorpions of Illinois. **Illinois Natural History Survey Bulletin**, [*s.l.*], v. 24, n. 4, 1949.

HOFF, C. C. The ecology and distribution of the pseudoscorpions of north-central New Mexico. **Publications in Biology. University of New Mexico**, [*s.l.*], v. 8, p. 1-68, 1959.

JUDSON, M. L. I. A new and endangered species of the pseudoscorpion genus *Lagynochthonius* from a cave in Vietman, with notes on chelal morphology and the composition of the Tyrannochthoniini (Arachnida, Chelonethi, Chthoniidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 1627, n. 1, p. 53-68, 2007.

LEGG, G. Taxonomy and the dangers of sex with special reference to pseudoscorpions. **Advances in Arachnology and Developmental Biology**, Belgrade, p. 247-257, 2008. Papers dedicated to Prof. Dr. Božidar Ćurčić.

LEGG, D. A.; SUTTON, M. D.; EDGECOMBE, G. D. Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies. **Nature Communications**, [*s.l.*], v. 4, p. 3485, 2013.

LIRA, A. F. A.; BEDOYA-ROQUEME, E.; OITAVEN, L. P. C.; DE MOURA, G. J. B.; PEDROSO, E. T. Predation of a pseudoscorpion (Pseudoscorpiones, Olpiidae) by *Gymnodactylus geckoides* (Squamata, Phyllodactylidae) in a Brazilian seasonal tropical dry forest. **Revista Ibérica de Aracnología**, [*s.l.*], v. 36, p. 150-152, 2020a.

LIRA, A. F. A.; BEDOYA-ROQUEME, E.; RODRIQUES, G. G.; TIZO-PEDROSO, E. New records of pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpiones) from the Caatinga biome, Brazil: a checklist and a map of species richness distribution. **Check List**, [*s.l.*], v. 16, n. 2, p. 471-484, 2020b.

LIRA, A. F. A.; TIZO-PEDROSO, E.; ALBUQUERQUE, C. M. R. Phoresy by *Americhernes* aff. *incertus* (Pseudoscorpiones: Chernetidae) on a tropical fly *Fannia canicularis* (Diptera: Fanniidae) in a fragment of the Atlantic Forest, Brazil. **Entomological News**, [*s.l.*], v. 124, n. 1, p. 24-28, 2014.

MAHNERT, V. Pseudoskorpione (Arachnida) aus dem Amazonas-Gebiet (Brasilien). **Revue Suisse de Zoologie**, [*s.l.*], v. 86, p. 719-810, 1979.

MAHNERT, V. Pseudoscorpions (Arachnida) from the lower amazon region. **Revista Brasileira de Entomologia**, [*s.l.*], v. 29, n. 1, p. 75-80, 1985.

MAHNERT, V. Cave-dwelling pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpiones) from Brazil. **Revue Suisse de Zoologie**, [*s.l.*], v. 108, n. 1, p. 95-148, 2001.

MAHNERT, V.; ADIS, J. Pseudoscorpiones. *In*: ADIS, J. (ed.). **Amazonian Arachnida and Myriapoda**. Sofia, Moscow: Pensoft Publishers, 2002. p. 367-380.

MAHNERT, V.; ADIS, J.; BÜHRNHEIM, P. F. Key to families of Amazonian Pseudoscorpiones (Arachnida). **Amazoniana**, [*s.l.*], v. 10, n. 1, p. 21-40, 1986. In English, German and Portuguese.

MARTIN, B. The influence of patterns of guano renewal on bat guano arthropod communities. **Cave Research Foundation Annual Report**. [*S.l.: s.n.*], 1977. p. 24-36.

MORIKAWA, K. Ecological and some biological notes on Japanese pseudoscorpions. **Memoirs of Ehime University**, [*s.l.*], v. 4, p. 417-435, 1962.

MOULDS, T. A.; MURPHY, N.; ADANS, M.; REARDON, T.; HARVEY, M. S.; JENNINGS, J.; AUSTIN, A. D. Phylogeography of cave pseudoscorpions in southern Australia. **Journal of Biogeography**, [*s.l.*], v. 34, p. 951-962, 2007.

MOURA, R. F.; TIZO-PEDROSO, E.; DEL-CLARO, K. Colony size, habitat structure, and prey size shape the predation ecology of a social pseudoscorpion from a tropical savanna. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, [*s.l.*], v. 72, n. 7, p. 1-9, 2018.

MUCHMORE, W. B. Clarification of the genera *Hesperochernes* and *Dinocheirus* (Pseudoscorpionida, Chernetidae). **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], p. 25-36, 1974.

MUCHMORE, W. B. Pseudoscorpionida. *In*: DINDAL, D. L. (ed.). **Soil Biology Guide**. New York: John Wiley and Sons, 1990. p. 503-527.

MURIENNE, J.; HARVEY, M. S.; GIRIBET, G. First molecular phylogeny of the major clades of Pseudoscorpiones

(Arthropoda: Chelicerata). **Molecular phylogenetics and Evolution**, [*s.l.*], v. 49, n. 1, p. 170-184, 2008.

NEGREA, A.; NEGREA, S. Sur la synusie du guano des grottes du Banat (Roumanie). **Traval de l'Institute de Spéologie Émile Racovitza**, [*s.l.*], v. 10, p. 81-122, 1971.

ONTANO, A. Z.; GAINETT, G.; AHARON, S.; BALLESTEROS, J. A.; BENAVIDES, L. R.; CORBETT, K. F.; GAVISH-REGEV, E.; HARVEY, M. S.; MONSMA, S.; SANTIBÁÑEZ-LÓPEZ, C. E.; SETTON, E. V. W.; ZEHMS, J. T.; ZEH, J. A.; ZEH, D. W.; SHARMA, P. P. Taxonomic sampling and rare genomic changes overcome long-branch attraction in the phylogenetic placement of pseudoscorpions. **Molecular Biology and Evolution**, [*s.l.*], v. 31, n. 11, p. 2963-2984, 2021.

OPATOVA, V.; ŠT'ÁHLAVSKÝ, F. Phoretic or not? Phylogeography of the pseudoscorpion *Chernes hahnii* (Pseudoscorpiones: Chernetidae). **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 46, n. 1, p. 104-113, 2018.

POINAR, G. O.; CURCIC, B. P. M.; COKENDOLPHER, J. C. Arthropd phoresy involving pseudoscorpions in the past and present. **Acta Arachnologica**, [*s.l.*], v. 47, p. 79-96, 1998.

RATTON, P.; MAHNERT, V.; FERREIRA, R. L. A new cave-dwelling species of *Spelaeobochica* (Pseudoscorpiones: Bochicidae) from Brazil. **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 40, n. 3, p. 274-280, 2012.

REBOLEIRA, A. S. P. S.; ZARAGOZA, J. A.; GONÇALVES, F.; OROMI, P. *Titanobochica*, surprising discovery of a new cave-dwelling genus from southern Portugal (Arachnida: Pseudoscorpiones: Bochicidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 2681, n. 1, p. 1-19, 2010.

REDDELL, J. R. Spiders and related groups. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (ed.). **Encyclopedia of caves**. 2nd ed. Waltham, MA, USA: Elsevier, 2012. p. 786-797.

RIBEIRO, R. F.; GOMES, F. C.; TIZO, A. F. S.; TIZO-PEDROSO, E.; DEL-CLARO, K. Cooperative foraging in neotropical pseudoscorpions: effects of prey changes on behavioral adjustments of colonies. **Acta ethologica**, [*s.l.*], v. 21, n. 3, p. 153-161, 2018.

RODRIGUES, S. M.; PEDROSO, E. T. Estado da Arte: um olhar sobre as publicações em revistas envolvendo pseudoscorpiões. *In*: CONGRESSO DE ENSINO, PESQUISA E EXTENSÃO DA UEG, 2018. **Anais** [...]. [*S.l.: s.n.*], 2018.

SANTOS, J. C.; TIZO-PEDROSO, E.; FERNANDES, G. W. A case of phoresy of *Semeiochernes armiger* Balzan, 1892 (Pseudoscorpiones: Chernetidae) on the giant tropical fly *Pantophthalmus tabaninus* Thunberg, 1819 (Diptera: Pantophthalmidae) in an Amazonian rain forest, Pará. **Lundiana: International Journal of Biodiversity**, [*s.l.*], v. 6, p. 11-12, 2005.

SCHIMONSKY, D. M. V.; BICHUETTE, M. E. Distribution of cave-dwelling pseudoscorpions (Arachnida) in Brazil. **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 47, n. 1, p. 110-123, 2019.

SCHIMONSKY, D. M. V.; BICHUETTE, M. E.; MAHNERT, V. First record of the family Pseudochiridiidae (Arachnida, Pseudoscorpiones) from continental South America – a *Pseudochiridium* from a Brazilian cave. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3889, n. 3, p. 442-446, 2014.

SHARMA, P. P.; GIRIBET, G. A revised dated phylogeny of the arachnid order Opiliones. **Frontiers in Genetics**, [*s.l.*], v. 5, n. 255, p.1-13, 2014.

SHARMA, P. P.; KALUZIAK, S. T.; PEREZ-PORRO, A. R.; GONZALEZ, V. L.; HORMIGA, G.; WHEELER, W. C.; GIRIBET, G. Phylogenomic interrogation of Arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. **Molecular Biology and Evolution**, [*s.l.*], v. 31, n. 11, p. 2963-2984, 2014.

SHULTZ, J. W. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. **Cladistics**, [*s.l.*], v. 6, n. 1, p. 1-38, 1990.

SHULTZ, J. W. Morphology of the prosomal endoskeleton of Scorpiones (Arachnida) and a new hypothesis for the evolution of cuticular cephalic endoskeletons in arthropods. **Arthropod structure & development**, [*s.l.*], v. 36, n. 1, p. 77-102, 2007.

TIZO-PEDROSO, E; DEL-CLARO, K. Matriphagy in the neotropical pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888) (Atemnidae). **The Journal of Arachnology**, [*s.l.*], v. 33, n. 3, p. 873-877, 2005.

TIZO-PEDROSO, E.; DEL-CLARO, K. Is there division of labor in cooperative pseudoscorpions? An analysis of the behavioral repertoire of a tropical species. **Ethology**, [*s.l.*], v. 117, n. 6, p. 498-507, 2011.

TIZO-PEDROSO, E.; DEL-CLARO, K. Social parasitism: emergence of the cuckoo strategy between pseudoscorpions. **Behavioral Ecology**, [*s.l.*], v. 25, n. 2, p. 335-343, 2014.

TIZO-PEDROSO, E.; DEL-CLARO, K. Capture of large prey and feeding priority in the cooperative pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator*. **Acta Ethologica**, [*s.l.*], v. 21, p. 109-117, 2018.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. **Encyclopedia of caves**. 2nd ed. Waltham: Elsevier, 2012. p. 275-277.

TRAJANO, E.; CARVALHO, M. R. de. 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**, v. 22, p. 1-26, 2017. DOI: 10.3897/subtbiol.22.9759.

VAN DER HAMMEN, L. **An introduction to comparative**

arachnology. Netherlands: SPB Academic Publishing bv, 1989. p. 576.

VIANA, A. C. M.; SOUZA, M. F.; FERREIRA, R. L. *Spelaeobochica goliath* (Arachnida: Pseudoscorpiones: Bochicidae), a new troglobitic pseudoscorpion from Brazil. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4402, n. 3, p. 585-594, 2018.

VIANA, A. C. M.; FERREIRA, R. L. *Spelaeobochica mahnerti*, a new cave-dwelling pseudoscorpion from Brazil (Arachnida: Pseudoscorpiones: Bochicidae), with comments on the troglomorphism of the Brazilian bochicid species. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4731, n. 1, 2020.

WEYGOLDT, P. **The biology of pseudoscorpions**. Cambridge: Harvard University Press, 1969. p. 145.

WEYGOLDT, P.; PAULUS, H. F. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata 1 II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, [*s.l.*], v. 17, n. 3, p. 177-200, 1979.

WHEELER, W. C.; HAYASHI, C. Y. The phylogeny of the extant chelicerate orders. **Cladistics**, [*s.l.*], v. 14, n. 2, p. 173-192, 1998.

WHEELER, W. C.; CODDINGTON, J. A.; CROWLEY, L. M.; DIMITROV, D.; GOLOBOFF, P. A.; GRISWOLD, C. E.; HORMIGA, G.; PRENDINI, L.; RAMÍREZ, M. J.; SIERWALD, P.; ALMEIDA-SILVA, L.; ALVAREZ-PADILLA, F.; ARNEDO, M. A.; BENAVIDES SILVA, L. R.; BENJAMIN, S. P.; BOND, J. E.; GRISMADO, C. J.; HASAN, E.; HEDIN, M.; ZHANG, J. The spider tree of life: Phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. **Cladistics**, [*s.l.*], v. 6, n. 33, p. 574-616, 2017.

WORLD Pseudoscorpiones Catalog. Bern: Natural History Museum Bern, 2022. Disponível em: http://wac.nmbe.ch. Acesso em: 26 maio 2022.

ZEH, J. A.; ZEH, D. W. Sex via the substrate: mating system and sexual selection in pseudoscorpions. *In*: CHOE, J.; CRESPI, B. J. (ed.). **Social competition and cooperation in insects and arachnids. Evolution of mating system**. Princeton: Princeton University Press, 1997. v. 1, p. 329-339.

VERTE

BRADOS

Epicrates cenchria
Thiago dos Santos

24

Anfíbios e Répteis

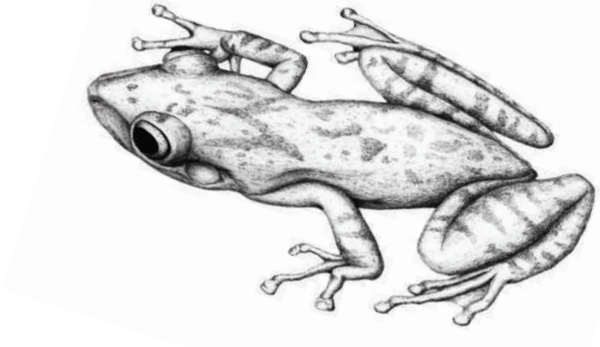
THIAGO DOS SANTOS
Bios Réplicas

RODRIGO LOPES FERREIRA
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS
Universidade Federal de Lavras - UFLA

ADRIANO MARQUES DE SOUZA
Bios Réplicas

MAURÍCIO CARLOS MARTINS DE ANDRADE
JÚLIO CÉSAR ROCHA COSTA
Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio

PAULA CABRAL ETEROVICK
Technische Universität Braunschweig
Zoologisches Institut - Braunschweig - Germany



Introdução geral

Os registros iniciais da presença da herpetofauna em cavernas foram feitos na Europa e na América do Norte, sendo que a primeira referência data do ano de 1689, quando o barão Janez Vajkard Valvasor (também conhecido Johann Weikhard Freiherr von Valvasor) comenta, em seu livro "A Glória do Ducado da Carniola", a existência de um "dragão" habitando lagos subterrâneos na Eslovênia (TRAJANO; BICHUETTE, 2006). Tratava-se de uma salamandra (*Proteus anguinus*), que foi posteriormente descrita por Laurenti em 1768 e representa um marco para a biologia subterrânea, pois foi a primeira espécie endêmica deste ambiente a receber uma descrição formal (TRAJANO; BICHUETTE, 2006). Posteriormente, nos anos 1950, cinco espécies de anuros, três espécies de salamandras e duas espécies de serpentes foram registradas em cavernas dos Estados Unidos (BARR, 1953; BLAIR, 1951; BRODE, 1958; RAND, 1950).

Historicamente, as salamandras, por incluírem espécies troglóbias, foram mais relatadas e estudadas em cavernas do que os demais anfíbios e répteis de forma geral (BESHARSE; HOLSINGER, 1977; BRUCE, 1979; GORI£KI *et al.*, 2019; MILLER; NIEMILLER, 2008). Registros fósseis demonstram que esses animais já utilizavam as cavernas durante o Pleistoceno (BLAIN *et al*., 2008; CRUZ *et al*., 2016). Provavelmente, este comportamento originou-se em decorrência da utilização de cavernas como abrigos/refúgio durante os períodos de extremos climáticos (glaciações) representando, portanto, uma termorregulação comportamental (DOWLING, 1956; FENOLIO *et al*., 2005; RESETARITS JR., 1986). A realização de estudos que abordam a presença de anfíbios e répteis (para além das salamandras) em cavernas tornou-se mais frequente apenas recentemente. Alguns destes estudos envolveram apenas coletas ou registros pontuais, já outros, algum tipo de monitoramento e a identificação de espécies troglóbias e troglófilas (BISWAS, 2014; KÖHLER *et al.*, 2010; MATAVELLI *et al.*, 2015; NIEMILLER; MILLER, 2009; SUWANNAPOOM *et al.*, 2018).

Herpetofauna e o ambiente cavernícola

Atualmente, o Brasil possui 1.188 espécies de anfíbios e 848 espécies de répteis (COSTA *et al*., 2021; SEGALLA *et al*., 2021), uma das mais ricas herpetofaunas e um dos mais diversos patrimônios espeleológicos do mundo. No entanto, a presença da herpetofauna em cavernas no país foi negligenciada por décadas (MATAVELLI *et al*., 2015). Os primeiros relatos surgiram a partir da década de 1980, em publicações que abordavam sinopses da fauna cavernícola brasileira, restringindo-se geralmente ao nível de família ou gênero, com poucos registros ao nível de espécie (DESSEN *et al.*, 1980; PINTO-DA-ROCHA, 1995; TRAJANO, 1987; TRAJANO; GNASPINI-NETO, 1991). Tais registros, apesar de inicialmente importantes, ocorreram pontualmente e não envolveram qualquer tipo de monitoramento nem aprofundaram nos aspectos ecológicos e comportamentais do uso do ambiente cavernícola.

Historicamente, a ausência de estudos mais consistentes sobre o tema no Brasil ajudou, até recentemente, a propagar a falsa impressão de que a ocorrência de répteis e anfíbios em cavernas brasileiras acontecia, principalmente, de forma acidental. Tal fato pode ser claramente observado em grande parte dos estudos de sinopse da fauna cavernícola brasileira e, principalmente, na grande maioria dos estudos de impacto ambiental das últimas décadas que, quando citam algum registro da herpetofauna em cavernas, limitam-se a classificá-la a um maior nível taxonômico, sem atribuir-lhe, portanto, a devida importância. Embora ainda raros no meio científico, existem relatos de determinados comportamentos praticados por diferentes espécies nesse tipo de ambiente, tais como predação, vocalizações e, até mesmo, indícios de reprodução (DONATO *et al*., 2012; GOUVEIA *et al*., 2009; LIMA *et al*., 2012). Tais registros passaram a mostrar que a busca pelo ambiente subterrâneo pode ser motivada e não meramente acidental.

Recentemente, algumas publicações têm revelado a diversidade de anuros e répteis em cavernas brasileiras. Matavelli *et al.* (2015) registraram 54 espécies de anfíbios anuros em 223 cavernas amostradas em onze estados brasileiros, três biomas e sete litologias. Santos *et al.* (2022) amostraram a herpetofauna de 269 cavernas localizadas em seis litologias e em quatro estados brasileiros, com duas coletas sazonais (seca e chuva), obtendo registros de 53 espécies, sendo 34 de anfíbios anuros e 19 espécies de répteis. Contudo, o estudo realizado com a espécie *Bokermannohyla martinsi* Bokermann, 1964 (Figura 1A) foi o primeiro a conduzir o monitoramento sazonal de um táxon da

herpetofauna em ambiente subterrâneo brasileiro, com informações a nível individual de fidelidade às cavernas (ANDRADE *et al.*, 2021).

Novos estudos vêm sendo desenvolvidos nos últimos anos e trazem como foco a ecologia comportamental de anfíbios e répteis em cavernas brasileiras, inclusive com monitoramento sazonal sistemático, buscando mostrar a importância desses ambientes para algumas espécies (ANDRADE *et al.*, 2021; BERNARDI *et al.*, 2017; CAMPOS *et al.*, 2017). No entanto, esta abordagem ainda pode ser considerada incipiente no Brasil, onde as informações sobre a presença e a relação da herpetofauna com as cavidades naturais subterrâneas precisam ser melhor esclarecidas. Os dados disponíveis ainda não permitem sequer a classificação da maioria das espécies de forma assertiva como troglófila ou trogloxena, por exemplo.

Por outro lado, estudos realizados fora do Brasil, como no México, nos Estados Unidos, na Índia e na Itália, demonstraram que algumas espécies de anuros podem ser comuns em cavernas, explorando-as regularmente ou selecionando-as com base em características ambientais específicas (BISWAS, 2014; ESPINO DEL CASTILHO *et al.*, 2009; FENOLIO *et al.*, 2005; KÖHLER *et al.,* 2010; LUNGHI *et al.*, 2014). Da mesma forma, apesar de a maioria dos répteis ser considerada acidental, algumas espécies podem buscar refúgio em cavernas durante períodos quentes e secos (NIEMILLER; MILLER, 2009). As salamandras permanecem como o único grupo, na herpetofauna, que possui espécies troglóbias conhecidas (NIEMILLER *et al*., 2016). Porém, diversos estudos mostraram que algumas espécies de répteis e anfíbios são trogloxenas ou mesmo troglófilas, o que demonstra diferentes níveis de dependência destas espécies em relação ao ambiente subterrâneo (ESPINO DEL CASTILHO *et al.*, 2009; FENOLIO *et al.,* 2005; NIEMILLER *et al*., 2016; NIEMILLER; MILLER, 2009; RESETARITS JUNIOR, 1986; ROGOWITZ *et al.,* 2001; SUWANNAPOOM *et al.,* 2018).

A redução nas taxas de predação, a elevada umidade, a relativa estabilidade ambiental e a disponibilidade de alimento são algumas das características das cavernas que podem atrair diferentes espécies (oportunistas ou não) para explorar estes ambientes (ANDRADE *et al.*, 2021; BISWAS, 2014). Assim, algumas espécies podem utilizar as cavernas como fontes de alimento e locais para abrigo, hibernação, reprodução e proteção contra predadores (ANDRADE *et al*., 2021; BISWAS, 2014; BROWN, 1984; MATAVELLI *et al.,* 2015; TRAJANO; BICHUETTE, 2006).

No entanto, um componente importante do nicho ecológico de uma espécie ectotérmica (o que inclui todas as espécies de répteis e anfíbios) é a disponibilidade de ambientes onde possam efetuar a termorregulação comportamental (POUGH *et al*., 2008). Em anfíbios, soma-se a dependência de ambientes de alta umidade devido à necessidade de manutenção da homeostasia hídrica da pele (POUGH *et al*., 2008). Assim, as cavernas servem de refúgio contra condições ambientais externas desfavoráveis (BISWAS, 2014) por possuírem geralmente alta umidade e temperaturas amenas e estáveis em áreas mais distantes da entrada (FERREIRA, 2005).

Em regiões temperadas, as cavernas podem ser usadas por anuros no verão para evitar a desidratação causada pelo calor e pela baixa umidade (BARR, 1953; PRATHER; BRIGGLER, 2001), bem como para evitar a mortalidade causada pelos extremos de temperatura no inverno (RESETARITS JUNIOR, 1986; RESETARITS JUNIOR; ALDRIGER, 1988). Nessas regiões, anuros foram registrados em maior número nas cavernas durante o outono e o inverno, períodos em que as condições ambientais externas são muito severas (FENOLIO *et al*., 2005; LUNGHI *et al.,* 2014; RESETARIST JUNIOR, 1986). Tais organismos hibernavam ou reduziam a atividade durante estes períodos (ROSA; PENADO, 2013). Já em regiões áridas e semiáridas, a colonização das cavernas por anuros está relacionada à busca por temperaturas mais amenas e umidade relativa do ar superior à observada em ambientes de superfície (BROWN, 1984; FELLERS *et al.*, 2010; GOUVEIA *et al.*, 2009; TRAJANO; BICHUETTE, 2006), permitindo aos anuros escaparem ou mitigarem os efeitos do clima adverso (ARZABE, 1999; BENTLEY, 1966).

A morfologia das entradas das cavernas parece ser outro fator relacionado à colonização e à composição da herpetofauna cavernícola (BLAIN *et al*., 2008). Em locais com entrada vertical, os Squamata (principalmente lagartos e lagartixas) prevalecem como representantes da herpetofauna, enquanto em locais com entrada predominantemente horizontal, os anuros se sobressaem (BLAIN *et al*., 2008); mas não basta apenas um ambiente atraente e propício para a colonização das cavernas. Também são necessários ajustes comportamentais, variações fenotípicas e adaptações morfológicas e fisiológicas para o sucesso de vida

destas espécies no ambiente subterrâneo (BISWAS, 2009; 2010). No caso dos anuros, o hábito noturno, a presença de discos digitais e membranas interdigitais são algumas das adaptações comportamentais e morfológicas comuns às espécies mais frequentes em cavernas (ANDRADE *et al.*, 2021; BISWAS, 2014; LURÍA-MANZANO; RAMÍREZ-BAUTISTA, 2017).

A exploração de cavernas como locais de reprodução, apesar de bem relatada entre as salamandras, parece incomum e é registrada para um pequeno número de espécies de anfíbios anuros (FARAONE; VALVO, 2018). Porém, a reprodução em cavernas, quando registrada, sugere que estes ambientes são explorados de forma eficaz por essas espécies (FARAONE; VALVO, 2018). Os relatos de forrageamento da herpetofauna em cavernas também demonstram adaptação ao meio subterrâneo. Além de participarem da cadeia alimentar como predadores (FENOLIO *et al*., 2005) e, esporadicamente como presas, esses animais também podem, em alguns casos, contribuir com aporte energético aos ambientes cavernícolas, geralmente pobres em energia, com suas fezes e cadáveres (RESETARITS JUNIOR, 1986).

Apesar dos estudos envolvendo a presença da herpetofauna em cavernas terem muito a evoluir em diversos países, os resultados obtidos até o momento nos últimos anos levaram ao aumento do conhecimento sobre a biologia e a ecologia de várias espécies, incluindo até mesmo a descrição de novas espécies (CANEDO *et al*., 2012; SUWANNAPOOM *et al*., 2018). Os registros aqui citados mostram a importância e a necessidade de se avaliar adequadamente os motivos da verdadeira associação de espécies da herpetofauna às cavernas e as diferentes especializações dessas espécies ao ambiente subterrâneo. O avanço da destruição dos habitats externos faz com que as cavernas possam tornar-se importantes abrigos para algumas espécies, o que justifica ainda mais a necessidade de compreender melhor essas associações. Obviamente, medidas de conservação e manejo efetivas de cavernas dependem de conhecimento mais amplo e que inclua toda a sua diversidade de forma geral (FERREIRA *et al.,* 2015; GIBERT; DEHARVENG, 2002; SOUZA-SILVA *et al.*, 2011).

Portanto, diante da crescente antropização dos ambientes naturais e de uma maior demanda pelos recursos naturais, o conhecimento sobre a biologia das espécies pode ajudar nas ações de conservação da herpetofauna e do patrimônio espeleológico, minimizando o impacto sobre populações animais afetadas e a destruição de cavernas. Desta forma, nos próximos itens apresentamos uma extensa revisão de informações disponíveis sobre ocorrência, biologia e ecologia dos répteis e anfíbios em cavernas brasileiras, bem como pretendemos estimular novos estudos envolvendo a herpetofauna presente nesse tipo de ambiente. É importante ressaltar que diversas espécies de répteis e anfíbios registradas em cavernas são endêmicas de uma região, pouco conhecidas e/ou ameaçadas de extinção, condições que por si só já devem ser levadas em consideração para a sua conservação.

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Apresentamos aqui uma compilação de registros realizados em um período de 22 anos (1999 a 2021), incluindo coletas de dados pontuais e estudos sazonais mais intensos. Os dados apresentados representam um compilado de (ANDRADE *et al.,* 2021; MATAVELLI *et al.*, 2015; SANTOS *et al.*, 2022), além de registros não publicados dos autores deste capítulo e contribuições de outros colaboradores. Apesar de fontes distintas, a metodologia empregada consistiu, em todos os casos, em censos por encontros visuais de busca ativa em toda a extensão das cavernas, incluindo vistoria minuciosa do piso, das paredes e, quando possível, do teto, quando estes eram acessíveis. Todos os inventários foram realizados no período diurno.

No entanto, vale destacar que em estudos mais recentes, além da busca ativa, também utilizaram-se transecções auditivas (Audio Strip Transect – AST) com o intuito de averiguar comportamentos de vocalização de anfíbios anuros (SANTOS *et al.,* 2022). Estes métodos complementam-se (CRUMP; SCOTT JUNIOR, 1994; ZIMMERMAN, 1994) e visam o diagnóstico dos padrões de abundância relativa de espécies em um curto espaço de tempo. A nomenclatura adotada para anfíbios segue o disposto por (FROST, 2020) e para répteis, por (UETZ, 2020).

Como resultados, foram obtidos registros em 534 cavernas, em 13 estados: Amazonas (1), Bahia (21), Ceará (9), Espírito Santo (4), Goiás (1), Pará (229), Minas Gerais (241), Mato Grosso (13), Rio Grande do Norte (6), Rio de Janeiro (1), São Paulo (1), Sergipe (5) e Tocantins (2). Tais cavernas estão inseridas em sete litologias: minério de ferro (330), calcário (149), granito (18), quartzito (19), arenito (12), conglomerado (5) e mármore (1), e estão situadas em quatro biomas: Amazônia, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica, além de áreas no ecótono entre Cerrado e Mata Atlântica. Ressalta-se uma evidente disparidade entre os registros por estado ou mesmo por litologias, evidenciando lacunas de conhecimento.

Em relação aos registros exclusivos por bioma, o bioma amazônico apresentou 25 espécies, sendo 16 anuros e nove répteis (quatro lagartos e cinco serpentes). O Cerrado apresentou 17

espécies, sendo 12 anuros e cinco répteis (três lagartos e duas serpentes). A Mata Atlântica apresentou nove espécies, sendo oito anuros e uma serpente. A Caatinga apresentou dez espécies, sendo sete anuros, uma cecília e duas serpentes. As áreas de ecótono entre Cerrado e Mata Atlântica apresentaram 50 espécies, com 31 espécies de anuros e 19 de répteis (cinco lagartos e 14 serpentes).

Ressalta-se que, até o momento, não foram registradas para o Brasil espécies de urodela em cavernas, apesar da ocorrência de salamandras do gênero *Bolitoglossa* no Norte do país. Entre os répteis, não existem registros publicados de anfisbênias, quelônios e crocodilianos em cavernas brasileiras. Entretanto, Alves (2007) relatou a ocorrência de uma espécie de crocodiliano (*Paleosuchus* cf. *trigonatus*) (Figura 2F) e uma de quelônio (*Podocnemis* sp.) próximo à região de entrada de uma caverna no estado do Amazonas. Apesar de raros, existem registros do uso de cavidades naturais subterrâneas como abrigo para uma população de *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768 na África (WILSON, 1987) e para quelônios no Tennessee, na América do Norte (NIEMILLER *et al.*, 2016). No Brasil, existem registros de jacarés em cavernas da região Norte do país, especialmente em estudos de licenciamento ambiental, entretanto estes dados não estão disponíveis na literatura científica.

Em relação à herpetofauna, foram registradas 121 espécies (Tabela 1), sendo 83 espécies de anfíbios (82 espécies de anuros e uma espécie de Gymnophiona) e 38 espécies de Squamata (13 espécies de lagartos e 25 espécies de serpentes). Para anfíbios, foram encontrados 22 gêneros, distribuídos em 13 famílias: Aromobatidae, Brachycephalidae, Bufonidae, Craugastoridae, Cycloramphidae, Dendrobatidae, Hylidae, Hylodidade, Microhylidae, Phyllomedusidae, Pipidae, Leptodactylidae e Siphonopidae. Para Squamata, foram registrados 25 gêneros (nove de lagartos e 16 de serpentes), distribuídos em 10 famílias, sendo cinco de lagartos (Gekkonidae, Gymnophthalmidae, Phyllodactylidae, Teiidae e Tropiduridae) e cinco de serpentes (Boidae, Colubridae, Dipsadidae, Viperidae e Elapidae) (Tabela 1).

A família Hylidae apresentou a maior riqueza de gêneros e espécies (seis gêneros e 17 espécies), o que não causa surpresa, visto que é a família de anuros mais diversa, com 373 espécies descritas até o momento para o Brasil (SEGALLA *et al.*, 2021). Além disso, vale ressaltar ainda que os hilídeos apresentam adaptações morfológicas e comportamentais que podem facilitar a ocupação de cavernas devido a seus hábitos arborícolas ou semi-arborícolas, ocupando assim uma quantidade maior de extratos e microambientes. Em seguida, apresentaram maior riqueza Brachycephalidae (um gênero e 12 espécies) e Bufonidae (dois gêneros e 11 espécies). Além destes, uma espécie de cecília foi encontrada, sendo a única representante da ordem Gymnophiona. Entre os Squamata, a família de serpentes Dipsadidae foi a mais representativa, com nove gêneros e 12 espécies registradas.

As áreas de ecótono de Cerrado/Mata Atlântica e do bioma amazônico apresentaram uma maior riqueza de espécies, o que se deve, provavelmente, ao fato de terem sido mais amostradas em termos de número de cavernas inventariadas. Áreas de ecótono entre Cerrado e Mata Atlântica apresentaram o maior número de espécies, sendo 36 de anuros e 20 de Squamata (Tabela 1). Uma maior diversidade de fitofisionomias encontradas nestas áreas, como floresta estacional semidecidual montana, floresta estacional decidual, campo rupestre, campo limpo, cerrado stricto senso e cerradão, dentre outras, também pode favorecer a ocorrência de espécies exclusivas de Mata Atlântica e Cerrado, assim como de espécies comuns a ambos os ambientes.

Entre as litologias amostradas, as cavernas em minério de ferro foram as que apresentaram uma maior riqueza da herpetofauna, provavelmente por estarem localizadas na Amazônia (principalmente no estado do Pará) e no Quadrilátero Ferrífero (estado de Minas Gerais), ambas regiões com elevada diversidade de espécies, muitas das quais endêmicas destes biomas. As cavidades naturais subterrâneas em minério de ferro, apesar de possuírem em geral extensão relativamente reduzida em relação a outras litologias (OLIVEIRA *et al.*, 2011), também apresentam uma elevada estabilidade climática (FERREIRA, 2005), oferecendo condições propícias para termorregulação destes animais. Além disso, como em geral boa parte das espécies encontradas em cavernas ferríferas posicionam-se em áreas próximo das entradas (zonas eufótica e disfótica), a pequena extensão dessas cavernas não seria um fator limitante para a utilização destes ambientes. Além disso, a diversidade de microambientes peculiares a essa litologia pode estimular a busca de abrigos diurnos ou sítios de forrageamento por muitas espécies de anfíbios e répteis (SANTOS *et al.*, 2022).

ANUROS

Os anuros registrados em cavernas brasileiras incluem tanto espécies de distribuição ampla quanto espécies endêmicas de diferentes biomas brasileiros. Algumas espécies apresentam uma recorrência no ambiente cavernícola, permanecendo nele por longos períodos, especialmente durante períodos mais secos, demonstrando que não podem ser consideradas acidentais. *Bokermannohyla martinsi*, espécie endêmica da região do Quadrilátero Ferrífero, utiliza cavernas durante todo o ano. Porém,

Tabela 1: Espécies da herpetofauna registrada em 530 cavernas amostradas em sete litologias e quatro biomas brasileiros. "Ecótono" refere-se a áreas de transição entre Mata Atlântica e Cerrado. Informações obtidas em (ANDRADE *et al.*, 2021; MATAVELLI *et al.*, 2015; SANTOS *et al.*, 2022).

Amphibia: Anura			
Familia	**Espécie**	**Litologias**	**Bioma**
Aromobatidae	*Allobates* gr. *marchesianus* (Melin, 1941)	Ferro	Amazônia
	Allobates sp.	Ferro	Amazônia
	Allobates sp.1	Ferro	Amazônia
	Allobates sp.2	Ferro	Amazônia
Brachycephalidae	*Ischnocnema guentheri* (Steindachner, 1864)	Ferro	Ecótono
	Ischnocnema izecksohni (Caramaschi & Kisteumacher, 1989, 1988)	Calcário	Ecótono
	Ischnocnema juipoca (Sazima & Cardoso, 1978)	Ferro, Calcário, Conglomerado, Quartzito	Ecótono
	Ischnocnema surda (Canedo, Pimenta, Leite & Caramaschi, 2010)	Calcário, Ferro	Ecótono
	Ischnocnema sp.	Arenito	Cerrado
	Ischnocnema sp. 1	Calcário	Cerrado
	Ischnocnema sp. 2	Granito	Mata Atlântica
	Ischnocnema sp. 3	Quartzito	Ecótono
	Ischnocnema sp. 4	Quartzito	Ecótono
	Ischnocnema sp. 5	Ferro	Ecótono
	Ischnocnema sp. 6	Ferro, Calcário	Ecótono
	Ischnocnema sp. 7	Calcário	Ecótono
Bufonidae	*Rhaebo guttatus* (Schneider, 1799)	Ferro, Arenito, Quartzito	Amazônia
	Rhinella marina (Linnaeus, 1758)	Ferro	Amazônia
	Rhinella ornata (Spix, 1824)	Ferro, Quartzito	Ecótono
	Rhinella rubescens (A. Lutz, 1925)	Ferro, Quartzito	Ecótono
	Rhinella diptycha (Cope, 1862)	Calcário, Arenito	Ecótono, Cerrado
	Rhinella crucifer (Wied-Neuwied, 1821)	Granito	Mata Atlântica
	Rhinella granulosa (Spix, 1824)	Calcário	Caatinga
	Rhinella aff. *magnussoni*	Ferro	Amazônia
	Rhinella jimi (Stevaux, 2002)	Calcário	Caatinga
	Rhinella sp.1	Calcário	Mata Atlântica
	Rhinella sp.2	Calcário	Mata Atlântica
Craugastoridae	*Haddadus binotatus* (Spix, 1824)	Quartzito	Ecótono
	Pristimantis fenestratus (Steindachner, 1864)	Conglomerado, Ferro	Amazônia
	Pristimantis sp.	Arenito	Cerrado

Cycloramphidae	*Thoropa miliaris* (Spix, 1824)	Ferro, Quartzito, Granito, Mármore	Ecótono, Mata Atlântica
	Thoropa megatympanum Caramaschi & Sazima, 1984	Ferro	Ecótono
	Proceratophrys boiei (Wied-Neuwied, 1824)	Ferro	Mata Atlântica
	Proceratophrys sp.	Ferro	Amazônia
Dendrobatidae	*Adelphobates galactonotus* (Steindachner, 1864)	Ferro	Amazônia
	Ameerega aff. *berohoka*	Granito	Cerrado
	Ameerega flavopicta (A. Lutz, 1925)	Ferro, Arenito	Amazônia
Hylidae	*Trachycephalus nigromaculatus* Tschudi, 1838	Calcário	Ecotono
	Bokermannohyla alvarengai (Bokkermann, 1956)	Ferro, Quartzito	Ecótono
	Bokermannohyla nanuzae (Bokkermann & Sazima, 1973)	Calcário, Ferro	Ecótono
	Aplastodiscus cavicola (Cruz & Peixoto, 1985)	Calcário, Ferro	Ecótono
	Bokermannohyla martinsi (Bokermann, 1964)	Calcário, Ferro, Quartzito	Ecótono
	Bokermannohyla saxicola (Bokermann, 1964)	Ferro	Ecótono
	Bokermannohyla sp.	Ferro	Ecótono
	Bokermannohyla sp.1	Ferro	Ecótono
	Scinax eurydice (Bokermann, 1968)	Calcário	Ecótono
	Scinax fuscovarius (A. Lutz, 1925)	Arenito, Conglomerado, Ferro, Calcário, Granito, Quartzito	Caatinga, Ecótono
	Scinax perereca Pombal, Haddad & Kasahara, 1995	Ferro, Calcário	Ecótono
	Scinax ruber (Laurenti, 1768)	Ferro	Ecótono
	Scinax aff. *ruber*	Arenito, Conglomerado	Cerrado, Ecótono
	Dendropsophus aff. *nanus*	Arenito	Cerrado
	Boana albopunctata (Spix, 1824)	Calcário	Ecótono
	Boana aff. *boans*	Ferro	Amazônia
	Boana faber (Wied, 1821)	Quartzito	Ecótono
Hylodidae	*Hylodes otavioi* Sazima & Bokermann, 1983, 1982	Ferro	Ecótono
	Hylodes sp.	Conglomerado	Mata Atlântica
Phyllomedusidae	*Phyllomedusa burmeisteri* Boulenger, 1882	Calcário	Mata Atlântica
Pipidae	*Pipa* aff. *pipa*	Ferro	Amazônia
Microhylidae	*Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885)	Calcário	Caatinga

	Leptodactylus labyrinthicus (Spix, 1824)	Conglomerado, Ferro, Calcário	Ecótono, Cerrado
	Leptodactylus syphax Bokermann, 1969	Calcário, Ferro	Amazônia, Caatinga
	Leptodactylus macrosternum Miranda-Ribeiro, 1926	Calcário	Caatinga, Cerrado
	Leptodactylus mystacinus (Burmeister, 1861)	Ferro, Calcário	Cerrado
	Leptodactylus pentadactylus (Laurenti, 1768)	Ferro	Amazônia
	Leptodactylus troglodytes A.Lutz, 1926	Calcário	Caatinga
	Leptodactylus vastus A.Lutz, 1930	Calcário	Cerrado
	Leptodactylus sp.	Calcário	Ecótono
	Leptodactylus sp. 1	Calcário	Caatinga
	Leptodactylus sp. 2	Ferro	Amazônia
	Leptodactylus sp. 3	Ferro	Amazônia
Leptodactylidae	*Leptodactylus* sp. 4	Calcário	Caatinga
	Physalaemus erythros (Caramaschi, Feio & Guimarães-Neto, 2003)	Ferro	Ecótono
	Physalaemus cuvieri Fitzinger, 1826	Ferro, Calcário	Ecótono, Caatinga
	Physalaemus nattereri (Steindachner, 1863)	Ferro	Cerrado
	Physalaemus sp.	Arenito	Cerrado
	Physalaemus sp. 1	Arenito	Cerrado
	Physalaemus sp. 2	Calcário	Cerrado
	Physalaemus sp. 3	Ferro	Ecótono
	Physalaemus sp. 4	Quartzito	Ecótono
	Physalaemus sp. 5	Conglomerado	Mata Atlântica
	Physalaemus sp. 6	Calcário	Caatinga
	Physalaemus sp. 7	Arenito	Cerrado
Gymnophiona			
Siphonopidae	*Siphonops* sp.	Calcário	Caatinga

Nota: Os registros identificados apenas ao nível de gênero não correspondem necessariamente a espécies novas, sendo estes decorrentes da ausência de coleta de exemplares para identificação até espécie.

Reptilia: Squamata			
Familia	**Espécie**		
Gekkonidae	*Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818)	Calcário	Cerrado, Ecótono
Gymnophthalmidae	*Potamites ecpleopus* (Cope, 1875)	Ferro	Amazônia
Phyllodactylidae	*Gymnodactylus darwinii* (Gray, 1845)	Calcário, Ferro	Ecótono
	Phyllopezus pollicaris (Spix, 1825)	Arenito	Cerrado
	Thecadactylus rapicauda (Houttuyn, 1782)	Ferro	Amazônia
Teiidae	*Salvator merianae* Duméril & Bibron, 1839	Calcário	Ecótono
	Ameiva ameiva (Linnaeus, 1758)	Ferro	Ecótono
Tropiduridae	*Plica plica* (Linnaeus, 1758)	Ferro	Amazônia
	Tropidurus torquatus (Wied, 1820)	Calcário	Ecótono
	Tropidurus sp.	Calcário, Ferro	Ecótono
	Tropidurus semitaeniatus (Spix, 1825)	Arenito	Cerrado
	Tropidurus hygomi Reinhardt & Lutken, 1862	Arenito	Cerrado
	Tropidurus oreadicus Rodrigues, 1987	Ferro	Amazônia
Boidae	*Epicrates crassus* Cope, 1862	Calcário	Ecótono
	Epicrates assisi Machado, 1945	Calcário	Cerrado
	Epicrates cenchria (Linnaeus, 1758)	Ferro	Amazônia
Colubridae	*Mastigodryas boddaerti* (Sentzen, 1796)	Ferro	Amazônia
	Clelia sp.	Calcário	Cerrado
	Spilotes pullatus (Linnaeus, 1758)	Ferro/Calcário	Amazônia, Cerrado
Dipsadidae	*Atractus pantostictus* Fernandes & Puorto, 1994	Calcário	Ecótono
	Dipsas mikanii (Schlegel, 1837)	Calcário	Ecótono
	Erythrolamprus aesculapii (Linnaeus, 1766)	Calcário	Ecótono
	Erythrolamprus poecilogyrus (Wied, 1824)	Calcário	Ecótono
	Erythrolamprus sp.	Ferro	Ecótono
	Oxyrhopus guibei Hoge & Romano, 1978	Calcário	Ecótono
	Pseudablabes patagoniensis (Girard, 1858)	Calcário	Ecótono
	Xenopholis undulatus (Jensen, 1900)	Ferro	Ecótono
	Pseudablabes patagoniensis (Lichtenstein, 1823)	Ferro	Amazônia
	Leptodeira annulata (Linnaeus, 1758)	Ferro	Amazônia
	Xenodon merremii (Wagler, 1824)	Ferro	Ecótono
	Thamnodynastes strigatus (Günther, 1858)	Granito	Mata Atlântica
Viperidae	*Bothrops jararaca* (Wied, 1824)	Calcário	Ecótono
	Bothrops neuwiedi Wagler, 1824	Ferro	Ecótono
	Bothrops moojeni Hoge, 1966	Calcário	Ecótono
	Bothrops erythromelas Amaral, 1923	Calcário	Caatinga
	Bothrops taeniatus Wagler, 1824	Ferro	Amazônia
	Crotalus durissus Linnaeus, 1758	Calcário	Ecótono
Elapidae	*Micrurus* sp.	Calcário	Caatinga

Figura 1. A) *Bokermannohyla martinsi* (Hylidae); **B)** *Bokermannohyla saxicola* (Hylidae); **C)** *Scinax fuscovarius* (Hylidae); **D)** *Thoropa miliaris* (Cycloramphidae); **E)** *Pristimantis fenestratus* (Craugastoridae); **F)** *Physalaemus cuvieri* (Leptodactylidae); **G)** *Leptodactylus labyrinthicus* (Leptodactylidae); **H)** *Rhinella diptycha* (Bufonidae); **I)** *Rhinella marina* (Bufonidae); **J)** *Ischnocnema juipoca* (Brachycephalidae); **K)** *Rhaebo gutattus* (Bufonidae); **L)** *Leptodactylus mystacinus* (Leptodactylidae). Fotos A-F, J-K (Robson de A. Zampaulo); G-I, L (Thiago dos Santos).

está presente em maior número no período seco, quando as condições externas são desfavoráveis, indicando que não é uma espécie acidental (ANDRADE *et al.*, 2021; CAMPOS *et al.*, 2017). Além disso, a espécie prefere cavidades naturais subterrâneas com condições de temperatura e umidade mais estáveis (ANDRADE *et al.*, 2021).

Scinax fuscovarius (A. Lutz, 1925) (Figura 1C) ocorre em cavernas de várias litologias e estados, apresenta ampla distribuição geográfica e adapta-se bem a diversos ambientes, inclusive a áreas antropizadas (CAFOFO-SILVA *et al*., 2009), sendo encontrada até mesmo dentro de residências. A espécie pode ser muito abundante em cavernas, demonstrando que é uma espécie muito bem adaptada a este ambiente.

Thoropa miliaris (Spix, 1824) (Figura 1D) é outra espécie registrada comumente em cavidades naturais subterrâneas de minério de ferro, quartzíticas e graníticas. Essa espécie ocorre em áreas rochosas e apresenta girinos semi-terrestres, associados a rochas, tornando-a apta até mesmo para a reprodução em ambientes cavernícolas.

Pristimantis fenestratus (Steindachner, 1864) (Figura 1E) é uma espécie de desenvolvimento direto, ou seja, sem estágio larval, observada em cavernas ferruginosas na Amazônia em alta abundância no período seco (BERNARDI *et al*., 2017). Assim como *Pristimantis*, diferentes espécies do gênero *Ischnocnema* (Figura 1J) são habitantes de folhiços em áreas florestadas. Também apresenta reprodução com ovos terrestres de desenvolvimento direto (DUELLMAN; TRUEB, 1986; HADDAD; PRADO, 2005; POMBAL JUNIOR; HADDAD, 2007) e é frequentemente registrado em cavidades ferruginosas e carbonáticas. A independência de corpos d'água para reprodução para esses gêneros pode facilitar o uso contínuo de cavernas por espécies com desenvolvimento direto (SANTOS *et al.*, 2022), sendo importante o desenvolvimento de estudos específicos sobre a biologia destas espécies.

A reprodução dentro de cavernas ainda não foi relatada no Brasil, embora existam indícios. A presença de girinos em corpos d'água no interior de cavidades naturais subterrâneas, apesar de registrada, não exclui a possibilidade de carreamento a partir de desovas depositadas a montante em ambiente epígeo. Sendo assim, mais estudos são necessários.

A alimentação de anuros dentro de cavernas brasileiras também foi pouco documentada. *Leptodactylus vastus* A. Lutz, 1930 foi registrada alimentando-se de artrópodes (baratas, grilos e aranhas) em uma caverna em Sergipe (FERREIRA *et al*., 2009a). Registros ao longo de uma década em uma caverna no estado de Sergipe mostraram a predação de morcegos (*Pteronotus personatus* Wagner, 1843) por duas espécies de anuros, *Rhinella jimi* (Stevaux, 2002) e *L. vastus*, como um hábito de forrageamento estabelecido em suas populações (GOUVEIA *et al*., 2009). De forma geral, esses anuros aglomeram-se na estreita entrada da caverna (Caverna Casa de Pedra, município de Itabaiana) ao entardecer e os morcegos são predados ao saírem para forragear, quando colidem uns com os outros e caem no chão (GOUVEIA *et al.*, 2009).

Estudos detalhados, no entanto, são raros para a maioria das espécies, mas poderiam revelar a natureza da sua relação com o ambiente cavernícola. Espécies abundantes nos locais onde ocorrem, como por exemplo as espécies dos gêneros *Ischnocnema, Pristimantis* e *Scinax*, são consideradas ideais para estudos ecológicos e de monitoramento em sistemas cársticos.

LAGARTOS

Tanto entre os lagartos quanto entre as serpentes registrados em cavernas, há uma grande variedade ecológica representada pela ocorrência de espécies terrestres, arborícolas, fossoriais, de forrageamento ativo ou passivo, além daquelas com alimentação especializada e outras consideradas como generalistas. Existem estudos que sugerem que algumas espécies de répteis podem utilizar as cavernas como locais para abrigo (BAUER *et al.*, 2002, 2003, 2010; ELLIS; PAUWELS, 2012) e outros que sugerem forrageamento como principal estímulo (SCHÄTTI, 1984).

Dentre as espécies de lagartos registradas em cavernas, *Thecadactylus rapicauda* (Houttuyn, 1782), *Hemidactylus mabouia* Moreau De Jonnès, 1818, *Phyllopezus pollicaris* (Spix, 1825) (Figura 2B) e *Gymnodactylus darwinii* (Gray, 1845) possuem características comuns entre si, como o hábito noturno e a capacidade de escalar rochas. *Thecadactylus rapicauda* (Gekkonidae) (Figura 2A) é registrada comumente em cavernas ferruginosas no Norte do país (SANTOS *et al.*, 2022) e tem se mostrado recorrente neste ambiente durante o dia, sugerindo seu uso como abrigo diurno. Estudos com lagartixas do gênero *Cyrtodactylus* (Gekkonidae) sugerem que o hábito noturno e a capacidade de escalar paredes favorecem a ocupação de cavernas como refúgio. No entanto, espécies desse gênero são mais recorrentes associadas a serrapilheira do que verdadeiramente adaptadas às cavernas (ELLIS; PAUWELS, 2012). Répteis de hábitos noturnos e forrageadores passivos mostraram-se mais recorrentes em ambientes cavernícolas de forma geral (SANTOS *et al.*, 2022).

Para forragear, lagartos podem adentrar nas cavidades naturais subterrâneas em busca de invertebrados e serpentes em busca de pequenos vertebrados, como anfíbios e pequenos mamíferos (incluindo morcegos e roedores) que possam ser visualizados ou percebidos pelo olfato. Estudos em ambientes

Figura 2. A) *Thecadactylus rapicauda* (Phyllodactylidae); **B)** *Phyllopezus pollicaris* (Phyllodactylidae); **C)** *Plica plica* (Tropiduridae); **D)** *Potamites ecpleopus* (Gymnophthalmidae); **E)** *Tropidurus* sp. (Tropiduridae); **F)** *Paleosuchus trigonatus* (Alligatoridae). Fotos: A, D (Thiago dos Santos); B, F (Xavier Prous); C, E (Robson de A. Zampaulo).

epígeos demonstraram que a composição da dieta de *Hemidactylus mabouia* (espécie exótica) e *Phyllopezus pollicaris* mostrou um padrão de alimentação generalista, baseado principalmente em insetos (ALBUQUERQUE *et al.*, 2013). Por sua vez, as presas mais frequentes na dieta de *P. pollicaris* foram Coleoptera, Araneae e Homoptera, enquanto *H. mabouia* apresentou presas dos grupos Araneae, Coleoptera e Hemiptera como as mais frequentes (ALBUQUERQUE *et al.*, 2013). Desta forma, a oferta de alimento pode funcionar como estímulo para o uso de cavernas para espécies generalistas, mesmo que estas não sejam tão adaptadas ao ambiente cavernícola. O lagarto *Lepidophyma smithii* Bocourt, 1876 por exemplo, habita um sistema de cavernas em Guerrero, no México. Uma análise de seu conteúdo estomacal mostrou que 91% do peso seco era composto por um tipo de figo nativo que caía no interior da caverna (MAUTZ; LOPEZ-FORMENT, 1978).

SERPENTES

De acordo com os dados analisados, o número de espécies de serpentes registradas no interior de cavidades naturais subterrâneas é superior ao de lagartos. A quiropterofagia, ato de comer morcegos, é relatada para algumas espécies de serpentes (SCHÄTTI,1984) e poderia motivar o uso de cavernas como área de forrageio.

Nos trópicos do Novo Mundo, os registros de predação de morcegos mais conhecidos e com o maior número de publicações referem-se à família Boidae, particularmente, à espécie *Chilabothrus inornatus* (Reinhardt, 1843) no Caribe (DÁVALOS; ERIKSSON, 2004; KOENIG; SCHWARTZ, 2003; PRIOR; GIBSON, 1997; RODRIGUEZ-DURAN, 1996; RODRIGUEZ; REAGAN, 1984), com registros de um ou mais indivíduos alimentando-se de morcegos, simultaneamente na entrada ou próximo à caverna. Por sua vez, a espécie *Pseudelaphe flavirufa* (Cope, 1867) é conhecida como uma espécie constritora de pequenas presas, principalmente de mamíferos, mas também, de pássaros, lagartos (KÖHLER, 2003) e morcegos (SCHULZ, 1993), e é uma espécie que também possui registros em cavernas do México.

Para o Brasil, ainda são raros os registros de predação de morcegos por serpentes em cavernas. O exame dos estômagos de 175 espécimes da serpente *Bothrops pauloensis* Amaral, 1925 (Viperidae), espécie típica das áreas de cerrado do Brasil central, revelou apenas um morcego (sem identificação da espécie) em um dos estômagos analisados (VALDUJO *et al.*, 2002). Fora do ambiente cavernícola, quatro eventos de predação de morcegos foram registrados pelas espécies de serpentes *Boa constrictor* Linnaeus, 1758 (Boidae), *Spilotes pullatus* Linnaeus, 1758 (Colubridae) e *Corallus hortulanus* Linnaeus, 1758 (Boidae) em diferentes regiões do país (ESBERARD; VRCIBRADIC, 2007).

Em cavernas, os registros mais emblemáticos talvez correspondam as de serpentes do gênero *Epicrates* que se alimentam de morcegos em cavernas das regiões Norte e Nordeste do país em diferentes litologias (DONATO *et al.*, 2012, observações pessoais). Tais serpentes podem forragear próximo à zona de entrada das cavernas, onde capturam os morcegos quando eles saem do abrigo durante o período noturno ou mesmo nas zonas mais profundas, onde conseguem pendurar-se nas paredes e teto das cavernas por meio de sua cauda preênsil e capturar morcegos em voo ou em repouso nas colônias.

Cabe ressaltar que a predação oportunística de morcegos na entrada de cavernas não se restringe a espécies da família Boidae e já foi registrada também em colubrídeos (HAMMER; ARLETTAZ, 1998; HERREID, 1961). Parece que a principal estratégia empregada pelos colubrídeos que procuram alimentos perto ou nas entradas das cavernas é atacar morcegos que estão no chão ou agarrados às paredes do abrigo (HAMMER; ARLETTAZ, 1998; HERREID, 1961), mas há também relatos de colubrídeos predando morcegos quando eles saem de seus refúgios (HUTSON *et al.,* 2001; LÓPEZ *et al.,* 2005).

Além dessa estreita relação entre serpentes e morcegos, há também espécies com alimentação especializada como, por exemplo, *Oxyrhopus guibei* (Figura 3C) e *Erythrolamprus aesculapii* (Linnaeus, 1758) (que alimentam-se predominantemente de serpentes); *Atractus pantostictus* Fernandes & Puorto, 1993 (Figura 3G) (de invertebrados), *Dipsas mikanii* (Schlegel, 1837) (Figura 3K) (de moluscos) e *Xenodon merremii* (Wagler, 1824) (de anfíbios anuros), até serpentes com hábito alimentar mais generalista, como *Pseudablabes patagoniensis* (Girard, 1858), *Philodryas olfersii* Lichtenstein, 1823 e *Oxyrhopus guibei* Hoge & Romano, 1977 que podem alimentar-se de mamíferos, répteis, anfíbios e aves. Dentre as espécies citadas, a ocorrência de *X. merremii* no interior das cavernas pode estar relacionada com oportunidades de forrageio, uma vez que apenas um indivíduo da espécie foi registrado predando um exemplar de *Leptodactylus labyrinthicus* Spix, 1824 e várias outras espécies de anfíbios anuros foram registradas nas mesmas cavernas onde essa serpente foi encontrada. Serpentes da família Viperidae, por sua vez, podem ser atraídas tanto pelo odor de colônias de morcegos quanto de outras espécies de mamíferos que utilizem as cavernas como abrigos.

Finalmente, os dados aqui apresentados demonstram a utilização de cavernas por uma grande quantidade de espécies de anfíbios e répteis no Brasil, sendo que muitas dessas espécies apresentam indícios de utilização não acidental, podendo

Figura 3. A) *Epicrates cenchria* (Boidae); **B)** *Epicrates assisi* (Boidae); **C)** *Oxyrhopus guibei* (Dipsadidae); **D)** *Bothrops moojeni* (Viperidae); **E)** *Bothrops jararaca* (Viperidae); **F)** *Bothrops neuwiedi* (Viperidae); **G)** *Atractus pantostictus* (Dipsadidae); **H)** *Xenopholis undulatus* (Dipsadidae); **I)** *Crotalus durissus* (Viperidae); **J)** *Mastigodryas boddaerti* (Colubridae); **K)** *Dipsas mikanii* (Dipsadidae); **L)** *Leptodeira annulata* (Colubridae). Fotos: A, B, H (Xavier Prous); C (Lucas M. Rabelo); D (Rodrigo L. Ferreira); E, F, I-K (Thiago dos Santos); G, L (Robson de A. Zampaulo).

inclusive apresentar populações potencialmente troglófilas ou trogloxenas. Esses dados deixam clara a necessidade de compreender a importância dos ambientes cavernícolas para a nossa herpetofauna, assim como a importância da herpetofauna nas teias tróficas destes ambientes. Tendo em vista o intenso grau de ameaça a que muitos ambientes ricos em cavernas estão sujeitos (*e.g.* o Quadrilátero Ferrífero em Minas Gerais, sob intensa pressão minerária, Jacobi *et al.*, 2007), torna-se urgente o investimento em estudos mais específicos sobre a herpetofauna associada a esses ecossistemas. Ambientes cavernícolas podem constituir, para muitas espécies, refúgios contra adversidades climáticas, ambientes de forrageio e, quem sabe, talvez até de reprodução. Enquanto não compreendermos melhor essas relações, podemos, inadvertidamente, ameaçar as populações, as relações ecológicas únicas e desconhecidas, bem como as espécies endêmicas ou raras.

Principais métodos de coleta e conservação

Os anfíbios e répteis estão presentes em diversos tipos de ambientes por apresentarem espécies com diferentes hábitos (terrestre, arborícola, saxícola, fossorial e aquático). Com isso, para a realização de estudos herpetofaunísticos no ambiente epígeo são empregados diferentes métodos para a coleta de dados quantitativos e qualitativos. Os mais comumente utilizados são a Busca Ativa, Zoofonia e as Armadilhas de Interceptação e Queda (*pitfall traps*).

O método de Busca Ativa pode ser empregado durante o período diurno e noturno. Consiste basicamente em caminhar lentamente ao longo da grade de trilhas. A cada lado da trilha, uma extensão perpendicular de 5 metros é amostrada até a uma altura de 3 a 4 metros. Nesse processo, todo tipo de ambiente é vistoriado: serrapilheira, troncos em decomposição, cavidades de troncos, a vegetação dentro de buracos no solo e outros locais que podem servir de abrigo para anfíbios e répteis.

A Zoofonia é exclusivamente utilizada para anfíbios anuros. Trata-se do registro por meio da vocalização emitida pelos machos em atividade reprodutiva.

Armadilhas de Interceptação e Queda são consideradas eficazes para a captura de répteis e anfíbios terrestres, típicas de folhiço e eventualmente de espécies fossoriais e semi-fossoriais (CECHIN; MARTINS, 2000) que deixam seus abrigos para migrar ou mesmo para forragear. "*Pitfall traps*" consistem em baldes enterrados ao nível do solo, instalados em disposição de Y ou linear, ligados entre si por cercas-guia de lona plástica e estacas de madeira. As cercas-guia têm o objetivo de interceptar e conduzir os espécimes para os baldes e, uma vez que o animal cai na armadilha de paredes lisas, este não consegue sair.

Já para a realização de estudos herpetofaunísticos em cavernas, existem uma série de restrições para a aplicação de alguns métodos citados. De forma geral, não há como, instalar armadilhas de interceptação e queda no interior de cavernas de forma efetiva e, mesmo que fosse possível, as alterações nas condições do ambiente seriam desastrosas para a fauna cavernícola. A ausência de ambientes propícios para a atividade reprodutiva para anurofauna também é fator limitante para o uso de zoofonia. Com isso, a busca ativa seria o método mais apropriado para o registro de anfíbios e répteis no interior das cavernas. Existem outras formas de armadilhamento que poderiam funcionar como, por exemplo, armadilhas de funil. Contudo, a busca ativa apresenta maior efetividade de coleta de dados por não ser seletiva de ambiente, como pode ocorrer com a utilização de armadilhas de funil por exemplo.

Outro aspecto importante para o estudo de anfíbios e répteis em cavernas que deve ser abordado é a realização de capturas e coletas para a identificação das espécies. Neste caso, a captura pode ser realizada somente para a elucidação da espécie no local de amostragem e, a coleta, quando se faz necessária a identificação em laboratório. Muitos anfíbios e répteis só podem ser identificados até o nível específico por meio da visualização de determinadas características morfológicas. Algumas espécies de serpentes, por exemplo, diferenciam-se entre si por características das escamas ventrais, subcaudais e cloacal e, com isso, se torna extremamente necessário o manuseio do espécime.

Nos estudos de licenciamento ambiental conduzidos por equipes de Bioespeleologia, normalmente a identificação de espécies de anfíbios e répteis (bem como outros grupos de vertebrados) é realizada por meio do uso de fotografias. Entretanto, alguns fatores como a qualidade da foto, posição do espécime que dificulta a visualização de partes do corpo, entre outros fatores, podem prejudicar na elucidação taxonômica. A utilização de coleta, bem como a padronização no registro fotográfico (quais caracteres e partes do corpo deverão ser fotografados) são ferramentas que auxiliariam muito na identificação das espécies de anfíbios e répteis que ocorrem em ambientes cavernícolas.

Chave de identificação

Com mais de 2.000 espécies de anfíbios e répteis no Brasil, torna-se inviável uma chave voltada à identificação específica. Porém, alguns trabalhos tornam-se referências importantes para auxiliar os que desejam ingressar nesse fantástico ramo da

herpetologia e da bioespeleologia. Além disso, exemplos como o Sagarana Lab - Laboratório de Herpetologia da Universidade Federal de Viçosa, campus Florestal, têm como iniciativa uma chave de identificação interativa que pode ser acessada através do endereço eletrônico: http://saglab.ufv.br/aqf/chaves/

Diversos guias ilustrados de espécies de anfíbios e répteis estão disponíveis na literatura especializada, muitos dos quais de escala regional, como: Anfíbios Anuros da Serra do Cipó; Guia de Lagartos da Reserva Adolpho Ducke – Amazônia Central; Guia ilustrado: a herpetofauna das caatingas e áreas de altitude do Nordeste brasileiro; Serpentes Peçonhentas e Acidentes Ofídicos no Brasil; Anfíbios do Rio Grande do Sul: Catálogo, Diagnoses, Distribuição, Iconografia e Os Répteis da Região Costeira do Extremo Sul do Brasil. Desta forma, sugerimos que os interessados busquem trabalhos de pesquisadores renomados e filiados a instituições de pesquisa.

Principais coleções do Brasil

Poucos trabalhos em cavernas foram realizados com coletas sistemáticas para deposição de espécies em coleções científicas, porém, algumas entidades de pesquisa são de extrema importância para recebimento e consulta de material biológico, como: Coleção Herpetológica do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais - PUC Minas, Coleção Herpetológica do Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG, Coleção de Herpetologia do Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção de Anfíbios e Répteis do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro - MNRJ e Coleção Herpetológica Alphonse Richard Hoge do Instituto Butantan.

Agradecimentos

À Vale e a toda a equipe da Espeleologia por viabilizar e apoiar este trabalho. A Spelayon Consultoria, pelos anos dedicados à coleta de parte dos dados utilizados neste capitulo e por ceder importantes registros fotográficos. Um agradecimento especial a toda a equipe Centro de Estudos em Biologia Subterrânea - CEBS da Universidade Federal de Lavras - UFLA. Ao CNPQ, pela bolsa de produtividade (309513/2020-0) e (308334/2018-3).

Referências

ALBUQUERQUE, N. R.; SOARES, M. P.; ALVES, L. S. Diet of two sit-and-wait lizards, *Phyllopezus pollicaris* (Spix, 1825) (Phyllodactylidae) and *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès, 1818) (Gekkonidae) in a perianthropic area of Mato Grosso do Sul, western Brazil. **Biota Neotrop.**,[*s.l.*], v. 13, p. 376-381, 2013.

ALVES, V. R, **Artrópodes cavernícolas com ênfase em flebotomíneos (diptera: psychodidae) do município de Presidente Figueiredo, Amazonas, Brasil**. 2007. 82 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Tropical e Recursos Naturais) - INPA/ Universidade Federal do Amazonas, Amazonas, 2007.

ANDRADE, M.C.M. DE; COSTA, J.C.R.; ETEROVICK, P.C. Fidelity in the use of iron caves by *Bokermannohyla martinsi* (Anura: Hylidae): a step further in unveiling the importance of Brazilian caves for the herpetofauna. **Salamandra** 57(4): 502–512, 2021.

BARR, T. C. Notes on the occurrence of ranid frogs in caves. **Copeia**, [*s.l.*], v. 1953, n. 1, p. 60-61, 1953.

BAUER, A M, KUNYA, K, SUMONTHA, M, NIYOMWAN, P, PAUWELS, O S G, CHANHOME, L and KUNYA, T, 2010. *Cyrtodactylus dumnuii* (Squamata: Gekkonidae), a new cave-dwelling gecko from **Chiang Mai Province**, Thailand. Zootaxa, No.2570, 41–50.

BAUER, A.M., SUMONTHA, M. & PAUWELS, O.S.G. 2003. Two new species of *Cyrtodactylus* (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) from Thailand. Zootaxa, 376, 1–18.

BAUER AM, PAUWELS OSG, CHANHOME L 2002. A new species of Cave dwelling *Cyrtodactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Thailand. **The Natural History Journal of Chulalongkorn University** 2: 19–29.

BENTLEY, P. J. Adaptations of Amphibia to arid environments. **Science**, [*s.l.*], v. 152, n. 3722, p. 619-623, 1966.

BERNARDI, L. F.; AUDINO, L. D.; BEZERRA, T. M. O.; MASCARENHAS, J.; PAULA, R. G.; SENA, C. H.; SILVA, L. Dinâmica temporal sazonal e observações sobre as populações de anuros em cavidades ferruginosas, Carajás, Parauapebas, Pará. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 34, 2017, Ouro Preto, MG. **Anais** [...]. Ouro Preto: [*s.n.*], 2017.

BESHARSE J. C.; HOLSINGER, J. R. *Gyrinophilus subterraneus*, a new troglobitic salamander from southern West Virginia. **Copeia**, [*s.l.*], p. 624-634, 1977.

BISWAS, J. The biodiversity of Krem Mawkhyrdop of Meghalaya, India, on the verge of extinction. **Current Science**, [*s.l.*], p. 904-910, 2009.

BISWAS, J. Kotumsar Cave biodiversity: a review of cavernicoles

and their troglobiotic traits. **Biodiversity and conservation**, [*s.l.*], v. 19, n. 1, p. 275, 2010.

BISWAS, J. Occurrence and distribution of cave dwelling frogs of peninsular India. **Ambient. Sci.**, [*s.l.*], v. 1, p. 17-25, 2014.

BLAIN, H. A.; BAILON, S.; CUENCA-BESCO'S, G. The Early-Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxy at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. **Palaeogeogr. Palaeoclimatol.**, [*s.l.*], v. 261, p. 177-192, 2008.

BLAIR, A. P. Winter activity in Oklahoma frogs. **Copeia**, [*s.l.*], v. 1951, n. 2, p. 178-178, 1951.

BRODE, W. E. The occurrence of the pickerel frog, three salamanders and two snakes in Mississippi caves. **Copeia**, [*s.l.*], v. 1958, n. 1, p. 47-48, 1958.

BROWN JUNIOR, D. R. *Rana palustris* - oviposition. **Herpetological Review**, [*s.l.*], v. 15, p. 15-110, 1984.

BRUCE, R. C. Evolution of paedomorphosis in salamanders of the genus *Gyrinophilus*. **Evolution**, [*s.l.*], v. 33, p. 998-1000, 1979.

CAFOFO-SILVA, E. G.; DELARIVA, R. L.; AFFONSO, I. P. Distribuição espaço-temporal de *Scinax fuscovarius* (Lutz, 1925) (Anura, Hylidae) em Maringá, PR, Brasil. **Revista em Agronegócios e Meio Ambiente**, [*s.l.*], v. 2, n. 3, p. 431-445, 2009.

CAMPOS, A. L. S.; ANDRADE, M. C. M.; COSTA, J. C. R. Ocorrência sazonal da anurofauna em cavidades naturais ferruginosas das serras do Gandarela e do Rola Moça, MG. *In*: SEMINÁRIO DE PESQUISA, 9; ENCONTRO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DO ICMBIO,9, 2017, Brasília, DF. **Anais** [...]. Brasília: ICMBIO, 2017.

CANEDO, C.; TARGINO, M.; LEITE, F. S. F.; HADDAD, C. F. B. A new species of *Ischnocnema* (Anura) from the São Francisco basin karst region, Brazil. **Herpetologica**, [*s.l.*], v. 68, n. 3, p. 393-400, 2012.

CECHIN, S. Z. & MARTINS, M. 2000. Eficiência de armadilhas de queda (pitfall traps) em amostragem de anfíbios e répteis no Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 17(3):729-740.

COSTA, H.C.; GUEDES, T. B; BÉRNILS, R. S. Lista de Répteis do Brasil: Padrões e Tendências. **Herpetologia Brasileira**, [s./.], v.10, n.3, p. 230-279. 2021.

CRUMP, M. L.; SCOTT JUNIOR, N. J. Visual encounter surveys; *In*: HEYER, W. R.; DONNELLY, M. A.; MCDIARMID, R. W.; HAYEK, L. A. C.; FOSTER, M. S. (ed.). **Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians**. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1994. p. 84-92

CRUZ, J. A.; ARROYO-CABRALES, J.; REYNOSO, V. H. Reconstructing the paleoenvironment of Loltún Cave, Yucatán, Mexico, with Pleistocene amphibians and reptiles and their paleobiogeographic implications: **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas**, [*s.l.*], v. 33, n. 3, p. 342-354, 2016.

DONATO, C. R.; DANTAS, M. A. T.; ROCHA, P. A. *Epicrates cenchria* (Rainbow Boa): Diet and foraging behavior. **Herpetological Review**, [*s.l.*], v. 43, p. 343-344, 2012.

DÁVALOS, L. M.; ERIKSSON, R. Natural History Notes. *Epicrates subflavus*. Foraging behavior. **Herpetological Review**, [*s.l.*], v. 35, p. 66, 2004.

DOWLING, H. G. Geographic relations of Ozarkian amphibians and reptiles. **Southwestern Naturalist**, [*s.l.*], v. 1, p.174-189, 1956.

DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of amphibians**. New York: McGraw-Hill, 1986.

ELLIS, M.; PAUWELS, O. S. G. The bent-toed geckos (*Cyrtodactylus*) of the caves and karst of Thailand. **Cave and Karst Science**, [*s.l.*], v. 39, n. 1, p.16-22, 2012.

ESBERARD, C. E. L.; VRCIBRADIC, D. Snake preying on bats: new records from Brazil and a review of recorded cases in the Neotropical region. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 2, p. 848-853, 2007.

ESPINO DEL CASTILLO, A.; CASTANO-MENESESI, G.; DAVILA-MONTES, M. J.; MIRANDA-ANAYA, M.; MORALES-MALACARA, J. B.; PAREDES-LEON, R. Seasonal distribution and circadian activity in the troglophile long-footed robber frog, *Eleutherodactylus longipes* (Anura: Brachycephalidae) at Los Riscos cave, Querétaro, Mexico: field and laboratory studies. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 71, n. 1, p. 24-31, 2009.

FARAONE, F. P.; VALVO, M. L. First data on cave breeding in *Discoglossus pictus* Otth, 1837 (Anura, Alytidae). **Alytes**, [*s.l.*], v. 35, n. 1-4, p. 43-47, 2018.

FELLERS, G. M.; WOOD, L. L.; CARLISLE, S.; PRATT, D. Unusual subterranean aggregations of the California giant salamander, *Dicamptodon ensatus*. **Herpetological Conservation and Biology**, [*s.l.*], v. 5, n. 1, p.149-154, 2010.

FENOLIO, D. B.; GRAENING, G. O. ; STOUT, J. F. Seasonal movement patterns of pickerel frogs (*Rana palustris*) in an Ozark cave and trophic implications supported by stable isotope evidence. **The Southwestern Naturalist**, [*s.l.*], v. 50, n. 3, p. 385-390, 2005.

FERREIRA, A. S.; DANTAS M. A. T.; DONATO, C. R. Ocorrência de *Leptodactylus vastus* Lutz, 1930 (Amphibia - Anura: Leptodactylidae) na Caverna Toca da Raposa, Simão Dias, Sergipe. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 30, 2009, Montes Claros, MG. **Anais** [...]. [*S.l.*]: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2009.

FERREIRA, R. L. A vida subterrânea nos campos ferruginosos. **O carste**, [*s.l.*], v. 3, n. 17, p. 106-115, 2005.

FERREIRA, R. L.; OLIVEIRA, M. P. A.; SILVA, M. S. Biodiversidade subterrânea em geossistemas ferruginosos. *In*: CARMO, F.

F.; KAMINO, L. H. Y. (ed.). **Geossistemas ferruginosos do Brasil: áreas prioritárias para conservação da diversidade geológica e biológica, patrimônio cultural e serviços ambientais**. Belo Horizonte: 3i Editora, 2015. p. 295-231.

FROST, D. R. **Amphibian Species of the World: and online reference: version 6.0**. New York, USA: American Museum Natural History, 2020. Disponível em: http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. Acesso em: 22 Sept. 2020.

GIBERT, J.; DEHARVENG, L. Subterranean ecosystems: a truncated functional biodiversity. **Bioscience**, [*s.l.*], v. 52, n. 6, p. 473-481, 2002:

GORI£KI, N. M. L.; FENOLIO, D. B.; GLUESENKAMP, A. G. (ed.). **Encyclopedia of caves**. 3rd ed. [*S.l.]:* Academic Press, 2019. p. 871-884.

GOUVEIA, S. F.; ROCHA, P. A.; MIKALAUSKAS, J. S.; SILVEIRA, V. V. *Rhinella jimi* (Cururu Toad) and *Leptodactylus vastus* (North-eastern Pepper Frog). Predation on bats. **Herpetological Review**, [*s.l.*], v. 40, n. 2, p. 1, 2009.

JACOBI, C. M.; CARMO, F. F.; VINCENT, R. C.; STEHMANN J. R. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 16, p. 2185-2200, 2007.

HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest in Brazil. **BioScience**, [*s.l.*], v. 55, p. 207-217, 2005.

HAMMER, M.; ARLETTAZ, R. A case of snake predation on bats in northern Morocco: some implications for designing bat grilles. **Journal of Zoology**, [*s.l.*], v. 245, p. 211-212, 1998.

HERREID, C. F. Snakes as predators of bats. **Herpetologica**, [*s.l.*], v. 17, p. 271-272, 1961.

HUTSON, A. M.; MICKLEBURGH, S. P.; RACEY, P. A. **Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan**. Gland: IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group, 2001. 258 p.

KOENIG, S. E.; SCHWARTZ, M. Natural History Notes. *Epicrates subflavus*. Diet. **Herpetological Review**, [*s.l.*], v. 34, p. 374-375, 2003.

KÖHLER, G. **Reptiles of Central America - Offenbach (Herpeton)**. [*s.l.: s.n.*], 2003. 367 p.

KÖHLER, J.; VENCES, M.; D'CRUZE, N.; GLAW, F. Giant dwarfs: discovery of a radiation of large-bodied 'stump-toed frogs' from karstic cave environments of northern Madagascar. **Journal of Zoology**, [*s.l.*], v. 282, n. 1, p. 21-38, 2010.

LIMA, A. M. X., ARAUJO, C. O., VERDADE, V. K. *Cycloramphus eleutherodactylus* (Alto Button Frog): calling among rocks and caves. **Herpetological Bulletin**, [*s.l.*], v. 120, p. 39-42, 2012.

LÓPEZ, R. L.; MARTÍNEZ, A. C.; FRANCO, R. C.; FLORES, A.G.; SÁNCHEZ, S. D. B. Natural History Notes. *Trimorphodon biscutatus*. **Diet. Herpetological Review**, [*s.l.*], v. 36, p. 329, 2005

LUNGHI, E.; MANENTI, R.; FICETOLA, G. F. Do cave features affect underground habitat exploitation by non-troglobite species?. **Acta Oecologica**, [*s.l.*], v. 55, p. 29-35, 2014.

LURÍA-MANZANO, R.; RAMÍREZ-BAUTISTA, A. Diet comparison between rainforest and cave populations of *Craugastor alfredi* (Anura: Craugastoridae): does diet vary in contrasting habitats?. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 51, n. 39-40, p. 2345-2354, 2017.

MATAVELLI, R.; CAMPOS, A. M.; FEIO, R. N.; FERREIRA, R. L. Occurrence of anurans in Brazilian caves. **Acta Carsologica**, [*s.l.*], v. 44, n. 1, p.107-120, 2015.

MAUTZ, W. J., AND LOPEZ-FORMENT, W. Observations on the activity and diet of the cavernicolous lizard *Lepidophyma smithii* (Sauria: Xantusiidae). **Herpetologica**, [*s.l.*], v. 34, p. 311-313, 1978.

MILLER B. T.; NIEMILLER, M. L. Distribution and relative abundance of Tennessee cave salamanders (*Gyrinophilus palleucus* and *Gyrinophilus gulolineatus*) with an emphasis on Tennessee populations. **Herpetological Conservation and Biology**, [*s.l.*], v. 3, p.1-20, 2008.

NIEMILLER, M. L.; MILLER, B. T. A survey of the cave-associated amphibians of the eastern United States with an emphasis on salamanders. *In*: INTERNAL CONGRESS OF SPELEOLOGY, 15, 2009, Kerrville, Texas. **Proceedings** […]. [*S.l.: s.n.*], 2009. p. 242-248.

NIEMILLER, M. L.; ZIGLER, K. S.; STEPHEN, C. D.; CARTER, E. T.; PATERSON, A. T.; TAYLOR, S. J.;ENGEL, A. S. Vertebrate fauna in caves of eastern Tennessee within the Appalachians karst region, USA. **Journal of Cave & Karst Studies**, [*s.l.*], v. 78, n. 1, 2016.

OLIVEIRA, O. A. B; OLIVITO, J. P. R.; RODRIGUES-SILVA, D. Caracterização da unidade espelológica e das unidades geomorfológicas da região do Quadrilátero Ferrífero, MG. **ESPELEO-TEMA**, [*s.l.*], v. 22, n. 1, p. 61-80, 2011.

PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). **Papéis avulsos de Zoologia**, [*s.l.*], v. 39, p. 6, 1995.

POMBAL JUNIOR, J. P.; HADDAD, C. F. B. Estratégias e modos reprodutivos em anuros. p. 101-116. *In:* NASCIMENTO, L. B.; OLIVEIRA, P. M. E. (ed.). **Herpetologia no Brasil II**. Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Herpetologia, 2007. 354p.

POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A vida dos vertebrados**. 4. ed. São Paulo: Atheneu, 2008. 684 p.

PRATHER, J. W.; BRIGGLER, J. T. Use of small caves by anurans

during a drought period in the Arkansas Ozarks. **Journal of Herpetology**, [*s.l.*], v. 35, p. 675-678, 2001.

PRIOR, K. A.; GIBSON, R.C. Observations on the foraging behavior of the Jamaican boa, *Epicrates subflavus*. **Herpetological Review**, [*s.l.*], v. 28, p. 72-73, 1997.

RAND, A. S. Leopard frogs in caves in winter. **Copeia**, [*s.l.*], v. 1950, n. 4, p. 324-324, 1950.

RESETARITS JUNIOR, W. J. Ecology of cave use by the frog, *Rana palustris*. **American Midland Naturalist**, [*s.l.*], p. 256-266, 1986.

RESETARITS JUNIOR, W. J.; ALDRIGER, D. Reproductive biology of a cave-associated population of the frog *Rana palustris*. Canadian **Journal of Zoology**, [*s.l.*], v. 66, n. 2, p. 329-333, 1988.

RODRÍGUEZ, G.; REAGAN, D. P. Bat predation by the Puerto Rico boa (*Epicrates inornatus*). **Copeia**, [*s.l.*], p. 219-220, 1984.

RODRÍGUEZ-DURAN, A. Foraging ecology of the Puerto Rican boa (*Epicrates inornatus*): bat predation, carrion feeding and piracy. **Journal of Herpetology**, [*s.l.*], v. 30, p. 533-536, 1996.

ROGOWITZ, G. L.; CANDELARIA, C. L.; DENIZARD, L. E.; MELENDEZ, L. J. Seasonal Reproduction of a Neotropical Frog, the Cave Coqui (*Eleutherodactylus cooki*). **Copeia**, [*s.l.*], v. 2, p. 542-547, 2001.

ROSA, G. M.; PENADO, A. *Rana iberica* (Boulenger, 1879) goes underground: subterranean habitat usage and new insights on natural history. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 11, p. 15-29, 2013.

SANTOS, T.; MARQUES, A. S.; BONDEZAN, F. L.; ETEROVICK, P. C. Going Underground: What the Natural History Traits of Cave Users Can Tell Us about Cave Use Propensity. **Journal of Herpetology**, 56(2) : 153-163, 2022.

SEGALLA, M. V.; CARAMASCHI, U.; CRUZ, C. A. G.; GARCIA, P. C. A.; GRANT, T.; HADDAD, C. F. B.; SANTANA, D. J.; TOLEDO, L. F.; LANGONE, A. Lista de espécies brasileiras - Brazilian Amphibians: List of Species. **Herpetologia Brasileira**, [*s.l.*], v. 8, n. 1, p. 65-96, 2019.

SCHÄTTI, B. Fledermäuse als nahrung von schlangen. Bonner **Zoologische Beiträge**, [*s.l.*], v. 35, p. 335-342, 1984.

SOUZA-SILVA, M; MARTINS, R. P.; FERREIRA, R. L. Cave lithology determining the structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 8, n. 20, p. 1713-1729, 2011.

SUWANNAPOOM, C., SUMONTHA, M., TUNPRASERT, J., RUANG-SUWAN, T., PAWANGKHANANT, P., KOROST, D. V.; POYARKOV, N. A. A striking new genus and species of cave-dwelling frog (Amphibia: Anura: Microhylidae: Asterophryinae) from Thailand. **PeerJ**, [*s.l.*], v. 6, 2018. e4422.

SCHULZ, K.-D. Remarks on the taxonomic status of the various subspecies of the Mexican Ratsnake *Elaphe flavirufa* (Cope, 1867). **Litteratura Serpentium**, [*s.l.*], v. 13, n. 1, p. 14-29, 1993.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. **Biologia subterrânea: introdução**. São Paulo: Redespeleo, 2006. 92 p.

TRAJANO, E. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. **Revista brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 3, n. 8, p. 533-561, 1987.

TRAJANO, E.; GNASPINI-NETTO, P. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 7, n. 3, p. 383-407, 1991.

VALDUJO, P. H.; C. NOGUEIRA; MARTINS, M. Ecology of *Bothrops neuwiedii pauloensis* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae) in the Brazilian Cerrado. **Journal of Herpetology**, [*s.l.*], v. 36, p. 169-176, 2002.

UETZ, P. **The EMBL Reptile database**, 2020. Disponível em: http://www.reptile-database.org/ . Acesso em: 22 set. 2020.

WILSON, J. M. The crocodile caves of Ankarana, Madagascar. **Oryx**, [*s.l.*], v. 21, n. 1, p. 43-47, 1987.

ZIMMERMAN, B. L. Audio strip transects. *In:* HEYER, W. R.; DONNELLY, M. A.; MCDIARMID, R. W.; HAYEK, L. C.; FOSTER, M. S. (ed.). **Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians**. Washington, D.C: Smithsonian Institution Press, 1994. p. 92-97.

Scytalopus petrophilus
Júlio César Rocha Costa

25

Aves

JÚLIO CÉSAR ROCHA COSTA
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV

MAURÍCIO CARLOS MARTINS DE ANDRADE
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV

MARINA HENRIQUES LAGE DUARTE
Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais - PUC MINAS

ERICA CRISTINA PACÍFICO DE ASSIS
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP

LEONARDO SILVA MARUJO
Acadêmico de Ciências Biológicas e Ilustrador científico

RENATA NEVES BIANCALANA
Programa de Pós-graduação em Zoologia
Universidade Federal do Pará - UFPA
Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG

Introdução geral

No mundo são reconhecidas mais de 10.420 espécies de aves (BIRDLIFE INTERNATIONAL, 2021), sendo este número considerado subestimado por pesquisadores (BARROWCLOUGH *et al.* 2016). Aproximadamente 3.590 espécies ocorrem na América do Sul e, destas, 1.971 podem ser observadas em território brasileiro (PACHECO *et al.*, 2021; LEPAGE, 2022). Quanto ao status de ocorrência, a avifauna brasileira compõe-se atualmente de 1.742 residentes ou migrantes reprodutivos, 126 visitantes não reprodutivos e 103 vagantes (PACHECO *et al.*, 2021).

As aves apresentam uma significativa plasticidade adaptativa a diversos habitats, incluindo as cavidades naturais subterrâneas. A relação entre as aves e o ambiente cavernícola pode ser antiga, se considerarmos, por exemplo, os registros fósseis obtidos em cavernas da Europa (BOCHENSKI *et al.*, 2018; DAVIS, 2002; ZELENKOV *et al.*, 2019), Ásia (MEIJER, 2014; RECCHI; GOPHER, 2002), África (GOODMAN *et al.*, 2013; KRUGER; BADENHORST, 2018), América do Norte (JAMES, 2020; STEADMAN, 2005), América Central (JIMÉNEZ; ORIHUELA, 2021; OLSON, 1982; SUÁREZ, 2020) e América do Sul (NASCIMENTO; SILVEIRA, 2020; OLSON, 1985; TAMBUSSI; DEGRANGE, 2013). Contudo, provavelmente, nem todos os fósseis encontrados em cavernas pertenciam a espécies que efetivamente utilizavam este habitat. Diferentes processos, físicos ou biológicos, podem ter carreado o material para o interior das cavernas, onde ocorreu o processo de fossilização (LUND, 1836, 1950a, 1950b).

No Brasil, os primeiros registros fósseis de aves em cavernas foram realizados em 1837 pelo naturalista dinamarquês Peter Wilhelm Lund ao descrever a Lapa Nova de Maquiné (Gruta de Maquiné), localizada no atual município de Cordisburgo, Minas Gerais. Em 1846, Lund publicou a obra "Olhar sobre o mundo animal do Brasil", em que desvenda um fato que estranhava os espeleólogos europeus (HOLTEN; STERLL, 2011). Ele investigou a presença de inúmeros ossos de pequenos animais em grutas de Ouro Preto e Curvelo, em Minas Gerais, e descobriu que pertenciam aos regurgitos de corujas suindaras (à época *Strix perlata*, atualmente *Tyto furcata tuidara*) (J.E. Gray, 1829), que "habitavam" estas cavernas (HOLTEN; STERLL, 2011). Uma revisão realizada por Nascimento e Silveira (2020) apresenta a enorme contribuição científica que Lund forneceu, tanto para a paleornitologia como para a ciência ornitológica atual. Os autores ressaltam a importância de grande parte dos registros quaternários obtidos por ele em cavernas de Lagoa Santa, Minas Gerais, tomando como base a diversidade taxonômica e o significado histórico destes achados. Além desses, outros registros e estudos paleornitológicos obtidos no interior de cavernas brasileiras têm sido publicados (ALVARENGA, 2007; ALVARENGA; OLSON, 2004; GUERIN *et al.*, 2002).

Algumas aves atuais são mundialmente reconhecidas como frequentemente associadas ou dependentes dos ecossistemas cavernícolas ou de suas variadas feições. Do Alasca ao Sudeste Asiático, várias espécies de Apodidae dependem de cavernas e fendas em paredões rochosos para descanso e reprodução (CHANTLER; DRIESSENS, 2000). Na região do Indo-Pacífico, espécies dos gêneros *Collocalia* e *Aerodramus* utilizam cavernas para nidificação, sendo que os ninhos do andorinhão-de-ninho-branco (*Aerodramus fuciphagus*) (Thunberg, 1812), feitos de saliva, são explorados comercialmente e utilizados como ingrediente de alto valor na culinária oriental (LOOI; OMAR, 2016; MANCHI; SANKARAN, 2009; THORBURN, 2015).

Nas Américas, são exemplos típicos da utilização desses ambientes como dormitórios e locais de nidificação: o guácharo (*Steatornis caripensis* Humboldt, 1817) que ocorre na Venezuela e Colômbia (CÁRDENAS *et al.*, 2021; HERRERA, 2003; THOMAS, 1999) e, pelo menos, quatro gêneros de Apodidae: *Cypseloides*, *Streptoprocne*, *Chaetura* e *Aeronautes* (BIANCALANA, 2014; CHANTLER, 1999; ESPÍN, 2019; PICHORIM, 2002; WHITACRE, 1989). Nos Estados Unidos e no Canadá, o taperuçu-escuro (*Cypseloides niger borealis*) (Kennerly, 1858) nidifica em cavidades e cavernas em pequenos cânions ao longo das Montanhas Rochosas até a Columbia Britânica, assim como em cavernas situadas em paredões rochosos a beira mar (LEGG, 1956). A espécie é visitante migratória da região amazônica brasileira, entre outubro e abril (BEASON *et al.,* 2012, BIANCALANA, R.N. 2021, comunicação pessoal), mas não há ainda registros de sua ocorrência em cavernas no país. No México, o abismo cárstico conhecido erroneamente como *Sótano de las Golondrinas* (andorinhas em espanhol) em San Luís Potosí, possui uma das maiores colônias do andorinhão-de-nuca-branca (*Streptoprocne semicollaris*) (De-Saussure, 1859) já registrada em cavernas no mundo (RAINES, 1968). Outros dois bons exemplos de associação a esses ecossis-

temas são o taperuçu-de-coleira-falha (*Streptoprocne biscutata*) (Sclater, 1866) no Brasil (PICHORIM, 2002) e o taperuçu-de-coleira-branca (*Streptoprocne zonaris*) (Shaw, 1796) no México, Argentina, Brasil e Cuba (BIANCALANA, 2014; ESPÍN, 2019; PASSEGGI, 2011; ROWLEY; ORR, 1965). No entanto, de forma geral, este conhecimento pode ter sido facilitado por envolver espécies gregárias que têm o ecossistema cavernícola como habitat essencial em seu ciclo de vida. Entretanto, há várias outras espécies não coloniais que também se associam a esses ambientes, ao menos sazonalmente.

Particularmente no Brasil, o registro de aves em cavernas intensificou-se a partir da década de 1970, com relatos de espécies pertencentes às Ordens Galliformes, Columbiformes, Psittaciformes, Strigiformes, Apodiformes e Passeriformes por diferentes ornitólogos e espeleólogos (ANDRADE, 1982, 1983; ANDRADE *et al.*, 1983; BIANCALANA, 2014; CHAIMOWICZ, 1984; COELHO, 1977; GODOY, 1986; PICHORIM, 2002; TRAJANO, 1987; TRAJANO; BICHUETTE, 2006; TRAJANO; GNASPINI-NETTO, 1990). Mais recentemente, uma compilação de estudos e relatos da presença de aves em cavernas realizada por Sick (1997) demonstrou que a maioria dos registros ocorreram em cavernas carbonáticas e quartzíticas. Porém, com o avanço dos estudos em cavernas formadas nos demais litotipos, principalmente os ferruginosos, tem-se tornado comum o registro de várias espécies, ninhos e até mesmo novas descrições de comportamentos reprodutivos nesses ambientes (CARSTE, 2013; DE ANDRADE *et al.,* 2020; MAURÍCIO *et al.*, 2013; OMENA JÚNIOR; MARTINS, 2007; PINTO *et al.*, 2018). Assim, torna-se necessário um melhor conhecimento dessas espécies, do nível de associação e dependência delas com o ambiente cavernícola e da importância, mesmo que sazonal, desses ambientes para cada uma delas.

Por conseguinte, neste capítulo serão apresentadas informações técnico-científicas referentes ao tipo de uso de cavidades naturais subterrâneas por espécies da avifauna brasileira. Esperamos que essas informações sejam úteis aos profissionais de consultoria, órgãos licenciadores, promotorias, espeleólogos e ornitólogos, gerando subsídios que os orientem na construção de seus estudos e nas análises de impactos ambientais sobre o patrimônio espeleológico. Esperamos ainda contribuir com a ornitologia brasileira ao compilar as informações já existentes e os registros inéditos para esses ambientes, além de estimular a realização de novos estudos no meio subterrâneo. Este pode ser um novo e atrativo campo de pesquisa, antes possivelmente obscuro para vários ornitólogos e demais pesquisadores brasileiros, sem mencionar o potencial turístico para os observadores de aves. Temos ciência de que os dados que aqui serão apresentados não representam a totalidade de espécies que se utilizam desses habitats. Porém, esse é um primeiro passo para proporcionarmos um novo olhar sobre a negligenciada avifauna associada a estes singulares ambientes.

Adaptações morfofisiológicas e comportamentais das aves ao ambiente cavernícola

O guácharo e determinadas espécies de apodiformes (andorinhões) e de strigiformes (mochos ou corujas) apresentam adaptações anatômicas, fisiológicas e comportamentais direcionadas a ambientes de paredões rochosos, de escuridão ou de pouca incidência luminosa (BRINKLØV *et al.*, 2013; MANE; MANCHI, 2019; MARTIN *et al.*, 2004; ROJAS *et al.*, 2004; SUTHERS; HECTOR, 1985). Assim como os morcegos, essas aves são classificadas como trogloxenas e contribuem com a base da cadeia alimentar dos ecossistemas cavernícolas, por produzirem recursos alimentares (guano e egagrópilas[1]) para uma grande diversidade de invertebrados (DEHARVENG; BEDOS, 2018).

O guácharo é uma ave gregária, sul-americana, que se reproduz e empoleira-se na escuridão das cavernas, formando colônias de centenas a milhares de indivíduos em países como Venezuela e Colômbia (HERRERA, 2003; THOMAS, 1999). A espécie, detentora de importante função ecológica nas florestas neotropicais, abandona as cavernas durante a noite, podendo percorrer quilômetros de distância para se alimentar, principalmente de frutos de palmeiras, sendo guiada, sobretudo, pela visão, com o olfato desempenhando um papel secundário (CÁRDENAS *et al.*, 2021; HOLLAND *et al.*, 2009; SNOW, 1961;

1 É uma massa de matéria não digerida do alimento de aves que algumas espécies regurgitam ocasionalmente. A composição é variável podendo incluir exoesqueletos de insetos, matéria vegetal indigesta, ossos, pelo, penas, bicos, garras e dentes.

STEVENSON *et al.*, 2021). A retina é dominada por pequenos bastonetes dispostos em uma estrutura inclinada que é única entre todos os vertebrados terrestres (FITE; ROSENFIELD-WESSELS, 1975; MARTIN *et al.*, 2004; MEYER, 1977). A densidade de células fotorreceptoras (bastonetes) é a mais alta já relatada para qualquer olho de um vertebrado (FITE; ROSENFIELD-WESSELS, 1975; MARTIN *et al.*, 2004; REYMOND, 1987). Os cones ocorrem em baixo número e os olhos são relativamente pequenos, com as pupilas alcançando a maior capacidade de captação de luz já identificada para uma ave (MARTIN *et al.,* 2004). A ausência de um *tapetum lucidum*[2] na retina também é algo notável, visto tratar-se de uma estrutura comum em animais de hábitos noturnos, inclusive em caprimulgiformes (NICOL; ARNOTT, 1974). Embora a sua sensibilidade visual possa estar próxima do máximo, a resolução visual espacial deve ser baixa, sendo necessária a utilização do olfato e da ecolocalização em ambientes de baixa luminosidade (MARTIN *et al.,* 2004). As grandes cerdas, penas modificadas presentes na base do bico, também apresentam função sensitiva.

Apesar do termo Apodidae se referir à ausência de pés, os andorinhões possuem esta estrutura anatomicamente adaptada para agarrar-se a superfícies verticais como paredões rochosos e folhagens, mas não a galhos finos e cabos de energia (em áreas urbanas) como as outras aves (BIANCALANA, R.N. 2021, comunicação pessoal; CHANTLER; DRIESSENS, 2000). As garras bastante afiadas atuam como "grampos de botas de alpinistas" (BIANCALANA, R.N. 2021, comunicação pessoal). Espécies do gênero *Aerodramus* e os guácharos apresentam uma característica bastante particular, a capacidade de orientação por meio da ecolocalização (BRINKLØV *et al.,* 2013). Seu princípio básico é a extração de informações ambientais a partir do retorno de ecos produzidos por sons emitidos pelo próprio animal (BRINKLØV *et al.,* 2013). Diferentemente da maioria dos morcegos, as aves utilizam frequências audíveis pelo ser humano, emitem sinais acústicos curtos (cliques) e não exibem nenhuma mudança na frequência do som ao longo do tempo (BRINKLØV *et al.,* 2013). No entanto, alterações nas taxas de repetição desses sons foram verificadas quando essas aves aproximam-se de obstáculos ou dos seus ninhos, quando fazem manobras de evasão ou quando entram ou saem das cavernas (COLES *et al.*, 1987; FULLARD *et al.*, 1993; KONISHI; KNUDSEN, 1979).

A Ordem Strigiformes, representada pelas corujas, apresenta uma seleção de recursos evolutivos que tornam-nas excelentes predadoras noturnas, como ritmo circadiano diferenciado, retinas adaptadas para melhor visão noturna, orelhas assimétricas, discos faciais para melhorar a audição e plumagens crípticas e suaves que permitem o voo silencioso (ESPÍNDOLA-HERNÁNDEZ *et al.,* 2020; LISNEY *et al.,* 2012; MENQ, 2017). Os genes envolvidos na percepção sensorial das corujas mostram um sinal de seleção positiva em todo o genoma desses animais, contribuindo para os seus hábitos predominantemente noturnos e predatórios. Isso inclui genes envolvidos na percepção acústica e de luz, fotossensibilidade, fototransdução, visão na penumbra e no desenvolvimento da retina e do ouvido interno. Assim, as corujas desenvolveram um mecanismo único de empacotamento de DNA na retina que aumenta a canalização de luz em fotorreceptores (ESPÍNDOLA-HERNÁNDEZ *et al.,* 2020). Nas Américas, algumas espécies utilizam as cavernas para se alimentarem, abrigarem e nidificarem, como é o caso da suindara (*T. furcata*) e jacurutu (*Bubo virginianus*) (ARAGÓN *et al.*, 2002; JESUS; OLIVEIRA, 2017; LAVARIEGA *et al.*, 2016; MANCINI *et al.*, 2018; SMITH, 1968; ZIGLER; YANCEY, 2019).

Apesar da maioria das outras aves não estarem totalmente adaptadas evolutivamente para colonizarem, viverem ou explorarem efetivamente esse tipo de ambiente, de forma diferente muitas espécies encontram nas variadas feições geomorfológicas de áreas cársticas, microhabitats adequados para passarem períodos de reprodução, de alimentação ou mesmo de descanso.

Em Illinois, Geórgia e Tennessee, nos Estados Unidos, é comum encontrar o tiranídeo phoebe oriental (*Sayornis phoebe*) (Latham, 1790) nidificando dentro de cavernas (NIEMILLER *et al.*, 2016; WEBB *et al.,* 1993; ZIGLER *et al.*, 2020), embora esse comportamento não seja exclusivo a esse ambiente (BEHELER *et al.,* 2003; WEEKS JUNIOR, 1978; WHITAKER, 1974). O ninho é formado por lama e musgo sob rochas ou paredes de cavernas, sendo alta a fidelidade da espécie ao companheiro e aos sítios de nidificação (BEHELER *et al.,* 2003; WEBB *et al.*, 1993). Endêmico da Austrália, o também passeriforme, acantiza-das-rochas (*Origma solitaria*) (Lewin, 1808) geralmente constrói ninhos suspensos e fixados a tetos e paredes de cavernas areníticas (ocasionalmente calcárias ou graníticas) próximas a Sydney, região de Nova Gales do Sul (PROBETS *et al.*, 2019; SMITH; SMITH, 2012).

Algumas aves marinhas também utilizam cavernas para reprodução. Há registros do pinguim-africano (*Spheniscus demersus*) (Linnaeus, 1758) e corvos do gênero *Phalacrocorax* procriando em colônias nas cavernas do deserto central da Namíbia, dentro do Parque Nacional Namib-Naukluft, a noroeste

2 É a membrana posicionada dentro do globo ocular (fundo do olho) de certos animais vertebrados capaz de refletir a luz, através da retina, que entra nos olhos e melhorar a visão do animal em condições de baixa luminosidade.

do Monte Sylvia (BARTLETT *et al.,* 2003; SIMMONS; KEMPER, 2003). O pinguim-de-Fiordland (*Eudyptes pachyrhynchus* Gray, GR, 1845) e a pardela-do-mediterrâneo (*Puffinus mauretanicus* Lowe, 1921) foram encontrados nidificando, respectivamente, em cavernas ao longo da costa de Fiordland e Ilhas Stewart e Sul, na Nova Zelândia, e na costa noroeste da ilha de Maiorca, Espanha (GUILFORD *et al.*, 2012; MATTERN; LONG, 2017; MEIER *et al.,* 2015; WARHAM, 2008). O pinguim-de-humboldt (*Spheniscus humboldti* Meyen, 1834), espécie nativa da América do Sul, também utiliza cavernas marinhas ao longo das costas do Peru e norte do Chile para reprodução (COKER, 1919; LÜTHI, 2011; PAREDES *et al.*, 2002; PAREDES; ZAVALAGA, 2001).

O interesse pelo ambiente cavernícola por algumas espécies pode ser, inicialmente, meramente oportunístico. O falconídeo quiriquiri (*Falco sparverius* Linnaeus, 1758) tem por hábito empoleirar-se próximo ou na entrada de cavernas, à espera da saída de colônias de morcegos, imediatamente antes ou durante o pôr do sol (BIRD; PALMER, 1988; LENOBLE *et al.*, 2014). Comportamento semelhante é realizado pelo também falconídeo cauré (*Falco rufigularis*) (Daudin, 1800) (COSTA, J.C.R. 2021, comunicação pessoal). O fringillídio apapane (*Himatione sanguinea*) (Gmelin, JF, 1788) tem sua ocorrência restrita aos habitats de floresta úmida nativa em altitudes acima de mil metros em algumas ilhas do Havaí (FANCY; RALPH, 1997). Espécie nectarívora e insetívora possui, entre os insetos, os lepidópteros como dieta principal (BALDWIN, 1953). Apesar de ser um local incomum de nidificação para a espécie, vários ninhos foram registrados em cavernas de tubos de lava no Havaí, sendo suas ocorrências associadas à presença de colônias de mariposas nesses ambientes (HOWARTH; STONE, 2020; VAN RIPER, 1973).

Torna-se importante ressaltar que o sucesso reprodutivo das aves está diretamente ligado à qualidade do habitat onde o ninho é construído, já que recursos alimentares podem ser encontrados em maior abundância e qualidade em determinado ambiente quando comparado a outro (HANSELL, 2000; JONES, 2001; WITTENBERGER, 1980). Além disso, determinados sítios de nidificação podem propiciar melhores condições de segurança contra incêndios florestais, intempéries climáticas e/ou predadores, sendo este um dos fatores mais relevantes para a perda de ninhadas (CURTI *et al.*, 2014; LOPES; MARINI, 2005; NÓBREGA; PINHO, 2010; PINHO *et al.*, 2006; VASCONCELOS, 1996). Nesse contexto, as cavernas tendem a fornecer maior proteção e estabilidade climática em relação ao ambiente externo, a depender de suas particularidades físicas e estruturais (FERREIRA, 2005; GOMES *et al.*, 2021; ROJAS-LIZARAZO, 2016).

As aves também apresentam várias especializações ou adaptações comportamentais relacionadas tanto à construção do ninho como também ao sítio de nidificação. Tápaculos (Rhinocryptidae), por exemplo, constroem ninhos fechados e bem elaborados no interior de cavernas ou em outros tipos de cavidades (DE ANDRADE *et al.*, 2020; MCCULLOUGH *et al.*, 2019), ao passo que a maioria dos psitacídeos e cathartídeos apenas depositam os ovos diretamente no substrato desses ambientes (ninho simples/desnudo) (SICK, 1997; SIMON; PACHECO, 2005). O sítio utilizado para construção do ninho em cavidades naturais também é bastante variável entre as espécies, podendo ocorrer em fendas ou aberturas presentes em paredões rochosos, árvores, barrancos, cupinzeiros, solo ou em cavernas.

Seguindo esse princípio comportamental, acreditamos que as espécies tipicamente associadas às áreas cársticas, adaptadas à construção de ninhos intracavitários para reprodução, possam melhor explorar o ambiente cavernícola, de forma mais frequente e recorrente, comparadas às demais espécies. Entretanto, seu uso irá depender da disponibilidade local dos abrigos que são mais comumente utilizados pela espécie, e de seu nível de especialidade ou generalidade reprodutiva (formato, tamanho, posição do ninho em relação ao sol ao longo do dia, abertura, largura e textura da cavidade e itens alimentares próximos, por exemplo).

Além disso, as cavernas não são exclusivamente afóticas e representam um gradiente transicional entre os ambientes epígeos e hipógeos, com diferentes níveis de intensidade luminosa, temperatura e umidade (GOMES *et al.*, 2021; PROUS *et al.*, 2004). Portanto, tais condições podem ser favoráveis ao abrigo, forrageio e sucesso reprodutivo de algumas espécies que apresentam adaptações para a construção de ninhos extracavitários que possam vir a ser arquitetados nestes ambientes (LOPES *et al.*, 2020; PINTO *et al.*, 2018).

Principais grupos encontrados em cavernas do Brasil

Os dados aqui apresentados compreendem um extenso levantamento com mais de 230 registros de ocorrência de aves e ninhos em diferentes tipos de cavidades naturais subterrâneas brasileiras. Eles foram obtidos através da revisão literária científica, livros, estudos oriundos do licenciamento ambiental, além de dados inéditos dos autores e colaboradores e registros disponíveis em portais de ciência cidadã, "tais como *Wikiaves* e *eBird*" e de turismo. No total, foram registradas 38 espécies, distribuídas em nove ordens e 18 Famílias. Na tabela 1 são apresentadas informações como os nomes popular e científico das espécies, status de ameaça, tipos de litologias e biomas onde foram realizados os registros, bem como alguns aspectos

comportamentais e reprodutivos. Nas Figuras 1 a 8 podem ser observadas imagens e ilustrações de algumas espécies que terão sua biologia reprodutiva e singularidades comentadas a seguir, além de outras espécies igualmente registradas em cavernas desenvolvidas ao nível do solo, em paredões ou em outros tipos de afloramentos rochosos, como o pedreiro-do-espinhaço (*Cinclodes espinhacensis* Freitas, Chaves, Costa, Santos & Rodrigues, 2012) (COSTA *et al.,* 2019) e a corruíra *Troglodytes musculus* Naumann, 1823 (PINTO *et al.,* 2018) (Figuras 5A-C, 8E).

APODIFORMES

Os Apodiformes – Apodidae (andorinhões) e Trochilidae (beija-flores) – representam as aves mais comumente registradas em cavernas no Brasil.

Apodidae (Figuras 1A-I)

De maneira geral, são características comuns aos apodídeos Cypseloidinae brasileiros: i) a estação reprodutiva associada ao início da estação chuvosa; ii) a construção de ninhos em formato de disco, fixados a plataformas ou a pequenas cavidades nas paredes de cavernas ou em paredões rochosos próximos a quedas d'água; iii) ninhos constituídos de musgos, raízes, lama e folhas; iv) a reutilização e renovação desses ninhos (fidelidade aos sítios reprodutivos); v) a postura de ovos brancos, com macho e fêmea atuando na incubação; vi) o nascimento de filhotes altriciais[3], cuja alimentação são bolas de insetos regurgitadas; e vii) o retorno menos frequente dos pais ao ninho durante o dia, a partir do desenvolvimento dos filhotes (BIANCALANA, 2014, 2015a, 2015b; BIANCALANA *et al.*, 2012; CHANTLER; DRIESSENS, 2000; PICHORIM, 2002; WHITTAKER; WHITTAKER, 2008).

O taperuçu-de-mento-branco (*Cypseloides cryptus* Zimmer, 1945) é considerado uma espécie amazônica, com registros para o Brasil nos estados do Acre e Amazonas (BIANCALANA; MAGALHÃES, 2016; BRITO *et al.*, 2015; WHITTAKER; WHITTAKER, 2008). Geralmente ocorrem sozinhos ou em pequenos grupos junto a outras espécies dos gêneros *Cypseloides* ou *Streptoprocne*. Diferentemente, o taperuçu-velho (*Cypseloides senex*) (Temminck, 1826) ocorre nas cinco regiões brasileiras (SICK, 2001). Ambas as espécies de *Cypseloides* nidificam em paredões rochosos ou em grutas próximas a quedas d'água e põem apenas um único ovo em cada ciclo reprodutivo.

O taperuçu-preto (*Cypseloides fumigatus*) (Streubel, 1848) possui distribuição ampla, porém esparsa, pela América do Sul (CHANTLER; DRIESSENS, 2000). Assim como o taperuçu-velho, ocorre na Argentina, Bolívia, Brasil e Paraguai (BROOKS *et al.*, 1995; PEARMAN *et al.*, 2010). A espécie pode ser encontrada em todas as cinco regiões brasileiras (ALBANO; GIRÃO, 2008; BIANCALANA, 2015a; BIANCALANA *et al.*, 2012, CHANTLER; DRIESSENS, 2000; SICK, 2001; SILVEIRA *et al.*, 2005; VASCONCELOS *et al.*, 2006). Geralmente colocam um único ovo em ninhos intracavitários de paredões rochosos ou grutas próximas a quedas d'água ou em matas de galeria (BIANCALANA *et al.*, 2012; MAURÍCIO *et al.*, 2013; ZAMPAULO, R.A, 2021, comunicação pessoal).

No Brasil ainda ocorrem três andorinhões do gênero *Streptoprocne*: taperuçu-de-coleira-falha (*S. biscutata*), taperuçu-dos-tepuis (*Streptoprocne phelpsi*) (Collins, 1972) e taperuçu-de-coleira-branca (*S. zonaris*). O primeiro possui distribuição restrita pela América do Sul, na região de Misiones na Argentina e, no Brasil, do Rio Grande do Sul até Minas Gerais, além de populações no Piauí e no Rio Grande do Norte (SICK. 2001). A espécie é encontrada nidificando, mais facilmente, em cavernas secas com os ninhos em zonas escuras. As ninhadas variam entre um e três ovos (PICHORIM, 2002). O taperuçu-dos-tepuis possui distribuição restrita na região norte da América do Sul, sendo encontrado em cavernas dos tepuis do Brasil, nos estados do Amazonas e de Roraima (BIANCALANA *et al.,* 2021). Para esta espécie, há apenas dois registros de ninhos, ambos em cavernas, sendo um na região do Cerro de la Neblina, no estado de Amazonas, e outro nos tepuis do sudeste do estado de Bolívar, na divisa com o Brasil (junto ao estado de Roraima), ambos na Venezuela, havendo poucos detalhes sobre sua biologia reprodutiva (BIANCALANA *et al.*, 2021; WILLARD *et al.*, 1991). Por fim, o taperuçu-de-coleira-branca possui ampla distribuição pela América do Sul, Caribe, América Central até o sul do México (CHANTLER; DRIESSENS, 2000). No Brasil, a espécie pode ser encontrada do Rio Grande do Sul até a Bahia e nos estados do Mato Grosso, Pará, Tocantins, Amazonas e Roraima. Nidifica em paredões rochosos próximo a cachoeiras e em cavernas, solitário ou em grandes colônias. Nos Saltos das Andorinhas e de Dardanelos, município de Aripuanã, noroeste do Mato Grosso, a espécie forma junto com *C. senex*, a maior colônia de Apodidae conhecida no Brasil, com aproximadamente 1,5 milhões de indivíduos (DE LUCA *et al.,* 2009). Nas cavernas, os ninhos são muitas vezes localizados em zonas afóticas e geralmente apresentam dois ovos, mas há registros de ninhadas com apenas um ou três ovos (BIANCALANA, 2014; MAURÍCIO *et al.*, 2013).

3 Caracteriza-se por um baixo tempo de gestação, um desenvolvimento rápido e recém-nascidos em ninhadas e pouco desenvolvidos, incapazes de se moverem ou alimentarem sozinhos necessitando de cuidados parentais. São espécies nidícolas, pois formam um ninho e lá permanecem algum tempo. Os filhotes geralmente nascem cegos e sem penas, com os sistemas termorregulatório e sensorial pouco desenvolvidos.

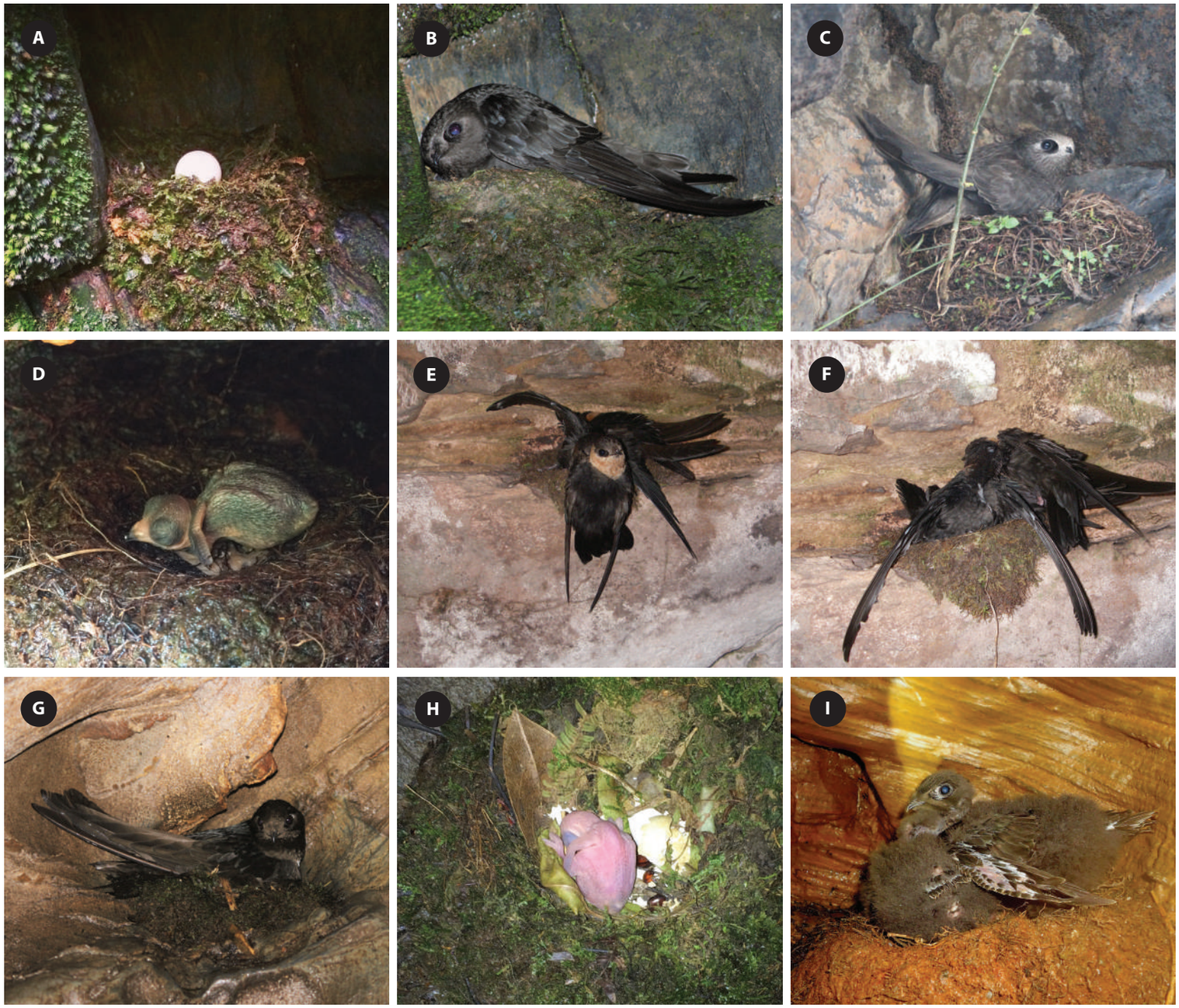


Figura 1. Espécies de Apodiformes comumente associadas a ambientes cársticos no Brasil. **Apodidae: A-B)** Ninhos com ovo e adulto de *Cypseloides fumigatus* em caverna no P.E. Intervales, SP; **C-D)** Adulto de *Cypseloides senex* no ninho em Cabeceira Grande, MG, próxima a UHE Queimado, e ninhego da espécie na Cachoeira do Lajeado, Jalapão, TO; **E-F)** Ninho com espécimes de *Streptoprocne phelpsi* em caverna dos Tepuis, RR; **G-H)** Ninhos com adulto e ninhego de *Streptoprocne zonaris* em caverna no P.E. Intervales, SP; **I)** Ninhegos de *Streptoprocne* sp. no ninho em caverna de Conceição do mato Dentro, MG. Fotos: A-D, G-H (Renata N. Biancalana); E-F (Robson de A. Zampaulo); I (Thiago dos Santos).

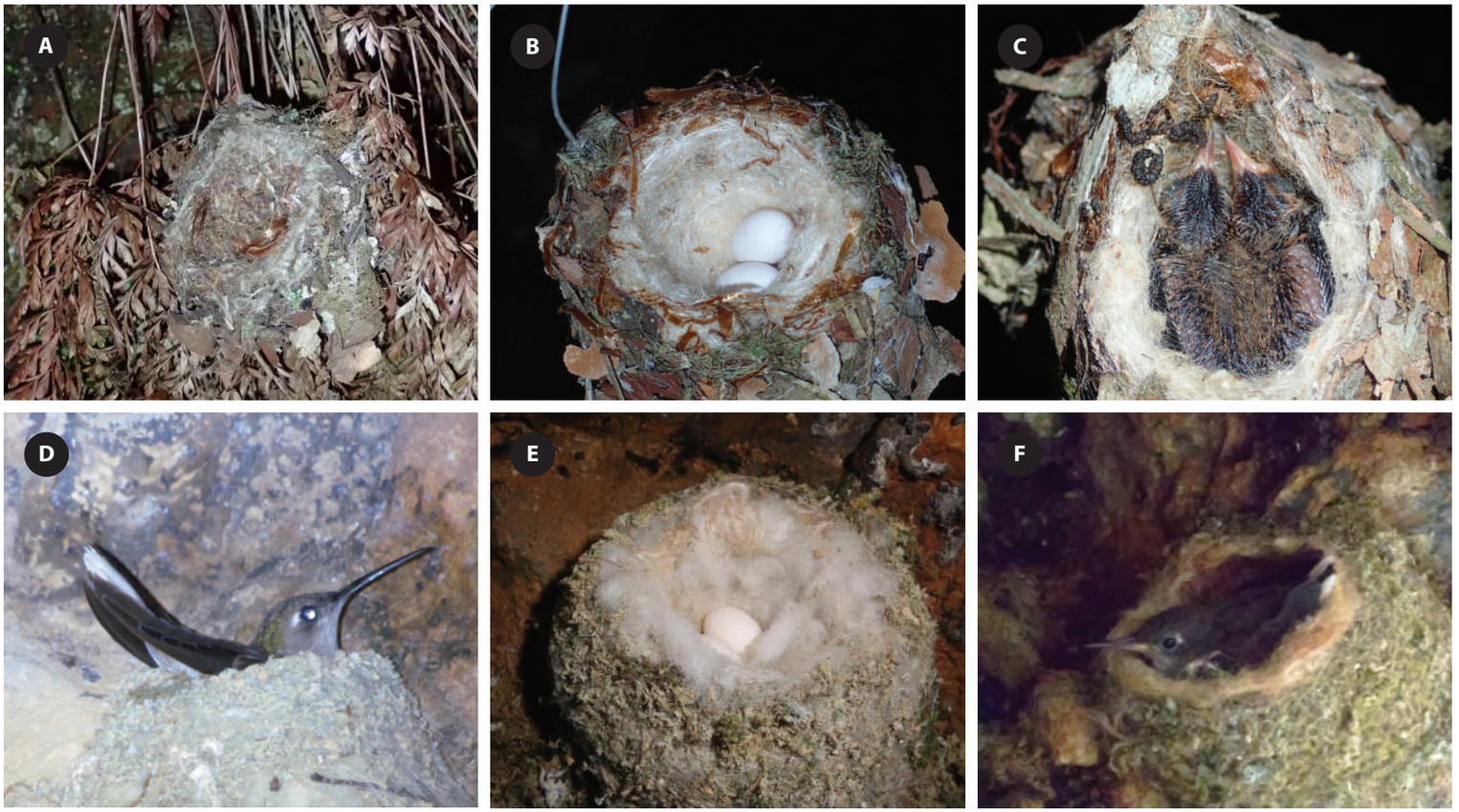


Figura 2. Espécies de Apodiformes associadas a ambientes cársticos no Brasil. **Trochilidae: A-C)** Ninhos, inativo, com ovos e com ninhegos de *Chlorostilbon lucidus* em cavernas do P.N. da Serra do Gandarela, MG; **D-F)** Ninhos com adulto, ovos e ninhegos de *Campylopterus calcirupicola* em cavernas do P.E. da Lapa Grande, Montes Claros, MG. Fotos: A-C (Júlio C. R. Costa); D-F (Warley Miranda); E (Wagner Nogueira).

Trochilidae (Figuras 2A-F; 8B)

Por sua vez, os trochilídeos são conhecidos por empoleirarem-se noturnamente em tetos e paredes de cavernas e minas abandonadas nas grandes altitudes dos Andes peruanos (Pearson 1953; Wolf *et al.,* 2020). A presença de ninhos, principalmente de *Oreotrochilus estella* (d'Orbigny & Lafresnaye, 1838) e sua reutilização também ocorrem nesses ambientes (PEARSON, 1953). A termorregulação durante o torpor é comum em beija-flores, tendo sido relatado em vários gêneros (JAMESON, 1981; PEARSON, 1953; WOLF *et al.*, 2020). Sendo assim, a busca pelas cavernas e cavidades artificiais em regiões de grandes altitudes deve-se principalmente a dois fatores: a impossibilidade de retornar do estado de torpor em temperaturas negativas, como ambientes serranos, e a maior estabilidade climática desses ecossistemas em relação ao ambiente externo (FERREIRA, 2005; JAMESON, 1981; PEARSON, 1953; WOLF *et al.*, 2020).

No Brasil, sobretudo em Minas Gerais, ninhos de trochilídeos são comumente encontrados próximo à entrada de cavernas, ou até mesmo dentro delas em zonas iluminadas ou de penumbra (ARCADIS, 2014; CARSTE, 2013; LOPES *et al.*, 2020; PINTO *et al.*, 2018), sendo, portanto, mais recorrentes em cavernas pequenas ou com grandes aberturas. O besourinho-de-bico-vermelho (*Chlorostilbon lucidus*) (Shaw, 1812) e o dry-forest sabrewing (*Campylopterus calcirupicola* Lopes, Vasconcelos & Gonzaga, 2017) já foram registrados nesses ambientes, sendo o primeiro com ninhos suspensos, associados a folhas, hastes ou raízes vegetais presentes em cavernas ferruginosas (COSTA, J.C.R. 2021, comunicação pessoal; PINTO *et al.*, 2018), e o segundo com ninhos assentados sobre rochas em cavernas calcárias (LOPES *et al.,* 2020). As espécies realizam a postura de dois ovos brancos, bem pequenos e alongados (COSTA, J.C.R. 2021, comunicação pessoal; LOPES *et al*., 2020). Diferentemente do besourinho-de-bico-vermelho, espécie de ocorrência bem mais comum, *C. calcirupicola* é uma espécie críptica, recentemente descrita, e endêmica a regiões de floresta estacional decidual em áreas cársticas (afloramentos de

calcário), presentes ao longo das bacias dos rios São Francisco e Paranã (LOPES *et al.,* 2017).

CAPRIMULGIFORMES

Steatornithidae (Figura 8C)

O guácharo é o único representante da família Steatornithidae. Ocorre na Bolívia, Peru, Equador, Colômbia, Panamá, Costa Rica, Venezuela, Trinidad e Tobago, Guianas e Norte do Brasil (estados do Amazonas e Roraima) (GRANTSAU; PALO, 2010) em altitudes de sete a 3.500 metros (SICK, 1997). Seu primeiro registro em território brasileiro ocorreu somente em 1998, a partir do encontro e coleta dos restos mortais de um espécime em Palmari, Amazonas (WHITTAKER *et al.,* 2004). A distribuição das colônias parece estar limitada à presença de cavernas e de grandes fendas que são utilizadas, exclusivamente, para reprodução e abrigo diurno (HERRERA, 2003; SICK, 1997; TELLO *et al.*, 2008), sendo, portanto, considerada uma espécie trogloxena obrigatória. No entanto, os registros no Brasil são pontuais e restritos ao extremo norte do país, especialmente no Monte Roraima (GODOY *et al.*, 2021; GRANTSAU; PALO, 2010; URBANI, 1984; WHITTAKER *et al.*, 2004). Nas cavernas, o ninho é construído sobre saliências da rocha, com caroços regurgitados, colados no substrato com as próprias fezes, onde põe de dois a quatro ovos que são incubados pelo casal por 33 dias (SICK, 1997). Os filhotes podem permanecer no ninho por até quatro meses (SICK, 1997). A ave é uma das poucas espécies no mundo que é frugívora, tanto na fase jovem (ninhego) quanto adulta, especializando-se em frutos gordurosos e proteicos (ROJAS-LIZARAZO, 2016; THOMAS *et al.*, 1993). A frugivoria, que é exclusiva na fase jovem, auxilia no crescimento e desenvolvimento dos filhotes, assim como em seus processos termorregulatórios (ROJAS-LIZARAZO, 2016; THOMAS *et al.,* 1993).

CATHARTIFORMES

Cathartidae (Figura 3 A-C)

A presença de ovos e ninhegos de cathartídeos em cavernas carbonáticas e ferríferas é comum, principalmente do urubu-de-cabeça-preta (*Coragyps atratus*) (Bechstein, 1793) (CARSTE, 2013; DONATO *et al.*, 2012; ZAMPAULO; SIMÕES, 2016). De forma menos frequente, há também registros de nidificação do urubu-de-cabeça-vermelha (*Cathartes aura*) (Linnaeus, 1758) e do urubu-rei (*Sarcoramphus papa*) (Linnaeus, 1758) em cavernas e paredões rochosos brasileiros (CARDOSO, 2018; CARVALHO FILHO *et al.*, 2004; MAGELA, G. 2020, comunicação pessoal; SILVA; REGALADO, 1998). Entretanto, muitas vezes, as únicas indicações para registro do uso da caverna é a ligeira evidência de excrementos em rochas proeminentes na sua entrada (COLES, 1944). Ocasionalmente, penas ou penugem dos adultos podem ser encontradas no interior de cavernas (COLES, 1944). A ausência de um ninho padrão ou típico, formados apenas por poucos gravetos ou resíduos sólidos depositados diretamente no solo (ninho simples/desnudo) (SIMON; PACHECO, 2005), postura de ovos grandes e brancos (urubu-rei), salpicados ou manchados de marron (urubu-de-cabeça-preta e urubu-de-cabeça-vermelha), longo período de incubação, podendo ser realizada por ambos os sexos, e o nascimento de filhotes semi-altriciais[4] são características reprodutivas comuns às espécies desta família (ARÉVALO-AYALA; FUNES, 2019; CARVALHO FILHO *et al.*, 2004; COLES, 1944; COSTA, J. C. R. 2021, comunicação pessoal; LEAL, 2016; RABENOLD, 1986; SCHLEE, 1994).

FALCONIFORMES

Falconidae (Figura 3 D-F)

A maioria dos falconiformes nidificam tipicamente em ocos de árvores, entre galhos ou em ninhos abandonados. Entretanto, algumas espécies também podem utilizar cavernas ou outras cavidades rochosas para sua atividade reprodutiva. No Brasil são conhecidas nidificações do acauã (*Herpetotheres cachinnans*) (Linnaeus, 1758) em cavernas presentes em paredões de calcário em Minas Gerais e de arenito na Bahia (PACÍFICO; SILVEIRA, 2008; SPECHT *et al.*, 2008), do falcão-relógio (*Micrastur semitorquatus*) (Vieillot, 1817) em cavernas carbonáticas de Minas Gerais, Paraná e Santa Catarina (PEREIRA, 2017; VALLEJOS *et al.,* 2008) e do cauré em cavernas presentes em paredões de arenito na Bahia (PACÍFICO; SILVEIRA, 2008).

PASSERIFORMES

Tyrannidae (Figuras 3 G-L, 7A)

Passeriformes são comumente registrados no interior de cavidades rochosas, seja em atividade de forrageio ou em comportamento nidificatório. Há registros para dois tiranídeos em cavernas: gibão-de-couro (*Hirundinea ferruginea belicosa*) (Vieillot, 1819) e maria-preta-de-garganta-vermelha (*Knipolegus nigerrimus*) (Vieillot, 1818). O primeiro ocorre em regiões de rele-

4 Caracteriza-se por um longo tempo de gestação, o recém-nascido apresenta algumas habilidades que permitem independência para executar algumas tarefas, mas depende do adulto para outras tarefas que são vitais para sua sobrevivência. Os filhotes nascem com os olhos abertos e sua audição funciona bem, mas ele não consegue se locomover por conta própria, se alimentar sozinho, nem acompanhar o grupo em deslocamentos.

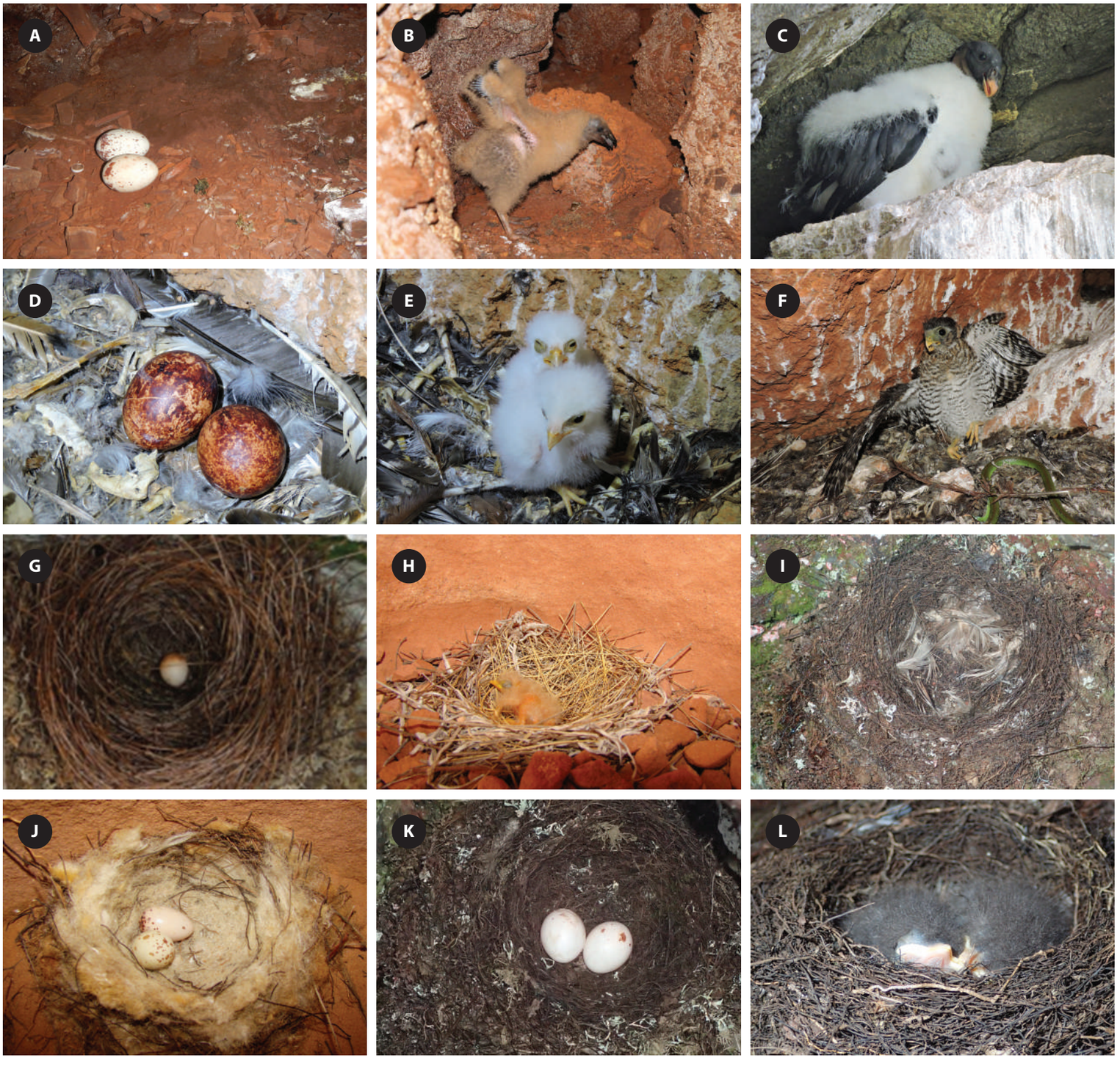


Figura 3. Registros de aves e ninhos em cavernas no Brasil. **Cathartidae: A-B)** Ovos e filhote de *Coragyps atratus* em cavernas de MG; **C)** Jovem de *Sarcoramphus papa* empoleirado em caverna de Curvelo, MG. **Falconidae: D-F)** Ninho com ovos, ninhegos e jovem de *Micrastur semitorquatus* em caverna de Curvelo, MG. **Tyrannidae: G)** Ninho com ovo de *Hirundinea ferruginea* em caverna de Conceição do mato Dentro, MG; **H)** Ninho com filhote de *H. ferruginea* em paredões rochosos na caatinga, BA; **I, K, L)** Ninhos vazio, com ovos e com ninhegos de *Knipolegus nigerrimus* em cavernas do Parque Nacional da Serra do Gandarela, MG; **J)** Ninho com ovos de *K. nigerrimus* em paredões rochosos na caatinga, BA. Fotos: A-B (Matheus H. Simões); C-F (Geraldo Magela); G (Acervo Carste Consultores Associados); H, J (Patrick I. Pina); I, K (Maurício C. M. Andrade); L (Júlio C. R. Costa).

vo acidentado no Nordeste, Sudeste e Sul do Brasil, associados a paredões e afloramentos rochosos (BORBA *et al.*, 2016; RIDGELY *et al.*, 2015; SIGRIST, 2014). A maria-preta-de-garganta-vermelha é endêmica dos campos altimontanos do Sul e Sudeste, regiões serranas, habitando principalmente áreas rochosas com presença de árvores e capoeiras (FARNSWORTH *et al.,* 2020). As espécies se reproduzem na primavera e verão (FERREZ, 1992; PICHORIM *et al.,* 1996) e constroem ninhos abertos, na forma de tigela rasa, em cavernas, lajedos, cavidades e fendas de paredões, escarpas ou afloramentos rochosos (FARNSWORTH *et al.*, 2020; PICHORIM *et al.*, 1996; SICK, 1997; SIGRIST, 2014; PINTO *et al.*, 2018).

O ninho do gibão-de-couro é geralmente forrado com pedras, seguido de gravetos e fibras vegetais macias que formam sua câmara oológica[5]. Põe dois a três ovos brancos com manchas de ferrugem. A espécie foi registrada em cavidades areníticas, tipo tafoni, no Rio Grande do Sul (BORBA *et al.,* 2016), caverna no estado do Ceará (JÚNIOR, 2015), caverna quartzítica e cavidade em paredão de calcário em Minas Gerais (CARSTE, 2014a; SPECHT *et al.*, 2008) e em cavidades areníticas/calcárias de paredões rochosos na Bahia (PACÍFICO; SILVEIRA, 2008). Por sua vez, o ninho da maria-preta-de-garganta-vermelha é constituído de raízes e musgo seco, sendo a câmara incubatória desprovida de qualquer forração ou com a presença de algumas penas (COSTA, J.C.R. 2021, comunicação pessoal; PICHORIM *et al.*, 1996). Põe dois a três ovos brancos lisos e com poucas pintas marrons (COSTA, J.C.R. 2021, comunicação pessoal; PICHORIM, 1996). Ninhos da espécie, ativos e inativos, foram registrados em várias cavernas ferruginosas de Minas Gerais no Quadrilátero Ferrífero (CARSTE, 2013, 2014b; PINTO *et al.*, 2018).

Figura 4. Registros de aves e ninhos em cavernas no Brasil. **Rhinocryptidae: A-C)** Ninhos inativo, ativo e com adulto de *Scytalopus petrophilus* em caverna do Parque Nacional da Serra do Gandarela, MG; **D)** Fêmea de *Merulaxis ater* em atividade de forrageio em caverna no P.E. Intervales, SP; **E)** Macho de *M. ater* em atividade de forrageio em caverna no P.E. Intervales, SP. **Thamnophilidae: F)** Macho de *Myrmelastes caurensis* em atividade de forrageio na penumbra de uma caverna na Serra do Apiaú, Mucajaí, RR. Fotos: A, B (Maurício C. M. Andrade); C (Júlio C. R. Costa); D (Elena M. Pattacini); E (Renato Paiva); F (Jorge Macedo).

5 Local no ninho construído ou utilizado pelas aves com o objetivo de depositar os seus ovos e posterior cria dos filhotes.

Rhinocryptidae (Figuras 4 A-E, 7B, 8A)

Os rhinocryptídeos são considerados aves primitivas, fotofóbicas, possuindo asas curtas e arredondadas e pernas compridas e fortes, voando pouco e deslocando-se principalmente por pulos (OLIVEIRA *et al.,* 2011). Há registros do tapaculo-serrano (*Scytalopus petrophilus* Whitney, Vasconcelos, Silveira & Pacheco, 2010) e do entufado (*Merulaxis ater* Lesson, 1830) em cavernas brasileiras. O tapaculo-serrano é endêmico de ambientes montanos do estado de Minas Gerais e São Paulo (SOUZA, 2013; WHITNEY *et al.*, 2010), em altitudes variando entre 750 e 2.100 metros (RIDGELY *et al.,* 2015). A espécie teve seus primeiros e únicos registros de nidificação ocorrendo em cavernas ferruginosas de Minas Gerais, sendo também constatada a reutilização de ninhos ou sítios de nidificação, provavelmente pelo mesmo casal, por estações reprodutivas consecutivas (DE ANDRADE *et al.,* 2020; PINTO *et al.*, 2018). Devido à característica reprodutiva conhecida exclusivamente nesses ambientes, até o momento, a espécie deve ser considerada como trogloxena obrigatória. O ninho é constituído principalmente por criptógamas, algumas gramíneas e rêmiges[6] de Passeriformes. Esta espécie põe dois ovos de cor branca e ambos os adultos cuidam da prole (DE ANDRADE *et al.,* 2020). Por sua vez, o entufado, espécie endêmica da Mata Atlântica, ocorre desde o sul da Bahia até o sul de Santa Catarina (BERNARDO; THORNS, 2009; BIRDLIFE INTERNATIONAL, 2004; GRANTSAU; PALO, 2010), em altitudes de 100 a 1.800 metros (SIGRIST, 2014), em sub-bosque e borda de mata de baixada e serrana (RIDGELY *et al.,* 2015). Há alguns registros de espécimes no interior de cavernas calcárias no estado São Paulo (OLMOS; SILVA, 2008; PAIVA, 2015; PATRIAL, 2015, 2018; PATTACINI, 2015). Apesar de também já constatada a presença de ninhos nesses ambientes (OLMOS; SILVA, 2008; PAIVA, R. 2021, comunicação pessoal), ainda não há uma descrição clara de seu formato ou composição. Entretanto, sabe-se que ambos os sexos participam da sua construção e que o ninho tem características intracavitárias (BERNARDO; THORNS, 2009; OLMOS; SILVA, 2008).

Cotingidae (Figuras 5G-I, 8G)

O galo-da-serra (*Rupicola rupicola*) (Linnaeus, 1766) é uma das aves mais belas do continente americano e, assim como seu congênere, galo-das-rochas-andino (*Rupicola peruvianos*) (Latham, 1790), leva o termo rupícola em seu nome por estar associado a ambientes rochosos, como paredões ou afloramentos. Apesar da espécie não ser rara localmente, existem poucos lugares onde ela pode ser encontrada com segurança: Brasil (três locais), Guiana, Suriname (cerca de 15 locais conhecidos) e Venezuela (KIRWAN; GREEN, 2011). A ave nidifica na entrada de cavernas e em fendas ou pequenas cavidades de paredões de face seca e desnuda, com presença de umidade e penumbra, próximo a corpos d'água, o que produz temperatura e microclima adequados para a estabilidade e conservação do ninho (OMENA JÚNIOR; MARTINS, 2007). Este é feito com lama, fibras e resina vegetal (GILLIARD, 1962; MARTINS, 2007; OMENA JÚNIOR; SNOW, 1971), não tendo o macho qualquer participação na sua construção e nem na alimentação ou proteção da prole (OMENA JÚNIOR; MARTINS, 2007). Põe um a dois ovos brancos com pintas marrons mais concentradas nos pólos, sendo de 27 a 28 dias o período de incubação (OMENA JÚNIOR; MARTINS, 2007). No Brasil, a espécie é comumente registrada nidificando em cavernas e paredões areníticos das Áreas de Proteção Ambiental Maroaga e Urubuí, Presidente Figueiredo, Amazonas (OMENA JÚNIOR; MARTINS, 2007), mas há também registros em cavernas graníticas da Serra do Apiaú, Mucajaí, Roraima (BICHINSKI, T. 2021, comunicação pessoal).

PROCELLARIIFORMES

Procellariidae (Figura 5 J-L)

Duas aves marinhas nidificam em cavidades rochosas presentes em ilhas oceânicas brasileiras (LOCATELLI, 2011; SOTO; FILIPPINI, 2003). Atualmente, ninhos do petrel-de-trindade (*Pterodroma arminjoniana*) (Giglioli & Salvadori, 1869), espécie migratória, são encontrados unicamente na ilha de Trindade, Espírito Santo (MANCINI *et al.,* 2016), e da pardela-de-asa-larga (*Puffinus iherminieri* Lesson, 1839) nas ilhotas Morro do Leão e Morro da Viuvinha, no arquipélago de Fernando de Noronha, Pernambuco (EFE; SERAFINI, 2018). A nidificação em colônias, ausência de material nidícola, postura de um único ovo que é incubado por ambos os sexos, o lento crescimento dos filhotes, a frequência irregular de alimentação das crias, sendo essa exclusivamente noturna e a fidelidade ao ninho, à colônia e ao parceiro, são características reprodutivas comuns às duas espécies (EFE, 2004; FONSECA-NETO, 2004; LUIGI *et al.*, 2009; SILVA; OLMOS, 2010).

PSITTACIFORMES

Psittacidae (Figuras 6A-H, 8D)

Psitacídeos (papagaios, periquitos, araras, entre outros) e columbídeos (pombas e rolinhas) que vivem próximos a cavernas ou que nidificam em suas fendas ou aberturas, podem se bene-

6 São as grandes penas das asas que impulsionam a ave no voo.

Figura 5. Registros de aves e ninhos em cavernas no Brasil. **Troglodytidae: A-C)** Ninhos inativo, com ovos e com ninhegos de *Troglodytes musculus* em cavernas do Parque Nacional da Serra do Gandarela, MG. **Turdidae: D-E)** Aspectos lateral e superficial do ninho ativo de *Turdus leucomelas* em caverna do Parque Estadual da Serra do Rola-Moça, MG. **Thraupidae: F)** Ninho ativo com fêmea e ninhegos de *Tersina viridis*, em caverna de Conceição do Mato Dentro, MG. **Cotingidae: G-I)** Ninhos ativos de *Rupicola rupicola,* com ovos, fêmea em atividade de incubação e com indivíduo jovem, em cavernas e paredões de Presidente Figueiredo, AM. **Procellariidae: J-L)** Ninhego de *Pterodroma arminjoniana*, na ilha de Trindade, Vitória, ES, e panorama externo e interno do local de nidificação de *Puffinus iherminieri* no Arquipélago de Fernando de Noronha, PE. Fotos: A (Júlio C. R. Costa); B, C (Maurício C. M. Andrade); D, E (Júlio C. R. Costa); F (Thiago Santos); G, I (Mário Fernandez); H (Natacha Hausner); J (Patrícia Serafini); K, L (Andrei Ross).

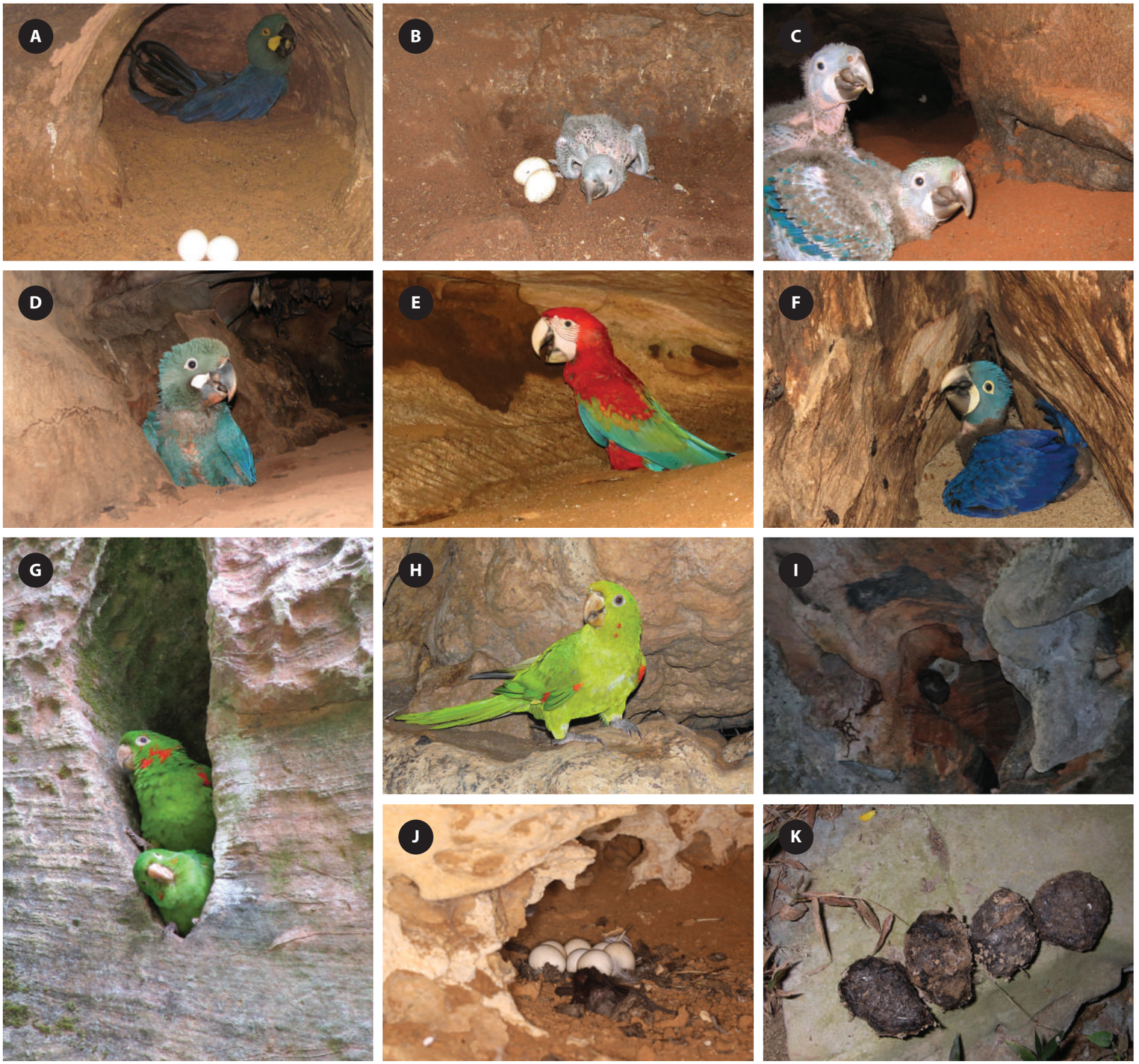


Figura 6. Registros de aves, ninhos e vestígios em cavernas no Brasil. **Psittacidae: A-D)** Cavidades, tipo cavernas, em paredões rochosos da caatinga, nordeste da BA, com adulto, ovos, ninhegos e jovem de *Anodorhynchus leari*, além da presença de morcegos ao fundo; **E-F)** Jovens filhotes de *Ara chloropterus* e *Anodorhynchus hyacinthinus* em cavidades, tipo cavernas, presentes em paredões no TO; **G-H)** Casal da espécie de *Psittacara leucophthalmus* em fenda de caverna no município de Sacramento, MG, e adulto da espécie em caverna localizada em Monjolos, MG. **Tytonidae: I-K)** Adulto de *Tyto furcata* registrado em caverna de Montes Claros, MG. Postura de *T. furcata* em caverna do Parque Nacional da Furna Feia, RN e egagrópilas típicas da espécie registrados em caverna da RPPN Santuário do Caraça, MG. Fotos: A-D (Érica C. Pacífico); E-F (Neiva M. R. Guedes); G (Blog revolteio.com); H (Fabrini Pontello); I (Maurício C. M. Andrade); J (Diego de M. Bento); K (Robson de A. Zampaulo).

ficiar da iluminação artificial de cavernas turísticas para alcançar regiões originalmente afóticas (COSTA, J.C.R. 2021, comunicação pessoal). Consequentemente, essas aves podem carrear potenciais patógenos zoonóticos, como o fungo *Histoplasma capsulatum* e a levedura *Cryptococcus neoformans* para os salões mais profundos de cavernas com este tipo de uso (DIAZ, 2018; LUGARINI *et al.*, 2008; REOLON *et al.*, 2004). O possível impacto desse aparato artificial para a fauna cavernícola ainda é pouco conhecido. Porém, já se sabe que, de acordo com o sistema de iluminação adotado, pode ocorrer alteração na temperatura e umidade desses ambientes, além de proporcionar o crescimento de organismos fotossintetizantes em zonas originalmente afóticas (BERNARDI *et al.,* 2011).

Alguns psitacídeos adaptaram-se a nidificar em cavidades profundas presentes em paredões rochosos, principalmente constituídos de rochas areníticas/carbonáticas nos biomas caatinga e cerrado, onde em algumas situações há a incidência de pouca luminosidade (GUEDES, N.M.R. 2020, comunicação pessoal; HART, 1992; IBAMA, 2006; PACÍFICO, 2011; PACÍFICO *et al.*, 2014). Para a arara-azul-de-lear (*Anodorhynchus leari* Bonaparte, 1856), espécie endêmica do nordeste baiano, as atividades reprodutivas são exclusivas a este ambiente, não havendo, portanto, registros da espécie em ocos de árvores (IBAMA, 2006; PACÍFICO, 2011), como ocorre para a maioria dos psitacídeos. Sua área de nidificação é restrita aos paredões presentes na Estação Biológica de Canudos e na Estação Ecológica do Raso da Catarina, Bahia (HART, 1992; PACÍFICO, 2011; PACÍFICO *et al.*, 2014). As cavidades naturais (incluindo cavernas) onde a espécie nidifica encontram-se, em média, a 26,78 m de altura do solo e podem apresentar até 18 metros de profundidade (PACÍFICO, 2011) (Figura 7C-D). Nelas, ainda podem ser encontrados diversos invertebrados, como coleópteros, aracnídeos e abelhas nativas e invasoras, além de outros vertebrados, como morcegos, roedores e lagartos (PACÍFICO, E.C. 2021, comunicação pessoal; PACÍFICO, 2011; PACÍFICO *et al.*, 2020). Outros psitacídeos, como a aratinga-de-testa-azul (*Thectocercus acuticaudatus*) (Vieillot, 1947) e o papagaio-verdadeiro (*Amazona aestiva*) (Linnaeus, 1758), assim como alguns cathartídeos e falconídeos, também utilizam as cavernas em paredões dessa região para nidificarem (PACÍFICO; SICK, 1997; SILVEIRA, 2008).

A arara-vermelha-grande (*Ara chloropterus* Gray, 1859) é comumente registrada em cavernas do Parque Estadual Terra Ronca, estado de Goiás, e na Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. A espécie também ocorre na dolina "Buraco das Araras", município de Jardim, Mato Grosso do Sul, onde nidifica em inúmeras cavidades areníticas associadas a esta feição cárstica. A espécie realiza a postura de dois a três ovos (JUNIPER; PARR, 1998). A presença de jovens filhotes da arara-vermelha-grande e da arara-azul-grande (*Anodorhynchus hyacinthinus*) (Latham,1790) já foi constatada em meso e macrocavidades areníticas/calcárias presentes em paredões no Tocantins (GUEDES, N.M.R. 2020, comunicação pessoal). No Pantanal e no sul do Pará a espécie nidifica principalmente em ocos de árvores de manduvis (*Sterculia apetala*), porém, na região das Gerais (entre os estados do Piauí, Maranhão, Tocantins e Bahia) são as aberturas dos paredões rochosos os principais locais escolhidos pela espécie para a postura e incubação dos ovos (COLLAR, 1997; GUEDES, N.M.R. 2020, comunicação pessoal).

Há ainda registros dos psitacídeos maitaca-verde (*Pionus maximiliani*) (Kuhl, 1820), periquitão-maracanã (*Psittacara leucophthalmus*) (Statius Muller, 1776) e tiriba-de-pfrimer (*Pyrrhura pfrimeri* Miranda-Ribeiro, 1920) utilizando cavernas no Brasil. As duas primeiras espécies, para o uso reprodutivo ou de descanso (BUCHMANN *et al.*, 2015; DIAS; CARVALHO, 1982; PONTELLO, 2009; SICK, 1997; ZANATTO, 2016) e a tiriba-de-pfrimer, espécie ameaçada de extinção, para o uso geofágico (se alimentando de minerais) junto a afloramentos de calcário, próximo a uma caverna, em São Domingos, estado de Goiás (DORNAS *et al.,* 2016). Tais afloramentos são considerados componentes importantes do habitat dessa espécie. Ainda não há registros ou descrições dos ninhos, porém acredita-se que possam estar associados às cavidades ou fendas nos maciços de calcário.

STRIGIFORMES

A ocorrência de Strigiformes em cavernas é mais frequentemente evidenciada pela presença de suas egagrópilas no piso, do que propriamente da visualização dos espécimes. Assim como nos falconiformes, no período reprodutivo são encontradas carcaças de presas junto aos locais de postura. As espécies não constroem ninhos, podendo utilizar os ninhos de outras aves de grande porte para a postura ou depositar seus ovos diretamente na superfície de abrigos rochosos de cavidades ou saliências presentes em paredões, cânions, como também em cavernas sobre uma camada formada pelos itens que compõem suas egagrópilas (ARAGÓN *et al.*, 2002; MANCINI *et al.*, 2018; SMITH, 1968). Roedores e morcegos, animais considerados trogloxenos, fazem parte da dieta dessas corujas (ARAGÓN *et al.*, 2002; JESUS; OLIVEIRA, 2017; LAVARIEGA *et al.*, 2016; LOONEY, 1972; MANCINI *et al.*, 2018), o que, juntamente com os hábitos noturnos e crepusculares, favorecem sua ocorrência nesses ambientes ou próximo a eles.

Strigidae

A jacurutu ou mocho-orelhudo é uma ave neártica e

Tabela 1. Registros de espécies da avifauna, com suas respectivas características comportamentais e reprodutivas, realizados em cavidades naturais de diferentes litotipos rochosos e biomas no Brasil e grau de ameaça conforme União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN).

Ordem (Família)	Espécie/ Categoria IUCN	Nome popular (Dicromatismo sexual)	Estações de reprodução/ nidificação*	Litologia	Bioma	Uso (Tipo de Cavidade)	Filopatria ao sítio reprodutivo	Cuidado parental
Apodiformes (Apodidae)	*Cypseloides cryptus* Zimmer, 1945/ LC	Taperuçu-de-mento-branco (Ausente)	V, O, I	Silicicl, Gran	AM	Dormitório, Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
	Cypseloides fumigatus (Streubel, 1848)/ LC	Taperuçu-preto (Ausente)	P, V	Silicicl, Gran	CE, MA	Dormitório, Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
	Cypseloides senex (Temminck, 1826)/ LC	Taperuçu-velho (Ausente)	P, V	Silicicl	AM, CE, MA	Dormitório, Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
	Streptoprocne biscutata (Sclater,1866)/ LC	Taperuçu-de-coleira-falha (Ausente)	P, V	Silicicl, Carbon, Gran	CE, MA, CA	Dormitório, Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
	Streptoprocne phelpsi (Collins, 1972)/ LC	Taperuçu-dos-tepuis (Ausente)	I, P	Silicicl	AM	Nidificação (Cav)	DE	DE
	Streptoprocne zonaris (Shaw, 1796)/ LC	Taperuçu-de-coleira-branca (Ausente)	P, V	Silicicl, Carbon	AM, CE, MA	Dormitório, Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
Apodiformes (Trochilidae)	*Chlorostilbon lucidus* (Shaw, 1812)/ LC	Besourinho-de bico-vermelho (Presente)	V, O, I	Ferru	CE, MA	Nidificação (Cav)	Sim	Fêmea
	Campylopterus calcirupicola Lopes, Vasconcelos & Gonzaga, 2017/ NA	Dry-forest Sabrewing (Ausente)	P, V, O	Carbon	CE	Nidificação (Cav)	Sim	Fêmea
Caprimulgiformes (Steatornithidae)	*Steatornis caripensis* Humboldt, 1817/ LC	Guácharo (Ausente)	P, V, O	Silicicl, Carbon	AM	Dormitório, Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
Cathartiformes (Cathartidae)	*Cathartes aura* (Linnaeus, 1758)/ LC	Urubu-de-cabeça-vermelha (Ausente)	I, P	Carbon	CA, CE, MA	Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
	Coragyps atratus (Bechstein, 1793)/ LC	Urubu-de-cabeça-preta (Ausente)	I, P	Carbon, Silicicl, Ferru	CA, CE, MA	Nidificação (Cav)	DE	Ambos
	Sarcoramphus papa (Linnaeus, 1758)/ LC	Urubu-rei (Ausente)	P, V, O	Carbon, Silicicl	CA, CE, MA	Nidificação (CavPar, Cav)	DE	Ambos
Columbiformes (Columbidae)	*Leptotila verreauxi* (Bonaparte, 1855)/ LC	Juriti-pupu (Ausente)	P, V, O	Carbon	MA	Nidificação (Cav)	DE	Ambos

Ordem (Família)	Espécie/ Categoria IUCN	Nome popular (Dicromatismo sexual)	Estações de reprodução/ nidificação*	Litologia	Bioma	Uso (Tipo de Cavidade)	Filopatria ao sítio reprodutivo	Cuidado parental
Falconiformes (Falconidae)	*Falco rufigularis* (Daudin, 1800)/ LC	Cauré (Ausente)	I, P	Carbon, Siliciclástica	CA, CE	Nidificação (CavPar, Cav)	DE	Ambos
	Herpetotheres cachinnans (Linnaeus, 1758)/ LC	Acauã (Ausente)	I, P	Carbon, Siliciclástica	CA, CE	Nidificação (CavPar)	Sim	Ambos
	Micrastur semitorquatus (Vieillot, 1817)/ LC	Falcão-relógio (Ausente)	I, P, V	Carbonática	MA	Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
Passeriformes (Tyrannidae)	*Hirundinea ferruginea* (Vieillot, 1819)/ LC	Gibão-de-couro (Ausente)	P, V	Carbon, Siliciclástica	CA	Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
	Knipolegus nigerrimus (Vieillot, 1818)/ LC	Maria-preta-de-garganta-vermelha (Presente)	P, V	Ferruginosa, Carbonática, Siliciclástica	CE, MA, CA	Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
Passeriformes (Rhinocryptidae)	*Scytalopus petrophilus* Whitney, Vasconcelos, Silveira & Pacheco, 2010/ LC	Tapaculo-serrano (Presente)	P, V	Ferruginosa	CE, MA	Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
	Merulaxis ater Lesson, 1830/ NT	Entufado (Presente)	DE	Carbonática	MA	Dormitório, Nidificação (Cav)	DE	DE
Passeriformes (Furnariidae)	*Cinclodes espinhacensis* Freitas, Chaves, Costa, Santos & Rodrigues, 2012/ NA	Pedreiro-do-espinhaço (Ausente)	P, V	Siliciclástica	CE	Nidificação (Cav) (Aflo)	Sim	Ambos
Passeriformes (Thamnophilidae)	*Myrmelastes caurensis* (Hellmayr, 1906)/ LC	Formigueiro-do-caura (Presente)	DE	Granítica	AM	Forrageio (Cav)	DE	DE
Passeriformes (Troglodytidae)	*Troglodytes musculus* Naumann, 1823/ NA	Corruíra (Ausente)	P	Ferruginosa	CE, MA	Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
Passeriformes (Turdidae)	*Turdus leucomelas* (Vieillot, 1818)/ LC	Sabiá-barranco (Ausente)	P	Ferruginosa	CE, MA	Nidificação (Cav)	Sim	Ambos

Ordem (Família)	Espécie/ Categoria IUCN	Nome popular (Dicromatismo sexual)	Estações de reprodução/ nidificação*	Litologia	Bioma	Uso (Tipo de Cavidade)	Filopatria ao sítio reprodutivo	Cuidado parental
Passeriformes (Thraupidae)	*Tersina viridis* (Illiger, 1811)/ LC	Saí-andorinha (Presente)	I, P	Ferru, Siliciclastica	CE, MA	Nidificação (Cav)	DE	Ambos
Passeriformes (Cotingidae)	*Rupicola rupicola* (Linnaeus, 1766)/ LC	Galo-da-serra (Presente)	P, V, O	Siliciclastica, Gran	AM	Dormitório, Nidificação (Cav)	Sim	Fêmea
Procellariiformes (Procellariidae)	*Pterodroma arminjoniana* (Giglioli & Salvadori, 1869)/ VU	Petrel-de-trindade (Ausente)	I, P, V, O	Gran	IO	Dormitório, Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
	Puffinus iherminieri Lesson, 1839/ LC	Pardela-de-asa-larga (Ausente)	I, P	Gran	IO	Dormitório, Nidificação (Cav)	Sim	Ambos
Psittaciformes (Psittacidae)	*Amazona aestiva* (Linnaeus, 1758)/ LC	Papagaio-verdadeiro (Ausente)	I, P, V	Carbonática, Siliciclastica	CE, CA	Dormitório, Nidificação (CavPar)	Sim	Ambos
	Anodorhynchus leari Bonaparte, 1856/ EN	Arara-azul-de-lear (Ausente)	P, V, O	Carbonática, Siliciclastica	CA	Dormitório, Nidificação (CavPar)	Sim	Ambos
	Ara chloropterus Gray, 1859/ LC	Arara-vermelha-grande (Ausente)	I, P, V	Carbonática, Siliciclastica	CE	Dormitório, Nidificação (CavPar, Cav)	Sim	Ambos
	Anodorhynchus hyacinthinus (Latham,1790)/ VU	Arara-azul-grande (Ausente)	I, P, V, O	Carbonática, Siliciclastica	CE	Dormitório, Nidificação (CavPar)	Sim	Ambos
	Pionus maximiliani (Kuhl, 1820)/ LC	Maitaca-verde (Ausente)	I, P, V	Carbonática	CE	Dormitório, Nidificação (CavPar)	DE	Ambos
	Thectocercus acuticaudatus (Vieillot, 1947)/ LC	Aratinga-de-testa-azul (Ausente)	I, P, V	Carbonática, Siliciclastica	CA	Dormitório, Nidificação (CavPar)	DE	Ambos
	Psittacara leucophthalmus (Statius Muller, 1776)/ LC	Periquitão-maracanã (Ausente)	I, P, V	Carbonática, Siliciclastica	CE, MA	Dormitório, Nidificação (CavPar, Cav)	Sim	Ambos
	Pyrrhura pfrimeri Miranda-Ribeiro, 1920/ EN	Tiriba-de-pfrimer (Ausente)	DE	Carbonática	CE	Dormitório, Geofagia (Aflo)	DE	DE

Ordem (Família)	Espécie/ Categoria IUCN	Nome popular (Dicromatismo sexual)	Estações de reprodução/ nidificação*	Litologia	Bioma	Uso (Tipo de Cavidade)	Filopatria ao sítio reprodutivo	Cuidado parental
Strigiformes (Strigidae)	*Bubo virginianus* (Gmelin, 1788)/ LC	Jacurutu (Ausente)	I, P, V, O	Carbon, Siliciclástica	MA	Dormitório, Nidificação (CavPar, Cav)	Sim	Ambos
Strigiformes (Tytonidae)	*Tyto furcata tuidara* (J.E. Gray, 1829)/ LC	Suindara (Ausente)	O, I, P, V	Carbon, Siliciclástica	CE, CA	Dormitório, Nidificação (CavPar, Cav)	Sim	Ambos

Legenda: 1) - 2ª coluna: LC - pouco preocupante; NT - quase ameaçada; VU - vulnerável; EN - em perigo; CR - criticamente em perigo; NA - não se aplica ou DD - dados deficientes/ **2) - 4ª coluna:** O - outono; I - inverno; P - primavera; V - verão; DE - desconhecido; * - As estações reprodutivas específicas podem variar entre as regiões brasileiras/ **3) - 5ª coluna:** Siliciclástica - siliciclásticas (arenito e quartzito); Carbon - carbonáticas (calcário, mármore e dolomito); Ferru - ferruginosas (canga, itabirito, formação ferrífera bandada); Gran - graníticas (granito, vulcânicas)/ **4) - 6ª coluna:** MA - Mata Atlântica; CE - Cerrado; CA - Caatinga; AM - Amazônia; IO - Insular Oceânico/ **5) - 7ª coluna:** (CavPar) - cavernas (meso e macrocavernas) desenvolvidas em paredão rochoso; (Cav) - cavernas em geral com outras formas de inserção na paisagem; (Aflo) - afloramento rochoso/ **6) - 8ª e 9ª coluna:** DE - desconhecido. **OBS:** A filopatria aqui confirmada é para a espécie e não para o indivíduo, pois não houve metodologia de marcação na maioria dos estudos ou registros.

neotropical, distribuindo-se do Alasca à Nicarágua, e em grande parte da América do Sul, incluindo o Brasil (KÖNIG *et al*., 2008; HOLT *et al*., 2018; SICK, 1997). Sua ocorrência em cavidades naturais subterrâneas é mais documentada em países da América do Norte (ARAGÓN *et al*., 2002; SMITH, 1968). Há poucos estudos sobre a biologia reprodutiva da espécie no Brasil e esses não envolveram ambientes subterrâneos (PATIU *et al*., 2020; TOMAZZONI *et al*., 2004). A jacurutu põe de dois a três ovos (às vezes até seis), todos arredondados e brancos (WIKIAVES, 2021a).

Tytonidae (Figuras 6 I-K; 8F)

A suindara é cosmopolita (ausente apenas nos pólos e grandes desertos) e ocorre em habitats abertos e semiabertos, com boa tolerância para áreas perturbadas (ALIABADIAN *et al*., 2016; BONVICINO; BEZERRA, 2003; ROCHA *et al*., 2011). A espécie ou seus vestígios são comumente registrados em cavernas de várias regiões brasileiras (GODOY, 1986; JESUS; OLIVEIRA, 2017; MANCINI *et al*., 2018) e, geralmente, põe de quatro a sete ovos (WIKIAVES, 2021b).

A Bioacústica como ferramenta para avaliação de impactos antrópicos sobre as aves

A bioacústica é a ciência que estuda a produção, transmissão e recepção dos sons biológicos e suas relações com o ambiente (BRADBURY; VEHRENCAMP, 2011). O registro dos sons produzidos pelos animais é utilizado há décadas na descrição e identificação de espécies, bem como na etologia (BEER, 1971; MARLER, 2004; VIELLIARD, 1993). Atualmente, com o avanço das tecnologias de monitoramento acústico passivo, é possível registrar diversas vocalizações ao mesmo tempo e monitorar ambientes em longo prazo, sem a permanência do pesquisador em campo (PIERETTI *et al.,* 2015).

O conjunto de sons emitidos em um ambiente constitui o que chamamos de paisagem acústica, sendo composta de sons produzidos por animais, vegetais (como por exemplo o movimento da seiva nos vasos condutores), fenômenos naturais abióticos, humanos e por suas tecnologias. O registro dos sons ambientais realizado por gravadores de monitoramento passivo nos permite investigar os sons biológicos de uma forma ampla, respondendo perguntas ecológicas em nível de indivíduos, espécies, populações, comunidades ou paisagens (FARINA, 2014; PIJANOWSKI *et al.,* 2011). Essa nova tecnologia nos proporciona a oportunidade de analisar as relações entre os sons antrópicos, geofônicos e biológicos e verificar efeitos dos distúrbios ambientais em comunidades naturais (DUARTE *et al.,* 2015, SUGAI *et al.,* 2019).

A comunicação acústica é essencial para as aves, pois é utilizada para a seleção de parceiros sexuais, sincronia e coordenação de voos, defesa de território, cuidado parental, forrageamento e, percepção e emissão de sinais para evitar predadores (MARLER, 2004). Diversas pesquisas têm mostrado que o aumento da urbanização e a consequente expansão de rodovias e atividades industriais têm gerado perdas da vegetação, além do aumento dos níveis de ruído antrópico em áreas naturais (DEICHMANN *et al*., 2017; DUARTE *et al.,* 2015;

LAIOLO, 2010). A supressão da vegetação, além de extinguir habitats, pode alterar o ambiente em que as aves estão inseridas por meio da retirada de obstáculos acústicos (EY; FISHER, 2009).

As vocalizações das aves são produtos de milhares de anos de evolução que levam em conta, entre outros fatores, as características estruturais do ambiente para melhor eficiência na transmissão de sinais (NEMETH *et al.,* 2001). De forma geral, as vocalizações emitidas em ambientes com uma estrutura vegetal mais densa e complexa degradam-se com a distância muito mais rápido do que em áreas abertas (MORTON, 1975). Portanto, este tipo de ambiente favorece a transmissão de vocalizações de frequências mais baixas e com maior comprimento de onda (SEBASTIÁN-GONZÁLEZ *et al.,* 2018). Já áreas mais abertas, geralmente, favorecem a transmissão de vocalizações de frequências mais altas, devido à ausência de obstáculos (MORTON, 1975). Dessa forma, mudanças na estrutura vegetacional podem alterar os sinais acústicos animais, fazendo com que cheguem ao receptor de forma distorcida, o que pode gerar consequências comportamentais e evolutivas para as populações (WONG *et al.,* 2007).

O ruído antrópico gerado pela urbanização pode mascarar as vocalizações das aves e causar impactos negativos na reprodução e sobrevivência desses animais (BARBER e*t al.,* 2010; ROSA; KOPER, 2018). De forma geral, as espécies variam em relação à tolerância da poluição sonora. Em resposta ao ruído, algumas espécies podem abandonar seus habitats, enquanto outras alteram a estrutura do canto e o comportamento vocal para comunicar em áreas ruidosas (SLABBEKOORN; RIPMEESTER, 2008). São exemplos: o aumento da amplitude das vocalizações, o aumento ou diminuição das frequências, da duração do canto, do número de notas ou alteração do horário dos cantos (BRUMM, 2004; DUARTE *et al.*, 2015; FULLER *et al.*, 2007; NEMETH; BRUMM, 2009; SLABBEKOORN; PEET, 2003). Entretanto, a ciência ainda não conhece os custos fisiológicos dessas respostas comportamentais e se elas são suficientes para compensar o ruído e aumentar a eficiência da comunicação (ZOLLINGER *et al.,* 2011). Além disso, a evasão de áreas e os mecanismos compensatórios para reduzir os efeitos do ruído podem alterar a complexidade acústica de uma comunidade já bem estabelecida e diminuir a abundância, a riqueza e a diversidade em ambientes ruidosos (BAYNE *et al.,* 2008; PROPPE *et al.,* 2013).

No Brasil, a avaliação, o controle e o monitoramento de ruído em áreas habitadas por humanos são realizadas com base na resolução do Conselho Nacional de Meio Ambiente (CONAMA 001/1990), que por sua vez, considera os protocolos da Associação Brasileira de Normas Técnicas - NBR10151 (ABNT, 1987) e NBR 10152 (ABNT, 1990). Infelizmente, esta legislação não se aplica aos níveis de ruído máximos permitidos em áreas habitadas por animais silvestres, como parques urbanos e unidades de conservação próximas às atividades humanas ruidosas. O ruído pode impactar negativamente as aves, especialmente aquelas espécies que emitem vocalizações que ocupam bandas de frequências mais baixas (< 2000 Hz) e estão mais sujeitas ao mascaramento[7] (DUARTE *et al.*, 2015; WARREN *et al.*, 2006).

Portanto, a criação e utilização de protocolos de monitoramento do impacto do ruído na comunicação das aves é essencial para fomentar políticas públicas que regulamentem os níveis máximos de emissão de ruídos antrópicos permitidos em áreas naturais. A bioacústica, portanto, é uma ferramenta importante na elaboração dos estudos de licenciamento e de monitoramento do impacto ambiental. As novas tecnologias em monitoramento acústico passivo, associadas aos registros de comportamento de aves, podem ser importantes aliadas nas análises dos impactos de atividades antrópicas sobre as espécies que utilizam cavernas próximas a empreendimentos minerários, por exemplo.

As aves no contexto do licenciamento ambiental espeleológico brasileiro

A partir de uma rápida análise dos demais capítulos relacionados a outros táxons que estruturam esse livro, fica evidente ao leitor a enorme lacuna de conhecimentos relacionada ao assunto ora tratado. De fato, os estudos ainda são incipientes, porém bastante promissores e importantes tanto para a Biologia Subterrânea como para a Ornitologia brasileira. Acreditamos que a dependência do uso das cavernas pelas aves possa variar não só entre as espécies, mas também entre indivíduos, populações e entre localidades, o que precisaria ser melhor elucidado, principalmente em áreas cársticas que estão sobre forte pressão antrópica. São exemplos o Quadrilátero Ferrífero, em Minas Gerais; o Maciço do Urucum, no Mato Grosso do Sul e a Serra dos Carajás, no Pará, principais áreas ferríferas de exploração mineral no Brasil (AULER; PILÓ, 2015; FREITAS, 2021). Entretanto, além da mineração, ocorrem outros tipos de impacto nesses ambientes ou próximo a eles,

7 Ocorre quando o ruído é emitido ao mesmo tempo e ocupa as mesmas bandas de frequência e a mesma intensidade, ou uma intensidade maior que as vocalizações dos animais, afetando assim a eficiência da comunicação.

como a construção de pequenas centrais hidrelétricas (PCHs), ou grandes usinas em biomas como Cerrado e Amazônia, na região da cabeceira do Rio Tapajós, Rio Aripuanã, Rio Teles Pires e Rio Xingu (ANEEL 2016; LEES *et al.*, 2016; STOPIGLIA; RAPOSO 2007). Assim, a partir do avanço dos impactos nessas regiões, as espécies que vivem e utilizam esses ambientes como áreas fundamentais ou de apoio para reprodução como os Apodidae, por exemplo, tornam-se igualmente vulneráveis à degradação das cavernas e dos ambientes que as cercam.

Na classificação do grau de relevância das cavidades naturais subterrâneas (Artigo 2º, do Decreto MMA n.º 6.640/2008 e IN MMA n.º 2/2017) (BRASIL, 2008; BRASIL, 2017) o atributo ecológico ou biológico mais diretamente relacionado à presença das aves silvestres nesses ambientes é a utilização deles como "local de nidificação". Como a legislação atual considera somente a constatação desse tipo de uso, quaisquer registros de comportamento nidificatório podem ser considerados na valoração desse atributo, independentemente se esse é recorrente ou ocasional na cavidade sob análise.

Equivocadamente, a maioria dos estudos apresentados no âmbito do licenciamento ambiental considera os ninhos encontrados em cavernas como definitivamente inativos, unicamente devido às características atuais do ninho, ausência momentânea de ovos, ninhegos (jovens) ou adultos, sem a realização de qualquer acompanhamento subsequente. Muitos estudos, além de não informarem a espécie construtora, também não apresentam o registro fotográfico dos tipos de ninhos encontrados. Tais problemas ocorrem pelos seguintes motivos: amostragem pontual nas estações seca e úmida, ou seja, restrita a apenas duas visitas às cavidades durante a etapa de inventariamento/diagnóstico; falta de conhecimento acerca das espécies e sua biologia de nidificação; menor importância dada a ocorrência das aves nesse ambiente e ausência de consultas a ornitólogos especialistas para auxiliarem na correta identificação dos registros obtidos. Assim, a amostragem pode simplesmente não coincidir com o exato período reprodutivo das espécies, subestimando o uso e a possibilidade de reutilização dos ninhos momentaneamente inativos.

Outro fato importante é que a partir do levantamento realizado para o presente capítulo foi possível identificar espécies que utilizam frequentemente cavidades naturais subterrâneas com menos de cinco metros de desenvolvimento linear para reprodução, que são em sua grande maioria consideradas como de baixa relevância nos estudos espeleológicos (Artigo 12, da IN MMA nº 02/2017) (BRASIL, 2017). Nesse contexto, muitas feições do tipo abrigo e tafone, apesar de serem recorrentes, podem estar sendo negligenciadas quanto à sua importância sazonal de sítio reprodutivo para as aves. Além disso, os afloramentos ou paredões rochosos e falésias são de vital importância para a conservação de diversas espécies, o que demanda conhecimento ecológico e certa cautela na definição de utilização dessas áreas para a implantação dos diferentes tipos de empreendimentos (CARVALHO FILHO *et al.,* 2004).

A prática de melhores amostragens e do monitoramento, visando conhecer a história natural das espécies, permite um melhor entendimento sobre os sítios de nidificação, tipos de ninhos e nível de fidelidade aos abrigos reprodutivos. Os resultados obtidos podem, inclusive, auxiliar futuramente a determinação da área de influência e o grau de relevância desses ambientes. Estudos envolvendo taxas de nidificação específicas associadas ao conhecimento do sucesso reprodutivo em ambientes cavernícolas podem ser comparadas com dados reprodutivos obtidos em ambiente externo, determinando a importância relativa das cavernas para estas espécies em nível local ou regional, por exemplo.

Por fim, é importante destacar que, além da utilização das cavernas como local de nidificação, há outros atributos na legislação que podem ser relacionados à presença de determinadas espécies de aves em cavernas: "abrigo essencial para a preservação de populações geneticamente viáveis de espécies animais em risco de extinção, constantes de listas oficiais" (ex: ararinha-azul-de-lear); "interações ecológicas únicas" (ex: possíveis parasitismos exclusivos à fase de ninhegos de trogloxenos obrigatórios) e "presença de populações estabelecidas de espécies com função ecológica importante" (ex: colônias reprodutivas de andorinhões).

Métodos de localização, acesso a ninhos e registro dos espécimes

O número de ornitólogos espeleólogos que atuam no Brasil é extremamente incipiente. No entanto, o crescimento exponencial no número de observadores de aves e ornitólogos amadores atuantes no país, associado à criação e popularização de sites de compartilhamento de registros sonoros e fotográficos, como o *eBird, WikiAves, Xeno-canto*, entre outros, têm contribuído muito para a ciência ornitológica brasileira. Espécies raras e de difícil visualização, novas ocorrências e comportamentos nunca registrados, estão sendo conhecidos unicamente por meio desses registros.

Além desses, espeleólogos em geral, consultores ou amantes da natureza podem também contribuir significativamente para o conhecimento científico ao disponibilizar seus registros (fotografias, sons e filmagens) de espécies e seus ninhos em cavernas ou mesmo em outras feições cársticas, algumas vezes, de rara

Figura 7. Registros de aves associadas a cavernas no Brasil e detalhes das cavidades utilizadas por *Anodorhynchus leari* para nidificação. **A)** Macho de *Knipolegus nigerrimus* próximo à entrada de uma caverna do Parque Nacional da Serra do Gandarela, MG, utilizada para nidificação; **B)** Adulto de *Scytalopus petrophilus* saindo de uma caverna do Parque Nacional da Serra do Gandarela, MG, utilizada para nidificação; **C)** Técnica de rapel utilizada para acessar os ninhos de *Anodorhynchus leari* e de outros psitacídeos em paredões de rochas areníticas/carbonáticas nos biomas caatinga e cerrado (Imagem externa do paredão evidenciando várias cavidades e a pesquisadora em atividade de acesso); **D)** Registro *in loco* de uma caverna em paredão, evidenciando teto, piso e paredes. Fotos: A (Maurício C.M. Andrade); B (Júlio C.R. Costa); C (Patrick Pina); D (Érica C. Pacífico).

observação *in situ*. Para tanto, são necessárias formas e técnicas adequadas de localização, busca e aproximação para obter os melhores registros nesses ambientes, como as listadas a seguir:

1) Utilizar capacetes, macacões ou roupas camufladas ou em tons mais neutros, como o bege, oliva e cinza, evitando vestimentas coloridas. **2)** Se a caverna apresentar significativa abertura, caminhar calmamente pela trilha de acesso, evitando fazer barulho e com o olhar sempre voltado para a sua entrada. Dessa forma, caso algum espécime esteja presente, sua fuga poderá ser detectada e registrada. O recomendável é que uma câmera fotográfica ou filmadora já esteja ligada e em mãos. **3)** Faça uma busca rápida próximo à entrada da caverna, de forma silenciosa, dando maior ênfase à localização de possíveis ninhos fixados às paredes e vestígios. **4)** Ao adentrar, abaixe-se e proceda de forma rápida à busca ativa dos ninhos, em silêncio e com o auxílio de lanternas. Verifique fendas, buracos ou plataformas (projeções) de tetos e paredes. Ilumine também o piso e busque por ninhegos ou indivíduos jovens, ninhos do tipo simples/desnudo ou simples/plataforma (SIMON; PACHECO, 2005), além de vestígios como pegadas, material nidícola[8],

8 Material utilizado pelas aves para construção de seus ninhos.

fragmentos de insetos, carcaças de aves, cascas de ovos, penas, fezes e egagrópilas de corujas. Evite o contato próximo às fezes das aves, sobretudo quando são concentradas ou numerosas, prevenindo, principalmente, infecções por enterobactérias e fungos de potencial zoonótico causadores de doenças como histoplasmose, psitacose e criptococcose (BRAZ *et al.*, 2014; DIAZ, 2018; GONZÁLES-ACUÑA; LLANOS-SOTO, 2020; LUGARINI *et al.*, 2008; REOLON *et al.*, 2004). Ao localizar o ninho ou espécime, mantenha uma distância segura para o animal, proceda o enquadramento, verifique a necessidade de iluminação artificial e realize seguidos registros. **5)** Garantido os primeiros registros, aproxime-se de forma lenta e progressiva e busque pelos detalhes. Para sua segurança e da espécie, entenda e respeite o comportamento reprodutivo da ave e identifique os limites de perturbação e aproximação. Evite o stress dos espécimes e a possível interrupção de seu ciclo reprodutivo. **6)** Se a ave deixar o ninho, aproxime-se, verifique se há ovo(s), ninhego(s) ou fezes, utilize uma escala e realize o registro fotográfico buscando também detalhes sobre sua forma de fixação e composição. Caso o ninho seja do tipo fechado e não tenha obtido o registro do(s) adulto(s), permaneça agachado por pelo menos mais 10 minutos na caverna, preferencialmente e, se possível, em zona disfótica ou afótica, atrás de colunas ou paredes afastado do ninho, e aguarde o retorno ou a saída do(s) espécime(s) para nova tentativa de registro. **7)** Na ausência de adultos, a verificação de atividade em ninhos fechados pode ser obtida rapidamente por sonda óptica, acoplada a um computador ou celular (PESQUERO *et al.*, 2014; VELOSO *et al.*, 2018), ou por boroscópio digital portátil. Durante esse processo evite tocar nos ovos, ninhegos e danificar a câmara oológica.

A identificação das aves adultas que porventura forem registradas pode ser realizada com ajuda dos tradicionais guias de imagens na forma de livros ou livretos (SIGRIST, 2014, 2015), ou por meio de aplicativos para smartphones que utilizam a inteligência artificial para identificação dos espécimes a partir de fotografias. Um exemplo é o aplicativo *Merlin Bird ID* (The Cornell Lab of Ornithology), que é gratuito e funciona off line. Neste, o usuário tem a opção de baixar o pacote com as aves de uma região específica ou o pacote nacional. Adicionalmente, o aplicativo permite ao usuário a identificação da ave ao informar a localização e as características morfológicas e comportamentais da espécie.

Para estudos de monitoramento de uso, reutilização de ninhos e sucesso de nidificação, uma vez já localizada a caverna e registrado o ninho e a espécie, pode ser utilizado, de forma rápida e pontual, o uso de *playback* do seu canto específico, objetivando sua atração para fora da caverna, visando assim minimizar o stress reprodutivo e a possibilidade de novos registros. O uso de armadilhas fotográficas também é recomendado, por ser uma técnica de monitoramento menos estressante para a ave. Contudo, atenção especial deve ser dada ao local de fixação do equipamento, evitando comprometer todo o processo de nidificação da espécie e os aspectos estruturais da caverna.

Entre as técnicas de localização e acesso vertical a ninhos de aves presentes em cavernas ou fendas naturais de paredões ou escarpas rochosas, como nos casos de dolinas, furnas, falésias, cânions, abismos ou penhascos (Figura 7C), destacam-se o uso de varas com espelho (OMENA JÚNIOR; MARTINS, 2007), rapel (PACÍFICO *et al.,* 2014), escaladas (SPECHT *et al.,* 2008), drones (MESQUITA *et al.* 2020) e até mesmo da ferramenta Google Street View (OLEA; MATEO-TOMÁS, 2013).

Toda essa variedade de técnicas e esforços voltada às observações comportamentais ou de história natural de espécies com ocorrência em áreas cársticas pode trazer informações inéditas ou complementares para o campo da ornitologia. O tapaculo-serrano, espécie recentemente descrita (WHITNEY *et al.,* 2010) e, portanto, de biologia comportamental ainda pouco conhecida pela ciência, teve os seus primeiros e únicos registros de nidificação ocorrendo em cavernas ferruginosas do Parque Nacional da Serra do Gandarela, em Minas Gerais (DE ANDRADE *et al.*, 2020; PINTO *et al.*, 2018).

Orientações sobre coleta de ninhos e ovos e principais coleções ornitológicas brasileiras

A coleta e transporte de espécimes da fauna silvestre ou de seu material biológico (egagrópilas, ninhos, ovos, ossos, etc.) *in situ*, entre outras atividades, com finalidade didática ou científica, no território nacional, na plataforma continental, no mar territorial e na zona econômica exclusiva, é controlada e regulamentada pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), pela Instrução Normativa nº 03, de 1 de setembro de 2014, que, entre outros objetivos, fixa as normas para a utilização do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade – SISBio. O docente ou pesquisador interessado em obter a autorização ou licença permanente de coleta deve primeiramente estar cadastrado no SISBio. Importante ressaltar que a licença permanente não é válida para amostragens em cavernas.

De forma diferente, as coletas, capturas e transportes realizadas durante as etapas de manejo (levantamento, monitoramento, resgate e destinação) de fauna silvestre e provenientes de atividades que envolvem licenciamento ambiental, podem

Figura 8. Ilustrações de algumas espécies de aves associadas a ambientes cársticos no Brasil. **Rhinocryptidae: A)** Adulto de *Scytalopus petrophilus*; **Trochilidae: B)** Casal de *Chlorostilbon lucidus*; **Steatornithidae: C)** Adulto de *Steatornis caripensis*; **Psittacidae: D)** Adulto de *Pyrrhura pfrimeri*; **Furnariidae: E)** Adulto de *Cinclodes espinhacensis*; **Tytonidae: F)** Adulto de *Tyto furcata*; **Cotingidae: G)** Casal de *Rupicola rupicola*. Artista: Leonardo Marujo.

ser regulamentadas e controladas pelo IBAMA (empreendimentos que envolvem possíveis impactos a mais de uma jurisdição estadual), ICMBio (empreendimentos que envolvam possíveis impactos a Unidades de Conservação Federais) e/ou pelo órgão ambiental estadual competente (empreendimentos que não contemplem as mencionadas situações). De posse das devidas autorizações, o docente, pesquisador ou o consultor ambiental deverá identificar os espécimes coletados, enviando-os a especialistas ou recorrendo a coleções científicas.

A coleta e o transporte de ovos e ninhos somente são recomendados quando estes ainda não são totalmente conhecidos pela ciência. Portanto, os registros obtidos em detalhes (fotografias), associados às observações de campo, devem ser prioritariamente repassados a ornitólogos especialistas para uma possível identificação da ave construtora, evitando-se coletas desnecessárias e possíveis impactos às espécies e ao ambiente cavernícola. Uma vez confirmada a novidade científica, caberá ao especialista fornecer todas as orientações quanto à necessidade e aos procedimentos de coleta e conservação das amostras para descrição e tombamento em coleção científica. Antes de qualquer coleta, é recomendável usar luvas descartáveis, aferir as medidas do ninho e, em seguida, retirar os ovos cui-

dadosamente, preferencialmente os gorados. O ninho deverá ser sempre removido da sua base e/ou lateralidade de inserção preservando sua forma, câmara oológica e constituição original.

No Brasil, atualmente, existem 59 coleções ornitológicas, sendo que aproximadamente 85% são totalmente ou parcialmente digitalizadas (FONTANA *et al.,* 2017). A maioria delas (60%), inclusive de ovos e ninhos, encontram-se nas regiões Sul e Sudeste, com espécimes provenientes da Mata Atlântica (ALEIXO; STRAUBE, 2007; FONTANA *et al.*, 2017). Além do material biológico, muitas coleções disponibilizam ainda acervos sonoros e visuais de inúmeras espécies que podem auxiliar na identificação dos táxons registrados em campo. Um exemplo é a coleção audiovisual do Museu de Zoologia "Adão José Cardoso", da Universidade Estadual de Campinas, que é integrada pela Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard – FNJV e pelas coleções de vídeos e fotos. As cinco coleções brasileiras mais valiosas são: Museu Paraense Emílio Goeldi, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP, Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ e o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPE (FONTANA *et al.,* 2017).

Agradecimentos

Agradecemos a colaboração dos pesquisadores Marcelo Ferreira de Vasconcelos e Diego Hoffman pelo auxílio inicial em parte do levantamento bibliográfico que integra o presente capítulo, e as pesquisadoras Neiva Guedes e Gláucia Seixas pelas informações valiosas que nos foram disponibilizadas.

A todos os fotógrafos, observadores de aves, pesquisadores e ou profissionais da área da ornitologia e/ou espeleologia que nos disponibilizaram e autorizaram o uso de seus registros, nossos agradecimentos. Por fim, o nosso muito obrigado ao pesquisador Darcy José dos Santos por dedicar parte de seu tempo à revisão final do texto original e aos organizadores deste livro, Robson de Almeida Zampaulo e Xavier Prous, pela oportunidade que nos foi concedida de dissertarmos sobre esse tão importante tema.

Referências

ALBANO, C.; GIRÃO, W. Aves das matas úmidas das serras de Aratanha, Baturité e Maranguape, Ceará. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 16, n. 2, p. 142-154, 2008.

ALEIXO, A.; STRAUBE, F. C. Coleções de aves brasileiras: breve histórico, diagnóstico atual e perspectivas para o futuro. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 15, n. 2, p. 315-324, 2007.

ALIABADIAN, M. *et al*. Phylogeny, biogeography, and diversification of barn owls (Aves: Strigiformes). **Biological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 119, n. 4, p. 904-918, 2016.

ALVARENGA, H. F. Aves Fósseis: história da origem e evolução. *In:* SICK, H. **Ornitologia brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997. p. 120-123.

ALVARENGA, H. M. F.; OLSON, S. L. A new genus of tiny condor from the Pleistocene of Brazil (Aves: Vulturidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, [*s.l.*], v. 117, n. 1, p. 1-9, 2004.

ALVARENGA, H. *Anodorhynchus glaucus* e *A. leari* (Psittaciformes, Psittacidae): osteologia, registros fósseis e antiga distribuição geográfica. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 15, n. 3, p. 427-432, 2007.

ANDRADE, M. A. Observações sobre a nidificação da juriti (*Leptotila verreauxi*) em ambiente cavernícola, Minas Gerais. **Sulornis**, [*s.l.*], v. 3, p. 8-9, 1982.

ANDRADE, M. A. Observações preliminares sobre a avifauna cavernícola no Brasil. **Boletim da Sociedade Sul-Riograndense de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 4, p. 16-19, 1983.

ANDRADE, M. A.; MARCOLINO, S. L.; CASTRO, P. T. A. Aves observadas na área da gruta Jaguara - região cárstica de Matozinhos, MG. **Brasil Florestal**, [*s.l.*], n. 55, p. 36-38, 1983.

AGÊNCIA NACIONAL DE ENERGIA ELÉTRICA (Brasil). **SIGEL: Sistema de informações georreferenciadas do setor elétrico**. Brasília, DF: ANEEL, 2016. Disponível em: http://www.aneel.gov.br/.

ARAGÓN, E. E.; CASTILHO, B.; GARZA, A. Roedores en la dieta de dos aves rapaces nocturnas (*Bubo Virginianus* y *Tyto Alba*) en el noreste de Durango, México. **Acta Zool.**, [*s.l.*], v. 86, p. 29-50, 2002.

ARCADIS. **Projeto Serro: diagnóstico espeleológico e análise de relevância de cavidades naturais subterrâneas do Projeto Serro - Minas Gerais.** Relatório Técnico, Belo Horizonte, 2014. 531p.

ARÉVALO-AYALA, D.; FUNES, G. Primer registro de nidificación del zopilote aura (*Cathartes aura*) en El Salvador. **Huitzil**, [*s.l.*], v. 20, n. 2, p. 1-10, 2019.

ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **ABNT NBR 10151**: avaliação do ruído em áreas habitadas visando o conforto da comunidade. Rio de Janeiro: ABNT, 1987.

ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **ABNT NBR**

10152: níveis de ruído para conforto acústico. Rio de Janeiro: ABNT, 1990.

AULER, A.; PILÓ, L. Caves and Mining in Brazil: The Dilemma of Cave Preservation Within a Mining Context. *In*: ANDREO, B.; CARRASCO, F.; DURÁN, J. J.; JIMÉNEZ, P.; LAMOREAUX, J. W. (ed.). **Hydrogeological and Environmental Investigations in Karst Systems**. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2015. p. 487-496.

BALDWIN, P. H. Annual cycle, environment and evolution in the Hawaiian honeycreepers (Aves: Drepaniidae). **University of California Publications in Zoology**, [*s.l.*], v. 52, p. 285-398, 1953.

BARBER, J. R.; CROOKS, K. R.; FRISTRUP, K. M. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. **Trends in Ecology & Evolution**, [*s.l.*], v. 25, n. 3, p. 180-189, 2010.

BARROWCLOUGH, G. F. *et al*. How Many Kinds of Birds Are There and Why Does It Matter?. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 11, n. 11, 2016. e0166307.

BARTLETT, P. A. *et al*. A new mainland breeding locality for African penguins, bank and crowned cormorants on the Namib desert coast. Ostrich. **Journal of African Ornithology**, [*s.l.*], v. 74, n. 3-4, p. 222-225, 2003.

BAYNE, E. M.; HABIB, L.; BOUTIN, S. Impacts of chronic anthropogenic noise from energy-sector activity on abundance of songbirds in the boreal forest. **Conserv Biol.**, [*s.l.*], v. 22, n. 5, p. 1186-93, 2008.

BEASON, J. P. *et al*. The Northern Black Swift: migration path and wintering area revealed. **The Wilson J. Ornithol**., [*s.l.*], v. 124, n. 1, p. 1-8, 2012.

BEER, C. G. Individual Recognition of voice in the social behavior of birds. **Advances in the Study of Behavior**, [*s.l.*], p. 27-74, 1971.

BEHELER, A. S.; RHODES, O. E.; WEEKS, H. P. Breeding Site and Mate Fidelity in Eastern Phoebes (*Sayornis phoebe*) in Indiana. **The Auk**, [*s.l.*], v. 120, n. 4, p. 990-999, 2003.

BERNARDI, L. F. O.; SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R. L. Efeitos do uso turístico sobre cavidades subterrâneas artificiais: subsídios para o uso antrópico de sistemas subterrâneos. **Tourism and Karst Areas**, [*s.l.*], v. 4, n. 2, p. 71-88, 2011.

BERNARDO, C. S. S.; THORNS, D. First breeding data for Slaty Bristlefront *Merulaxis ater*, in Rio de Janeiro, Brazil. **Cotinga**, [*s.l.*], v. 31, p. 76-77, 2009.

BIANCALANA, R. N. *et al*. Range extensions and breeding biology observations of the Sooty Swift (*Cypseloides fumigatus*) in the states of Bahia, Goiás, Minas Gerais and Tocantins. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 20, p. 87-92, 2012.

BIANCALANA, R. N. Breeding biology of the White-collared Swift *Streptoprocne zonaris* in southeastern Brazil. **Ornithology Research**, [*s.l.*], v. 22, n. 4, p. 341-346, 2014.

BIANCALANA, R. N. Breeding biology of the Sooty Swift (*Cypseloides fumigatus*) in São Paulo, Brazil. **The Wilson J. Ornithol.**, [*s.l.*], v. 127, n. 3, p. 402-410, 2015.

BIANCALANA, R. N. First documented record of the White-collared Swift *Streptoprocne zonaris* in the state of Acre with notes on its breeding biology. **Atualidades Ornitológicas**, [*s.l.*], v. 184, p. 21, 2015

BIANCALANA, R. N.; MAGALHÃES, A. First record of the White-chinned Swift *Cypseloides cryptus* in the state of Acre, Brazil, with notes in its breeding biology. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 24, p. 90-93, 2016.

BIANCALANA, R. N. *et al*. First record of the Tepui Swift (*Streptoprocne phelpsi*) breeding on Mount Roraima, Venezuela. **The Wilson J. Ornithol**., [*s.l.*], v. 133, n. 4, p. 682-685, 2021.

BIRD, D. M.; PALMER, R. S. American kestrel. *In:* PALMER, R. S (ed.). Handbook of North American birds. New Haven: Yale University Press, 1988. v. 5, p. 253-290

BIRDLIFE. **BirdLife International 2021**. Disponível em: www.birdlife.org. Acesso em: 22 fev. 2021.

BIRDLIFE. BirdLife International. **Threatened birds of the world 2004**. [CD-ROM]. Cambridge, UK: BirdLife International, 2004.

BOCHENSKI, Z. M. *et al.* Who ate the birds: the taphonomy of Sarakenos Cave, Greece. **Archaeol. Anthropol. Sci.**, [*s.l.*], v. 10, p. 1603-1615, 2018.

BONVICINO, C. R.; BEZERRA, A. M. Use of regurgited pellets of barn owl (*Tyto alba*) for inventorying small mammals in the Cerrado of Central Brazil. **Stud. Neotrop. Fauna Environm.**, [*s.l.*], v. 38, n. 1, p. 1-5, 2003.

BORBA, A. W. *et al*. Relação entre a geodiversidade intrínseca e a estruturação de habitat na escala do geossítio: exemplos na Serra do Segredo e nas Pedras das Guaritas (Caçapava do Sul, RS, Brasil). **Pesquisas em Geociências**, [*s.l.*], v. 43, n. 2, p. 183-202, 2016.

BRADBURY, J. W.; VEHRENCAMP, S. L. **Principles of Animal Communication**. 2nd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates Companion, 2011. Disponível em: http://sites.sinauer.com/animalcommunication2e/.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Instrução normativa nº 2, de 30 de agosto de 2017. Define a metodologia para a classificação do grau de relevância das cavidades naturais subterrâneas, conforme previsto no art. 5º do Decreto no 99.556, de 1º de outubro de 1990. **Diário Oficial da União:** seção 1, Brasília, DF, p.161, 01 nov. 2017.

BRASIL. Decreto n.º 6.640, de 07 de novembro de 2008. Dá nova redação aos arts. 1º, 2º, 3º, 4º e 5º e acrescenta os arts. 5-A

e 5-B ao Decreto nº 99.556, de 1º de outubro de 1990, que dispõe sobre a proteção das cavidades naturais subterrâneas existentes no território nacional. **Diário Oficial da União**: seção 1, Brasília, DF, p. 8, 10 nov.2008.

BRAZ, M. A. *et al*. Detecção e classificação molecular de *Chlamydophila psittaci* em amostras fecais de aves assintomáticas. **Arq. Bras. Med. Vet. Zootec**., [*s.l.*], v. 66, n. 1, p. 161-167, 2014.

BRINKLØV, S.; FENTON, M. B.; RATCLIFFE, J. M. Echolocation in Oilbirds and swiftlets. **Frontiers in Physiology**, [*s.l.*], v. 4, p. 123, 2013.

BRITO, G. R. R. *et al.* Diet and breeding of the poorly known White-chinned Swift *Cypseloides cryptus* J. T. Zimmer, 1945, in Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 23, p. 398-404, 2015.

BROOKS, T. M. *et al.* New information on nine birds from Paraguay. **Ornitologia Neotropical**, [*s.l.*], v. 6, p. 129-134, 1995.

BRUMM, H. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. **Journal of Animal Ecology**, [*s.l.*], v. 73, n. 3, p. 434-440, 2004.

BUCHMANN, F. S. *et al*. Paleotocas desenvolvidas em rochas ferruginosas: importante registro da megafauna no norte de Minas Gerais. *In*: CARMO, F. F.; KAMINO, L. H. Y. (org.). **Geossistemas ferruginosos do Brasil: áreas prioritárias para conservação da diversidade geológica e biológica, patrimônio cultural e serviços ambientais**. Belo Horizonte: Editora 3i, 2015. v. 1, p. 149-167.

CÁRDENAS, S.; ECHEVERRY-GALVIS, M. A.; STEVENSON, P. R. Seed dispersal effectiveness by oilbirds (*Steatornis caripensis*) in the Southern Andes of Colombia. **Biotropica**, [*s.l.*], v. 53, n. 2, p. 671-680, 2021.

CARDOSO, R. C. [WA3657134, *Cathartes aura* (Linnaeus, 1758)]. **Wiki Aves: a enciclopédia das aves do Brasil.** [*S.l.: s.n*.], 2018. Disponível em: http://www.wikiaves.com/3657134. Acesso em: 16 fev. 2021.

CARVALHO FILHO, E. P. M.; ZORZIN, G.; SPECHT, G. V. A. Breeding biology of the King Vulture (*Sarcoramphus papa*) in southeastern Brazil. **Ornitologia Neotropical**, [*s.l.*], v. 15, n. 2, p. 219-224, 2004.

CARSTE. **Diagnóstico espeleológico e análise de relevância das cavidades do projeto Várzea dos Lopes, Itabirito, MG**. Belo Horizonte: 2013. 235 p.

CARSTE. **Projeto Morro do Pilar. Espeleologia: diagnóstico integrado e análise de relevância**. Belo Horizonte: 2014. 329 p.

CARSTE. **Mina de Abóboras: diagnóstico espeleológico e análise de relevância das cavernas**. Belo Horizonte: 2014. 132 p.

CHAIMOWICZ, F. Levantamento bioespeleológico de algumas grutas de Minas Gerais. **Espeleo-Tema**, [*s.l.*], v. 14, p. 97-107, 1984.

CHANTLER, P.; DRIESSENS, G. **Swifts: a guide to the swifts and treeswifts of the world**. 2nd ed. New Haven: Yale University Press, 2000. 240 p.

CHANTLER, P. Family Apodidae (Swifts). *In*: DEL HOYO, J. *et al*. (ed.). **Handbook of the birds of the world**: barn-owls to hummingbirds. Barcelona: Lynx Edicions, 1999. v. 5, p. 387-466.

COELHO, A. G. M. Ocorrência de *Ortalis guttata* em cavernas naturais do nordeste do Brasil (Aves, Galliformes, Cracidae). **Notulae Biologicae**, [*s.l.*], v. 3, p. 42, 1977.

COKER, R. E. Habits and economic relations of the guano birds of Peru. **Proceedings of the United States National Museum**, [*s.l.*], v. 56, n. 2298, p. 449-511, 1919. 1 fig., 17 pls.

COLES, R. B.; KONISHI, M.; PETTIGREW, J. D. Hearing and echolocation in the Australian Grey Swiftlet, *Collocalia spodiopygia*. **J. Exp. Biol.**, [*s.l.*], v. 129, p. 365-371, 1987.

COLES, V. Nesting of the Turkey Vulture in Ohio caves. **The Auk**, [*s.l.*], p. 219-228, 1944.

COLLAR, N. J. Family Psittacidae (Parrots). *In*: DEL HOYO, J.; ELLIOT, A. E.; SARGATAL, J. (ed.). **Handbook of the Birds of the World**. Barcelona: Lynx Edicións, 1997. p. 280-477.

COSTA, L. M. *et al*. Breeding biology of the Cipo Cinclodes *Cinclodes espinhacensis*, a micro-endemic furnariid of the southeastern Brazilian mountains. **Rev. Bras. Ornitol.**, [*s.l.*], v. 27, p. 63-69, 2019.

CURTI, M. G. *et al*. First record of Turkey Vultures (*Cathartes aura*) nesting on. **Hispaniola**, [*s.l.*], v. 27, p. 22-24, 2014.

DAVIS, S. J. M. The mammals and birds from the Gruta do Caldeirão, Portugal. **Revista Portuguesa *de* Arqueologia**, [*s.l.*], *v.* 5, n. 2, p. 29-98, 2002.

DE ANDRADE, M. C. M. *et al*. First description of the nesting site, nest, and eggs of the Rock Tapaculo (*Scytalopus petrophilus*). **Ornithology Research**, [*s.l.*], p. 1-4, 2020.

DE LUCA, A. C. *et al*. **Áreas importantes para a conservação das aves no Brasil parte II: Amazônia, Cerrado e Pantanal**. São Paulo: SAVE Brasil, 2009. 361 p.

DEICHMANN, J. L. *et al*. Soundscape analysis and acoustic monitoring document impacts of natural gas exploration on biodiversity in a tropical forest. **Ecological Indicators**, [*s.l.*], v. 74, p. 39-48, 2017.

DEHARVENG, L.; BEDOS, A. Diversity of Terrestrial Invertebrates in Subterranean Habitats. *In:* MOLDOVAN, O. T, KOVÁČ, Ľ.; HALSE, S. (ed.). **Cave Ecology**. [*S.l.*]: Springer, 2018. v. 235, Cap. 7, p. 107-172.

DIAS, O.; CARVALHO, E. Notícias preliminares das escavações na Lapa da Foice II: MG-RP-8. **Boletim do Instituto de Arqueologia Brasileira,** Rio de Janeiro, v. 9, p. 69-91, 1982.

DIAZ, J. H. Environmental and Wilderness-Related Risk Factors for Histoplasmosis: More Than Bats in Caves. **Wilderness Environ. Med.**, [*s.l.*], v. 29, n. 4, p. 531-540, 2018.

DONATO, C. R.; RIBEIRO, A. S.; SOUTO, L. S. Análise ambiental e avaliação da relevância das cavernas do município de laranjeiras, Sergipe. **Espeleo-Tema**, [*s.l.*], v. 23, n. 2, p. 59-69, 2012.

DORNAS, T. *et al*. Geophagy in pfrimer's parakeet (*Pyrrhura pfrimeri*), a critically threatened and endemic parakeet of dry forests in central Brazil. **Ornitología Neotropical**, [*s.l.*], v. 27, p. 247-251, 2016.

DUARTE, M. H. L. *et al*. The impact of noise from open-cast mining on Atlantic forest biophony. **Biological Conservation**, [*s.l.*], v. 191, p. 623-631, 2015.

EFE, M. A. Aves marinhas das ilhas do Espírito Santo. *In*: BRANCO, J. O. (org.). **Aves marinhas e insulares brasileiras: bioecologia e conservação**. Itajaí, SC: Editora da UNIVALI, 2004. p.101-118.

EFE, M. A.; SERAFINI, P. P. *Puffinus lherminieri* Lesson, 1839. *In:* INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE. **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção: aves.** Brasília: ICMBio, 2018. v. 3, p. 89-92.

ESPÍN, R. M. **Biología reproductiva y conservación del vencejo de collar (*Streptoprocne zonaris*) en el centro sur de Cuba**. 2019. 164 f. Tese (Doutorado em Conservação e Restauração de Ecossistemas) - Universidade de Alicante, Espanha, 2019.

ESPÍNDOLA-HERNÁNDEZ, P. *et al*. Genomic Evidence for Sensorial Adaptations to a Nocturnal Predatory Lifestyle in Owls. **Genome Biol. Evol.**, [*s.l.*], v. 12, n. 10, p.1895-1908, 2020.

EY, E.; FISCHER, J. The "acoustic adaptation hypothesis": a review of the evidence from birds, anurans and mammals. **Bioacoustics**, v. 19, n. 1, p. 21-48, 2009.

FANCY, S. G.; RALPH, C. J. Apapane (*Himatione sanguinea*). *In*: POOLE, A.; GILL, F. (ed.). **The Birds of North America.** Philadelphia, PA: The Academy of Natural Sciences; Washington, D.C.: The American Ornithologists Union, 1997. Disponível em: https://doi.org/10.2173/tbna.296.p. Acesso em: 25 nov. 2020.

FARINA, A. **Soundscape ecology: principles, patterns, methods and applications**. New York: Springer Dordrecht Heidelberg London, 2014.

FARNSWORTH, A.; LANGHAM, G.; BOESMAN, P. F. D. Velvety Black-Tyrant (*Knipolegus nigerrimus*). *In:* DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D. A.; JUANA, E. (ed.). **Birds of the World Cornell Lab of Ornithology.** Ithaca, NY: [*s.n.*], 2020. Version 1.0. Disponível em: https://doi.org/10.2173/bow.vebtyr1.01. Acesso em: 30 nov. 2020.

FERREIRA, R. L. A vida subterrânea nos campos ferruginosos. **O carste**, [*s.l.*], v. 3, n. 17, p. 106-115, 2005.

FERREZ, L. **Observando aves no Estado do Rio de Janeiro**. [*S.l.*]: Editora Littera Maciel, 1992. 124 p.

FITE, K. V.; ROSENFIELD-WESSELS, S. A. Comparative Study of Deep Avian Foveas. **Brain Behav. Evol.**, [*s.l.*], v. 12, n. 1-2, p. 97-115, 1975.

FONSECA-NETO, F. P. Aves marinhas da ilha Trindade. *In*: BRANCO, J. O. (org.). **Aves marinhas e insulares brasileiras: bioecologia e conservação.** [*S.l.*]: Editora da Univali, 2004. p.119-146.

FONTANA, C. S.; DA SILVA, T. W.; DE SOUZA, J. P. Brazilian bird collections: a decade after Aleixo & Straube (2007). **Rev. Bras. Ornitol**., [*s.l.*], v. 25, n. 4, p. 254-268, 2017.

FREITAS, E. Principais áreas produtoras de minério no Brasil. **Brasil Escola**. Disponível em: https://brasilescola.uol.com.br/brasil/principais-areas-produtoras-minerio.htm. Acesso em: 15 fev. 2021.

FULLARD, J. H.; BARCLAY, R. M. R.; THOMAS, D. W. Echolocation in free-flying Atiu Swiftlets (*Aerodramus sawtelli*). **Biotropica**, [*s.l.*], v. 25, p. 334-339, 1993.

FULLER, R. A.; WARREN, P. H.; GASTON, K. J. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. **Biology Letters**, [*s.l.*], v. 3, p. 368-370, 2007.

GILLIARD, E. T. On the breeding behavior the Cock-of the-rock. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, [*s.l.*], v. 124, p. 37-67, 1962.

GODOY, N. M. Nota sobre a fauna cavernícola de Bonito, MS. **Espeleo-Tema**, [*s.l.*], v. 15, p. 79-91, 1986.

GODOY, F. I. *et al*. Avifauna of the upper Purus River: relevant records for an area lacking ornithological surveys. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 61, 2021. e20216121.

GOMES, M. *et al.* Caracterização microclimática de cavernas turísticas do Parque Nacional Cavernas do Peruaçu, Minas Gerais, Brasil. **Sociedade & Natureza**, [*s.l.*], v. 33, 2021. e58420.

GONZÁLES-ACUÑA, D.; LLANOS-SOTO, S. A systematic revision of viral and bacterial pathogens of free-ranging wild birds in Chile. **Rev. Chil. Infectol**, [*s.l.*], v. 37, n. 4, p. 422-442, 2020.

GOODMAN, S. M.; RAHERILALAO, M. J.; MULDOON, K. Bird fossils from Ankilitelo Cave: Inference about Holocene environmental changes in Southwestern Madagascar. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 3750, n. 5, p. 534-548, 2013.

GRANTSAU, R.; PALO, J. H. **Guia completo para identificação**

das aves do Brasil. São Carlos: Vento Verde, 2010. 624 p.

GUERIN, C. *et al*. Toca da Janela da Barra do Antonião, São Raimundo Nonato, PI. *In*: SCHOBBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. L. C. (ed.). **Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM, 2002. v. 1, p.131-137.

GUILFORD, T. *et al*. Geolocators Reveal Migration and Pre-Breeding Behaviour of the Critically Endangered Balearic Shearwater *Puffinus mauretanicus*. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 7, n. 3, 2012. e33753.

HANSELL, M. **Bird nests and construction behaviour**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2000. 295 p.

HART, J. K. Conservation of the Lear's Macaw: management of an endangered species. **AFA Watchbird**, [*s.l.*], v. 19, n. 4, p. 8-13, 1992.

HERRERA, F. Current distribution of Oilbirds (*Steatornis caripensis*) colonies in Venezuela. **Boletin de la Sociedad Venezolana de Espeleologia**, [*s.l.*], v. 37, p. 31-40, 2003.

HOLLAND, R. A. *et al*. The secret life of oilbirds: new insights into the movement ecology of a unique avian frugivore. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 4, n. 12, 2009. e8264.

HOLTEN, B.; STERLL, M. **Peter Lund e as grutas com ossos em Lagoa Santa**. Belo Horizonte: Editora UFMG, 2011. 336 p.

HOLT, D. W. *et al.* Great Horned Owl (*Bubo virginianus*). *In:* DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D. A.; JUANA, E. (ed.). **Handbook of the Birds of the World Alive**. Barcelona: Lynx Edicions, 2018. Disponível em: https://www.hbw.com/node/55006. Acesso em: 21 nov. 2020.

HOWARTH, F. G.; STONE, F. D. Impacts of invasive rats on Hawaiian cave resources. **International Journal of Speleology**, [*s.l.*], v. 49, n. 1, p. 35-42, 2020.

IBAMA (Brasil). **Plano de manejo da Arara-azul-de-lear (*Anodorhynchus leari*)**. Brasília: IBAMA, 2006. 80 p.

JAMES, H. F. The Irvingtonian Avifauna of Cumberland Bone Cave, Maryland **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4772, n. 1, p. 111-131, 2020.

JAMESON, E. W. **Patterns of vertebrate biology**. New York: Springer-Verlag, 1981. 477 p.

JESUS, D. S.; OLIVEIRA, T. V. Morcegos (Mammalia, Chiroptera) em egagrópilas da coruja-das-torres (*Tyto furcata*) em uma caverna do nordeste brasileiro. **Bol. Mus. Biol. Mello Leitão**, [*s.l.*], v. 39, n. 1, p. 69-93, 2017.

JIMÉNEZ, O.; ORIHUELA, J. Nuevos hallazgos de aves en contextos paleontológicos y arqueológicos de Cuba. **Novitates Caribaea**, [*s.l.*], v. 17, p. 163-176, 2021.

JONES, J. Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review. **The Auk**, [*s.l.*], v. 118, n. 2, p. 557-562, 2001.

JÚNIOR, O. [WA1875302, *Hirundinea ferrugínea* (Gmelin, 1788)]. **Wiki Aves: a enciclopédia das aves do Brasil. 2015**. Disponível em: http://www.wikiaves.com/1875302. Acesso em: 02 fev. 2021.

JUNIPER, T.; PARR, M. **Parrots, a guide to parrots of the world**. London: Yale University Press, 1998.

KIRWAN, G. M.; GREEN, G. **Cotingas and manakins**. London: Christopher Helm, 2011.

KÖNIG, C.; WEICK, F.; BECKING, J. H. **Owls of the world: a guide to the owls of the world**. 2nd ed. London: Christopher Helm, 2008.

KONISHI, M.; KNUDSEN, E.I. The Oilbird: hearing and echolocation. **Science**, [*s.l.*], v. 204, p. 425-427, 1979.

KRUGER, A.; BADENHORST, S. Remains of a barn owl (*Tyto alba*) from the Dinaledi Chamber, Rising Star Cave, South Africa. **S. Afr. J. Sci.**, [*s.l.*], v. 114, n. 11-12, p. 1-5, 2018.

LAIOLO, P. The merging significance of bioacoustics in animal species conservation. **Biological Conservation**, [*s.l.*], v. 143, p. 1635-1645, 2010.

LAVARIEGA, M. C. *et al*. Análisis de las presas de la Lechuza de Campanario (Tytonidae) en Oaxaca Central, México. **Neotropical Biology and Conservation**, [*s.l.*], v. 11, n. 1, p. 24-30, 2016.

LEAL, B. F. C. **Estudo da população de *Coragyps atratus* (Bechstein, 1793) (Cathartiformes, Cathartidae) do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga**. 2016. 58 f. Dissertação (Mestrado em Conservação) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2016.

LEES, A. C. *et al*. Hydropower and the future of Amazonian biodiversity. **Biodiversity and Conservation**, [*s.l.*], v. 25, p. 451-466, 2016.

LEGG, K. A sea-cave nest of the Black Swift. **The Condor**, [*s.l.*], v. 58, p. 183-187, 1956.

LENOBLE, A. *et al*. Predation of Lesser Naked-backed Bats (*Pteronotus davyi*) by a Pair of American Kestrels (*Falco sparverius*) on the Island of Marie-Galante, French West Indies. **Journal of Raptor Research**, [*s.l.*], v. 48, n. 1, p. 78-81, 2014.

LEPAGE, D. Lista de verificação de aves de todo mundo: América do Sul. *In*: Avibase. **The World Bird Database**. 2022. Disponível em: https://avibase.bsc-eoc.org/checklist.jsp?region=SAM. Acesso em: 8 maio 2022.

LISNEY, T. J. *et al*. Eye Shape and Retinal Topography in Owls (Aves: Strigiformes). Brain. **Behavior and Evolution**, [*s.l.*], v. 79, p. 218-236, 2012.

LOCATELLI, M. V. [WA458204, *Pterodroma arminjoniana* (Giglioli & Salvadori, 1869)]. **Wiki Aves: a enciclopédia das aves do Brasil**, 2011. Disponível em: http://www.wikiaves.com/458204. Acesso em: 13 set. 2020.

LOOI, Q. H.; OMAR, A. R. Swiftlets and edible bird's nest industry in Asia. **Pertanika Journal of Scholarly Research Reviews**, [*s.l.*], v. 2, p. 32-48, 2016.

LOONEY, M. W. Predation of bats by hawks and owls. **Bulletin of the Oklahoma Ornithological Society**, [*s.l.*], v. 5, p. 1-4, 1972

LOPES, L. E.; MARINI, M. A. Low reproductive success of Campo Suiriri (*Suiriri affinis*) and Chapada Flycatcher (*S. islerorum*) in the central Brazilian Cerrado. **Bird Conservation International**, [*s.l.*], v. 15, p. 337-346, 2005.

LOPES, L. E.; VASCONCELOS, M. F.; GONZAGA, L. P. A cryptic new species of hummingbird of the *Campylopterus largipennis* complex (Aves: Trochilidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4268, n. 1, p. 1-33, 2017.

LOPES, L. E, NOGUEIRA, W.; MIRANDA, W. The Dry-forest Sabrewing *Campylopterus calcirupicola* (Aves: Trochilidae) nests in limestone caves. **Journal of Natural History**, [*s.l.*], v. 54, p. 1593-1602, 2020.

LUGARINI, C. *et al. Cryptococcus neoformans* isolated from Passerine and Psittacine bird excreta in the state of Paraná, Brazil. **Mycopathologia**, [*s. l.*], v. 166, n. 2, p. 61-69, 2008.

LUIGI, G. *et al*. Biologia e conservação do petrel-de-trindade, *Pterodroma arminjoniana*, na ilha da Trindade, Atlântico Sul. *In*: MOHR, L. V.; CASTRO, J. W. A.; COSTA, P. M. S.; ALVES, R. J. V. (org.). **Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2009. p. 223-263.

LUND, P. W. Cavernas existentes no calcário do interior do Brasil, contendo algumas delas ossadas fósseis: primeira memória sobre as cavernas. *In:* LUND, P. W.; PAULA COUTO, C. **Memórias sobre a paleontologia brasileira**. Rio de Janeiro: Inst. Nac. Livro, 1836. p. 67-93.

LUND, P. W. Cavernas existentes no calcário do interior do Brasil, contendo algumas delas ossadas fósseis: segunda memória sobre as cavernas. *In*: LUND, P. W., COUTO, C. P. **Memórias sobre a paleontologia brasileira**. Rio de Janeiro: Inst. Nac. Livro, 1950a. p. 93-106.

LUND, P. W. Primeira memória sobre a fauna das cavernas: introdução. *In*: LUND, P. W.; COUTO, C. P. **Memórias sobre a paleontologia brasileira**. Rio de Janeiro: Inst. Nac. Livro, 1950b. p. 107-130.

LÜTHI, H. Birdwatching in Peru: 1963-2006**. Rev. Peru. Biol**., [*s.l.*], v. 18, n. 1, p. 27- 90, 2011.

MANCHI, S.; SANKARAN, R. Predators of swiftlets and their nests in the Andaman & Nicobar Islands. **Indian Birds**, [*s.l.*], v. 5, p. 118-120, 2009.

MANCINI, P. L.; SERAFINI, P. P.; BUGONI, L. Breeding seabird populations in Brazilian oceanic islands: historical review, update and a call for census standardization. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 24, n. 2, p. 94-115, 2016.

MANCINI, M. C. S. *et al*. *Tyto furcata* (Tytonidae: Strigiformes) pellets: tools to access the richness of small mammals of a poorly known Caatinga area in northeast Brazil. **Mammalia**, [*s.l.*], v. 83, n. 4, p. 390-398, 2018.

MANE, A. M.; MANCHI, S. S. Spatiotemporal roosting movements of the cave- dwelling Andaman Edible-nest Swiftlet (*Aerodramus fuciphagus inexpectatus*). **Wilson J. Ornithol.**, [*s.l.*], v. 131, n. 1, p. 62-71, 2019.

MARLER, P. Bird Calls: Their potential for behavioral neurobiology. **Annals of the New York Academy of Sciences**, [*s.l.*], v. 1016, n. 1, p. 31-44, 2004.

MARTIN, G. R. *et al*. The eyes of Oilbirds (*Steatornis caripensis*): pushing a the limits of sensitivity. **Naturwissenschaften**, [*s.l.*], v. 91, p. 26-29, 2004.

MATTERN, T.; LONG, R. Survey and population size estimate of Fiordland penguin (tawaki; *Eudyptes pachyrhynchus*) in Milford Sound / Piopiotahi, New Zealand. **Notornis**, [*s.l.*], v. 64, n. 2, p. 97-101, 2017.

MAURÍCIO, G. N. *et al*. Review of the breeding status of birds in Rio Grande do Sul, Brazil. **Iheringia Série Zoologia**, [*s.l.*], v. 103, n. 2, p. 163-184, 2013.

MCCULLOUGH, J. M.; FEUERABENDT, W. T.; LONDOÑO, G.A. Additional notes on the nesting biology of the Blackish Tapaculo (*Scytalopus latrans*). **Wilson J. Ornithol.**, [*s.l.*], v. 131, n. 4, p. 817-824, 2019.

MEYER, D. B. The avian eye and its adaptations. *In:* CRESCITELLI, F (ed.). Handbook of sensory physiology. New York: Springer, 1977. v. 5, p 549-611.

MEIER, R. E. *et al*. Consistent foraging areas and commuting corridors of the critically endangered Balearic shearwater *Puffinus mauretanicus* in the northwestern Mediterranean. **Biological Conservation**, [*s.l.*], v. 190, p. 87-97, 2015.

MEIJER, H. J. M. The avian fossil record in Insular Southeast Asia and its implications for avian biogeography and palaeoecology. **PeerJ 2**, [*s.l.*], 2014.

MENQ, W. Funções da coloração da plumagem dos rapinantes. **Aves de rapina Brasil**, 2017. Disponível em: http://www.avesderapinabrasil.com/materias/coloracao_rapinantes.htm. Acesso em: 15 dez. 2020.

MESQUITA, G. P. *et al*. Measuring disturbance at a swift breeding colonies due to the visual aspects of a drone: a quasi-experiment study. **Current Zoology**, [*s.l.*], 2020. ISSN 2396-9814.

MILKO, P. Caverna dos Guácharos - Colômbia. **Espeleo - Tema**, [*s.l.*], v. 14, p. 75-77, 1984.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (Brasil). **Resolução CONAMA**

Nº 01, de 08/03/1990. Dispõe sobre níveis excessivos de ruído incluídos os sujeitos ao controle da poluição de meio ambiente. Brasília: MMA, 1990.

MORTON, E. S. Ecological sources of selection on avian sounds. **The American Naturalist.**, [*s.l.*], v. 109, p. 17-34,1975.

NASCIMENTO, R.; SILVEIRA, L. The Fossil Birds of Peter Lund. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4743, n. 4, p. 480-510, 2020.

NEMETH, E.; BRUMM, H. Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization?. **Animal Behaviour**, [*s.l.*], v. 78, p. 637-41, 2009.

NEMETH, E.; WINKLER, H.; DABELSTEEN, T. Differential degradation of antbird songs in a neotropical rainforest: adaptation to perch height?. **The Journal of the Acoustical Society of America**, [*s.l.*], v. 110, p. 3263-3274, 2001.

NICOL, J. A.; ARNOTT, H. J. Tapeta lucida in the eyes of goatsuckers (Caprimulgidae). **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [*s.l.*], v. 187, n. 1088, p. 349-52, 1974.

NIEMILLER, M. L. *et al*. Vertebrate fauna in caves of Eastern Tennessee within the Appalachians karst région, USA. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 78, p. 1-24, 2016.

NÓBREGA, P. F. A.; PINHO, J. B. Biologia reprodutiva e uso de habitat por *Cantorchilus leucotis* (Lafresnaye, 1845) (aves, Troglodytidae) no Pantanal, Mato Grosso, Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 50, n. 31, p. 511-516, 2010.

OLEA, P. P.; MATEO-TOMÁS, P. Assessing Species Habitat Using Google Street View: A Case Study of Cliff-Nesting Vultures. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 8, n. 1, 2013. e54582.

OLIVEIRA, A. C. *et al*. **Guia para observação das aves do Parque Nacional de Brasília.** Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2011. 300 p.

OLMOS, F.; SILVA, R. S. Cavity roosting in the slaty bristlefront *Merulaxis ater* (Rhinocryptidae). **Rev. Bras. Ornitol.**, [*s.l.*], v. 16, p. 76-77, 2008.

OLSON, S. L. Fossil birds of the Bahamas. **Bahamas Naturalist**, [*s.l.*], v. 6, n. 1, p. 33-37, 1982.

OLSON, S. L. Faunal turnover in South American fossil avifauna: the insufficiencies of the fossil record. **Evolution**, [*s.l.*], v. 39, n. 5, p. 1174-1177, 1985.

OMENA JÚNIOR, R. S.; MARTINS, C. Comportamento reprodutivo e caracterização de sítios de reprodução de galos-da-serra (*Rupicola rupicola*) no Amazonas. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 15, n. 1, p. 35-38, 2007.

PACHECO, J. F. *et al*. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee. **Ornithology Research**, [*s.l.*], v. 29, n. 2, 2021.

PACÍFICO, E. C. A.; SILVEIRA, L. F. Avifauna ocupante de cavidade reprodutivas na área de nidificação da arara-azul-de-lear (*Anodorhynchus leari*) na Estação Biológica de Canudos, BA. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ORNITOLOGIA, 16, 2008, Palmas. **Livro de Resumos** [...]. [*S.l.: s.n.*], 2008.

PACÍFICO, E. C. A. **Biologia reprodutiva da arara-azul-de-lear (*Anodorhynchus leari* Aves, Psittacidae) na Estação Biológica de Canudos, BA**. 2011. 146 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.

PACÍFICO, E. C. *et al*. Breeding to non-breeding population ratio and breeding performance of the globally endangered Lear's Macaw (*Anodorhynchus leari*): conservation and monitoring implications. **Bird Conserv. Int.**, [*s.l.*], v. 24, n. 4, p. 466-476, 2014.

PACÍFICO, E. C. *et al*. Experimental removal of invasive Africanized honey bees increased breeding population size of the endangered Lear's macaw. **Pest Manag. Sci.**, [*s.l.*], v. 76, n. 12, p. 4141-4149, 2020.

PAIVA, R. L. [WA1822703, *Merulaxis ater* Lesson, 1830]. **Wiki Aves: a enciclopédia das aves do Brasil**, 2015. Disponível em: http://www.wikiaves.com/1822703. Acesso em: 20 out. 2020.

PAREDES, R.; ZAVALAGA, C. Nesting sites and nest types as important factors for the conservation of Humboldt penguins (*Sphensicus humboldti*). **Biological Conservation**, [*s.l.*], v. 100, p. 199-205, 2001.

PAREDES, R.; ZAVALAGA, C.; BONESS, D. Patterns of Egg Laying and Breeding Success in Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*) at Punta San Juan, Peru. **The Auk.**, [*s.l.*], v. 119, n. 1, p. 244-250, 2002.

PASSEGGI, J. M. First description of the breeding chronology of the White-collared Swift (*Streptoprocne zonaris*) in Argentina. **Wilson J. Ornithol.**, [*s.l.*], v. 123, n. 3, p. 613-618, 2011.

PATTACINI, E. M.. [WA1590833, *Merulaxis ater* Lesson, 1830]. **Wiki Aves: a enciclopédia das aves do Brasil**, 2015. Disponível em: http://www.wikiaves.com/1590833. Acesso em: 09 nov. 2020.

PATIU, F. M.; TAVARES, D. C.; GONÇALVES, P. R. Great Horned Owl, *Bubo virginianus* (Gmelin, 1788) (Aves, Strigiformes), in the state of Rio de Janeiro, Brazil. **Check List**, [*s.l.*], v. 16, n. 2, p. 485-490, 2020.

PATRIAL, E. **BirdQuest Tour Report: Ultimate Southeast Brazil 2015**. Disponível em: https://regua.org/wp-content/uploads/2018/08/BRAZIL-SOUTHEAST-REP-2015.pdf. Acesso em: 11 ago. 2020.

PATRIAL, E. **BirdQuest Tour Report: Ultimate Southeast Brazil 2018**. Disponível em: https://www.birdquest-tours.com/wp-content/uploads/2019/06/BRAZIL-ULTIMATE-SOUTHEAST-REP18.pdf. Acesso em: 11 ago. 2020.

PEARMAN, M. *et al*. Confirmation of the Sooty Swift (*Cypseloides fumigatus*) in Argentina with notes on its nest placement, seasonality, and distribution. **Ornitologia Neotropical**, [*s.l.*], v. 21, p. 351-359, 2010.

PEARSON, O. P. Use of caves by hummingbirds and other species at high altitudes in Peru. **Condor**, [*s.l.*], v. 55, p. 17-20, 1953.

PEREIRA, G. M. **Curvelo Fauna e Flora - *Micrastur semitorquatus* (Vieillot, 1817) – uma família em Curvelo**, 2017. Disponível em: https://www.curvelofaunaeflora.com.br/2017/12/micrastur-semitorquatus-vieillot-1817-uma-familia-em-curvelo.html. Acesso em: 14 jun. 2020.

PESQUERO, M. A. *et al*. Feeding of nestlings of the amazonian motmot (*Momotus momota*) in southern Goiás, Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia - Brazilian Journal of Ornithology**, [*s.l.*], v. 22, p. 288-291, 2014.

PICHORIM, M.; BORNSCHEIN, M. R.; REINERT, B. L. Aspectos da biologia reprodutiva de *Knipolegus nigerrimus* (Tyrannidae). **Ararajuba**, [*s.l.*], v. 4, n. 1, p. 29-31, 1996.

PICHORIM, M. The breeding biology of the Biscutate Swift (*Streptoprocne biscutata*) in southern Brazil. **Ornitologia Neotropical**, [*s.l.*], v. 13, n. 1, p. 61-84, 2002.

PIERETTI, N. *et al*. Determining sampling schemes for passive acoustic studies in different tropical Environments. **Tropical Conservation Science**, [*s.l.*], v. 8, p. 215-234, 2015.

PIJANOWSKI, B. C. *et al*. What is soundscape ecology? An introduction and overview of an emerging new science. **Landscape Ecology**, [*s.l.*], v. 26, p. 1213-1232, 2011.

PINHO, J. B. *et al*. Life history of the Mato Grosso Antbird *Cercomacra melanaria* in the Brazilian Pantanal. **Ibis**, [*s.l.*], v. 148, p. 321-329, 2006.

PINTO, J. H. F.; ANDRADE, M. C. M.; COSTA, J. C. R. Monitoramento e descrição dos sítios e dos comportamentos reprodutivos da avifauna em cavidades naturais das serras do Gandarela e do Rola-Moça, MG. *In*: SEMINÁRIO DE PESQUISA, 10; ENCONTRO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DO ICMBIO, 10, 2018, Brasília, DF. **Anais** [...]. Brasília, DF: ICMBIO, 2018.

PONTELLO, F. L. [WA273985, *Psittacara leucophthalmus* (Statius Muller, 1776)]. **Wiki Aves: a enciclopédia das aves do Brasil**, 2009. Disponível em: http://www.wikiaves.com/273985. Acesso em: 09 set. 2020.

PROBETS, C.; PALMER, G.; FITZSIMONS, J. Nectarivory in the Rockwarbler *Origma solitaria*. **Australian Field Ornithology**, [*s.l.*], v. 36, p. 34-35, 2019.

PROPPE, D. S.; STURDY, C. B.; ST. CLAIR, C. C. Anthropogenic noise decreases urban songbird diversity and may contribute to homogenization. **Global Change Biology**, [*s.l.*], v. 19, p. 1075-1084, 2013.

PROUS, X.; FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Ecotone delimitation: Epigean-hypogean transition in cave ecosystems. **Austral Ecology**, [*s.l.*], v. 29, n. 4, p. 374-382, 2004.

RABENOLD, P. Family associations in communally roosting black vultures. **The Auk**, [*s.l.*], v. 103, n. 1, p. 32-41, 1986.

RAINES, T. W. Sótano de las Golondrinas, descritption. **Bulletin 2 of the Association for Mexican Cave Studies**, [*s.l.*], p. 1-37, 1968. Disponível em: http://www.mexicancaves.org/bul/bul2.pdf.

RECCHI, A.; GOPHER, A. Birds and humans in the Holocene: the case of Qumran Cave 24 (Dead Sea, Israel). **Acta Zoologica Cracoviensia**, [*s.l.*], v. 45, p. 139-150, 2002. Special issue. Paper presented at the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group Kraków, 2001, Poland, 11-15 September, 2001.

REOLON, A.; PEREZ, L. R. R.; MEZZARI, A. Prevalência de *Cryptococcus neoformans* nos pombos urbanos da cidade de Porto Alegre, Rio Grande do Sul. **J. Bras. Patol. Med. Lab.**, [*s.l.*], v. 40, n. 5, p. 293-298, 2004.

REYMOND, L. Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: A behavioural, optical and anatomical investigation. **Vision Research**, [*s.l.*], v. 27, n. 10, p. 1859-1874, 1987.

RIDGELY, R. S. *et al*. **Aves do Brasil: Mata Atlântica do Sudeste**. São Paulo: Editora Horizonte, 2015. v. 2, 417 p.

ROCHA, R. G. *et al.* Small mammals in the diet of barn owls, *Tyto alba* (Aves: Strigiformes) along the mid-Araguaia river in central Brazil. **Zoologia**, Curitiba, v. 28, n. 6, p. 709-716, 2011.

ROJAS, L. M. *et al*. Retinal Morphology and Electrophysiology of Two Caprimulgiformes Birds: The Cave-Living and Nocturnal Oilbird (*Steatornis caripensis*), and the Crepuscularly and Nocturnally Foraging Common Pauraque (*Nyctidromus albicollis*). **Brain, Behavior and Evolution**, [*s.l.*], v. 64, n. 1, p. 19-33, 2004.

ROJAS-LIZARAZO, G. Diet and reproduction in a high mountain Oilbird (*Steatornis caripensis*) colony in Colombia. **Ornitología Colombiana**, [*s.l.*], v. 15, p. 53-69, 2016.

ROSA, P.; KOPER, N. Integrating multiple disciplines to understand effects of anthropogenic noise on animal communication. **Ecosphere**, [*s.l.*], v. 9, n. 2, 2018. e02127.

ROWLEY, J. S.; ORR, R. T. Nesting and feeding habits of the White-collared Swift. **Condor**, [*s.l.*], v. 67, n. 6, p. 449-456, 1965.

SCHLEE, M. A. Reproductive biology in King vultures *Sarcoramphus papa*: at the Paris Menagerie. **International Zoo Yearbook**, [*s.l.*], v. 33, n. 1, p. 159-175, 1994.

SEBASTIÁN-GONZÁLEZ, E. *et al*. Testing the acoustic adaptation hypothesis with native and introduced birds in Hawaiian forests. **The Journal of Ornithology**, [*s.l.*], v. 159, p. 827-838, 2018.

SICK, H. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira, 1997. 912 p.

SICK, H. **Ornitologia brasileira**. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira, 2001.

SIGRIST, T. **Guia de campo Avis Brasilis - Avifauna Brasileira**. 4. ed. São Paulo: Avisbrasilis Editora, 2014. 608 p.

SIGRIST, T. **Aves do Brasil Oriental: guia de bolso**. São Paulo: Avisbrasilis Editora, 2015. 334 p.

SILVA, C.; REGALADO, L. B. Nidificação em cavidade rochosa por urubu-rei, *Sarcoramphus papa* (Falconiformes: Cathartidae) no Morro de Araçoiaba (Floresta Nacional de Ipanema - Iperó, São Paulo). **Boletim Centro de Estudos Ornitológicos**, São Paulo, SP, v. 13, n. 2, p. 4-8, 1998.

SILVA, R.; OLMOS, F. Notes on the biology and morphology of Audubon's Shearwaters *Puffinus lherminieri* (Procellariiformes: Procellariidae) from Fernando de Noronha, northeast Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 18, p. 139-145, 2010.

SILVEIRA, L. F. *et al*. Avifauna of the Serra das Lontras-Javi montane complex, Bahia, Brazil. **Cotinga**, [*s.l.*], v. 24, p. 45-54, 2005.

SIMMONS, R. E.; KEMPER, J. Cave breeding by African Penguins near the northern extreme of their range: Sylvia Hill, Namibia. **Ostrich**., [*s.l.*], v. 74, n. 3-4, p. 217-22, 2003.

SIMON, J. E.; PACHECO, S. On the standardization of nest descriptions of Neotropical birds. **Rev. Bras. Orn.**, [*s.l.*], v. 13, p. 143-154, 2005.

SLABBEKOORN, H.; PEET, M. Birds sing at a higher pitch in urban noise. **Nature**, [*s.l.*], v. 424, n. 267, 2003.

SLABBEKOORN, H.; RIPMEESTER, E. A. Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. **Molecular Ecology**, [*s.l.*], v. 17, p. 72-83, 2008.

SMITH, D. G. Nesting ecology of the great horned owl *Bubo virginianus* in central western Utah, 1968. **Theses and Dissertations**. Disponível em: https://scholarsarchive.byu.edu/etd/7883. Acesso em: 25 nov. 2020.

SMITH, P.; SMITH, J. Re-use of a Rockwarbler *Origma solitaria* nest over a 13-year period. **Australian Field Ornithology**, [*s.l.*], v. 29, n. 2, p. 77-82, 2012.

SNOW, D. W. The natural history of the Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W.I. Part I, **Zoologica**, [*s.l.*], v. 46, p. 27-48, 1961.

SNOW, D. W. Notes on the biology of the Cock of-therock (*Rupicola rupicola*). **Journal of Ornithology**, [*s.l.*], v. 112, p. 323-333, 1971.

SOTO, J. M. R.; FILIPPINI, A. Ocorrência e reprodução da pardela-de-Audubon, *Puffinus lherminieri* Lesson, 1839 (Procellariiformes, Procellariidae), no Arquipélago Fernando de Noronha, com a revisão dos registros de *P. lherminieri* e *P. assimilis* no Brasil. **Ararajuba**, [*s.l.*], v. 11, n. 1, p. 137-140, 2003.

SOUZA, R. D. R. Primeiro registro do tapaculo-serrano *Scytalopus petrophilus* para o estado de São Paulo. **Atualidades Ornitológicas**, [*s.l.*], v. 175, p.12-13, 2013.

SPECHT, G.; MESQUITA, E. P.; SANTOS, F. A. Breeding biology of Laughing Falcon *Herpetotheres cachinnans* (Linnaeus, 1758) (Falconidae) in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 16, n. 2, p. 155-159, 2008.

STEADMAN, D. W. Late Pleistocene birds from Kingston Saltpeter Cave, southern Appalachian Mountains, Georgia. **Bulletin of the Florida Museum of Natural History**, v. 45, n. 4, p. 231–248, 2005.

STEVENSON, P. R. *et al.* Oilbirds disperse large seeds at longer distance than extinct megafauna. **Scientific reports**, [*s.l.*], v. 11, n. 1, p. 420, 2021.

STOPIGLIA, R.; RAPOSO, M. Distribuição e biologia do andorinhão-preto-da-cascata *Cypseloides fumigatus* e do andorinhão-velho-da-cascata *C. senex* no Brasil: uma síntese. **Cotinga**, [*s.l.*], v. 27, p. 49-57, 2007.

SUÁREZ, W. The fossil avifauna of the tar seeps Las Breas de San Felipe, Matanzas, Cuba. **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4780, n. 1, p. 1-53, 2020.

SUGAI, L. S. M. *et al*. Terrestrial passive acoustic monitoring: review and perspectives. **BioScience**, [*s.l.*], v. 69, n. 1, p. 15-25, 2019.

SUTHERS, R. A; HECTOR, D. H. The physiology of vocalization by the echolocating oilbird, *Steatornis caripensis*. **J. Comp. Physiol.**, [*s.l.*], v. 156, p. 243-266, 1985.

TAMBUSSI, C. P.; DEGRANGE, F. J. The Nature of the Fossil Record of Birds. *In*: **SOUTH AMERICAN AND ANTARCTIC CONTINENTAL CENOZOIC BIRDS.** Netherlands: Springer, 2013. Cap. 4, p. 25-28.

TELLO, N. S.; STOJAN-DOLAR, M.; HEYMANN, E. W. A sight and video record of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Peruvian lowland Amazonia. **J. Ornithol.**, [*s.l.*], v. 149, n. 2, p. 267-269, 2008.

THOMAS, D. W.; BOSQUE, C.; ARENDS, A. Development of thermoregulation and the energetics of nestling Oilbirds (*Steatornis caripensis*). **Physiological Zoology**, [*s.l.*], v. 66, n. 3, p. 322-348, 1993.

THOMAS, B. T. Family Steatornithidae (Oilbird). *In*: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, E.; SARGATAL, J. (ed.) **Handbook of the Birds of the World**. Barcelona: Lynx Ediciones, 1999. v. 5, p 244-250.

THORBURN, C. C. The Edible nest swiftlet industry in Southeast Asia: capitalism meets commensalism. **Human Ecology**, [*s.l.*],

v. 43, n. 1, p. 179-184, 2015.

TOMAZZONI, A. C.; PEDÓ, E.; HARTZ, S. M. Food habits of Great Horned Owls (*Bubo virginianus*) in the breeding season in Lami Biological Reserve, southern Brazil. **Ornitología Neotropical**, [*s.l.*], v. 15, n. 2, p. 279-282, 2004.

TRAJANO, E. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 3, n. 8, p. 533-561, 1987.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. **Biologia Subterrânea: introdução**. São Paulo: Redespeleo, 2006. 92 p.

TRAJANO, E.; GNASPINI-NETTO, P. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 7, n. 3, p. 383-407, 1990.

URBANI, F. Cuevas que cruzan la frontera Venezuela - Brasil. **Espeleo - Tema 14**, [*s.l.*], v. 78-79, 1984.

VALLEJOS, M. A. V. *et al*. Nidificação de gavião-relógio *Micrastur semitorquatus* (Vieillot, 1817) em uma gruta no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 16, n. 3, p. 268-270, 2008.

VAN RIPER, C. The nesting of the apapane in lava caves on the island of Hawaii. **Wilson Bulletin**, [*s.l.*], v. 85, n. 2, p. 238-240, 1973.

VASCONCELOS, M. F. Nidificações do Urubu-de-cabeça-preta (*Coragyps atratus*) em um fosso profundo como uma provável defesa contra incêndios anuais. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 21, 1996, Porto Alegre, RS. **Resumos** [...]. [*s.l.: s.n.*], [1996?].

VASCONCELOS, M. F.; DUCA, C.; SILVEIRA, L. F. Range extension for Sooty Swift *Cypseloides fumigatus*, with notes on its nesting in Central Brazil. **Cotinga**, [*s.l.*], v. 25, p. 74-76, 2006.

VELÁSQUEZ, E. R.; MORENO, A. S. Registro notable de la golondrina pueblera *Petrochelidon fulva* (Vieillot, 1808): Passeriformes, Hirundinidae, en el estado de Oaxaca, México. **Acta Zoológica Mexicana**, [*s.l.*], v. 35, p. 1-4, 2019.

VELOSO, S. L. *et al*. Parental care of the Swallow Tanager (*Tersina viridis*) in Southern Goiás, Brazil. **Wilson J. Ornithol.,** [*s.l.*], v. 130, n. 3, p. 658-663, 2018.

VIELLIARD, J. M. E. Recording wildlife in tropical rainforest. **Bioacoustics**, [*s.l.*], v. 4, p. 305-311, 1993.

WARHAM, J. The fiordland crested penguin *Eudyptes pachyrhynchus*. **Ibis**, [*s.l.*], v. 116, n. 1, p. 1-27, 2008.

WARREN, P. S. et al. Urban bioacoustics: it's not just noise. **Animal Behaviour**, [*s.l.*], v. 71, n. 3, p. 491-502, 2006.

WEBB, D. W.; TAYLOR, S. J.; KREJCA, J. K. The biological resources of Illinois caves and other subterranean environments. Illinois Natural History Survey, Center for Biodiversity, **Technical Report**, [*s.l.*], v. 1993, n. 8, p. 1-157, 1993.

WEEKS JUNIOR, H. P. Clutch Size Variation in the Eastern Phoebe in Southern Indiana. **The Auk**, [*s.l.*], v. 95, n. 4, p. 656-666, 1978.

WHITACRE, D. F. Conditional use of nest structures by White-naped and White-collared Swift. **The Condor**, [*s.l.*], v. 91, p. 813-825, 1989.

WHITAKER, G. A. Phoebe and Barn Swallow nesting structures. **Trans. NE Fish and Wildl. Conf.**, [*s.l.*], v. 31, p. 57-62, 1974.

WHITNEY, B. M. *et al*. *Scytalopus petrophilus* (Rock Tapaculo): a new species from Minas Gerais, Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 18, n. 2, p. 73-88, 2010.

WHITTAKER, A.; ANTOINE-FEILL, S. A. H.; SCHEIELE, Z. R. First confirmed record of Oilbird *Steatornis caripensis* for Brazil. **Bulletin of the British Ornithological Club**, [*s.l.*], v. 124, n. 2, p. 106-108, 2004.

WHITTAKER, A.; WHITTAKER, S. A. The White-chinned Swift *Cypseloides cryptus* (Apodiformes: Apodidae) breeding near Presidente Figueiredo, Amazonas: the first documented record for Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, [*s.l.*], v. 16, n. 4, p. 398-401, 2008.

WIKIAVES. *[jacurutu (Bubo virginianus)]*. **WikiAves, a Enciclopédia das Aves do Brasil.** Disponível em: https://www.wikiaves.com.br/wiki/jacurutu. Acesso em: 15 fev. 2021.

WIKIAVES. *[suindara (Tyto furcata)]*. **WikiAves, a Enciclopédia das Aves do Brasil.** Disponível em: https://www.wikiaves.com.br/wiki/suindara. Acesso em: 15 fev. 2021.

WILLARD, D. E. *et al*. The birds of Cerro de la Neblina, Territorio Federal Amazonas, Venezuela. **Fieldiana**, [*s.l.*], v. 65, p. 1-80, 1991.

WITTENBERGER, J. F. Vegetation structure, food supply, and polygyny in bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*). **Ecology**, [*s.l.*], v. 61, p. 140-150, 1980.

WOLF, B. O. *et al*. Extreme and variable torpor among highelevation Andean hummingbird species. **Biol. Lett.**, [*s.l.*], v. 16, 2020.

WONG, B. B. M.; CANDOLIN, U.; LINDSTRÖM, K. Environmental deterioration compromises socially enforced signals of male quality in three-spined sticklebacks. **The American Naturalist**, [*s.l.*], v. 170, p. 184-189, 2007.

ZAMPAULO, R. A.; SIMÕES, M. H. Ocorrência do urubu-de-cabeça-preta (*Coragyps atratus*) em cavidades naturais subterrâneas do Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, Brasil. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 31, 2016, Cuiabá, MT. [*s.l.: s.n.*], 2016. Trabalho publicado no Compêndio Produção Científica Espeleologia Vale, v. 2, p.100, 2016.

ZANATTO, V. G. **Avaliação da efetividade de gestão de unidades de conservação: estudo de caso de três unidades**

de conservação dos municípios de São Domingos e Guarani de Goiás, GO. 2016. 155 f. Dissertação (Mestrado em Geografia) - Universidade de Brasília, Brasília, 2016.

ZELENKOV, N. V. *et al*. A giant early Pleistocene bird from eastern Europe: unexpected component of terrestrial faunas at the time of early *Homo* arrival. **Journal of Vertebrate Paleontology**, [*s.l.*], v. 39, n. 2, 2019. e1605521.

ZIGLER, K. S.; YANCEY, M. E. Mammals and birds - vertebrate visitors. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T. (org.). **Encyclopedia of Caves**. 3rd ed. London: Academic Press, 2019. v. 1, cap. 79, p. 665-668.

ZIGLER, K. S. *et al*. Biodiversity from caves and other subterranean habitats of Georgia, USA. **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 82, n. 2, p. 125-167, 2020.

ZOLLINGER, S. A.; GOLLER, F.; BRUMM, H. Metabolic and respiratory costs of increasing song amplitude in Zebra finches. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 6, n. 9, 2011. e23198.

Mimon bennettii
Robson de Almeida Zampaulo

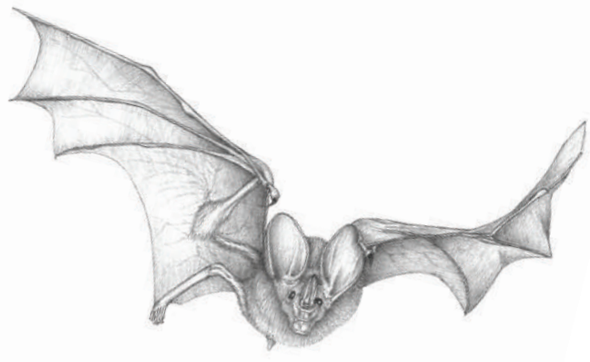
26

Morcegos

MARIANE SOARES RIBEIRO PEREIRA
Gerência de Espeleologia e Tecnologia – Vale S.A.

ALINE DA SILVA REIS
Observatório Espeleológico - OE

VALÉRIA DA CUNHA TAVARES
Universidade Federal da Paraíba - UFPB
Instituto Tecnológico Vale - ITV



Introdução geral

Os morcegos pertencem à ordem Chiroptera e são conhecidos por serem os únicos mamíferos capazes de voar. É a segunda maior ordem de mamíferos, sendo mais de 1.400 espécies de morcegos conhecidas no mundo. No Brasil, foram registradas até o momento 181 espécies, distribuídas em 68 gêneros e nove famílias (GARBINO *et al*., 2020a).

Com notável diversidade de formas, adaptações morfológicas e hábitos alimentares que permitem a utilização dos mais variados nichos (KALKO, 1997; PEDRO *et al*., 1995), os morcegos desenvolveram ainda a capacidade de emitir sons de alta frequência, o que chamamos de ecolocalização. Esta habilidade os auxilia na localização espacial e no deslocamento em ambientes escuros, além de ser uma importante aliada na detecção dos recursos alimentares. De acordo com a preferência alimentar, os morcegos podem ser classificados como frugívoros, insetívoros, nectarívoros, hematófagos, piscívoros e carnívoros.

Os morcegos podem se abrigar nas mais variadas estruturas, podendo estas serem naturais (ocos de árvores, folhas, cavernas, pedrais, entre outros) ou artificiais (construções civis abandonadas, debaixo de telhas ou em forros, pontes e bueiros). Cavidades naturais subterrâneas, ou simplesmente cavernas, também são importantes abrigos para morcegos em todo o mundo, funcionando como refúgios, fornecendo proteção e um ambiente relativamente estável (KUNZ, 1982; KUNZ e LUMSDEN, 2003; TRAJANO, 1985). No Brasil, segundo dados atualizados para este capítulo, cerca de 45% das espécies de morcegos conhecidas já foram registradas em cavernas, sendo estas utilizadas de forma permanente ou temporária como abrigos diurnos ou poleiros noturnos (*e.g.* locais de passagem, consumo de alimentos ou digestão). Em zonas temperadas, as cavernas são também locais utilizados por algumas espécies para hibernação. De modo geral, muitas cavernas sustentam uma alta riqueza de espécies de morcegos ao longo das estações, funcionando como recursos importantes para estes animais, que promovem e mantêm importantes serviços ecossistêmicos (FUREY; RACEY, 2016), como a polinização, dispersão de espécies vegetais e o controle de populações de insetos (KUNZ; LUMSDEN, 2003; PIMENTEL *et al.*, 2022).

As condições ambientais mais estáveis no interior das cavernas têm sido consideradas como importantes atributos envolvidos na seleção de cavernas pelos morcegos (FUREY; RACEY, 2016; KUNZ, 1982), porém é sabido que a estrutura, a diversidade e a distribuição das cavernas, além da disponibilidade de recursos presentes nas paisagens do entorno, são também fatores relevantes para essa seleção (ARITA, 1996; GILBERT; DEHARVENG, 2002; KUNZ, 1982; KUNZ; LUMDSEN, 2003; TRAJANO, 1985). A escolha de cavernas como abrigos por morcegos é, ainda, possivelmente mediada por requerimentos espécie-específicos, ou mesmo interespecíficos (AVILA-FLORES; MEDELLÍN, 2004; BARROS *et al.*, 2020; RODRÍGUEZ-DURÁN; SOTO-CETENO, 2003; VARGAS-MENA *et al.*, 2020). No entanto, dados sobre a biologia de morcegos cavernícolas ainda são escassos, sobretudo aqueles que possam estar correlacionados com limitações e vulnerabilidades quanto à seleção de habitats e abrigos.

A luminosidade é um fator limitante para a biota cavernícola, haja vista que em zonas mais profundas (afóticas), a produção primária por organismos fotossintetizantes é inexistente, sendo esta restrita à zona eufótica ou de penumbra. Dessa forma, a disponibilidade de recursos tróficos necessários para a manutenção das comunidades cavernícolas é, em grande parte, dependente do aporte de nutrientes alóctones, carreados em forma de matéria orgânica dissolvida ou particulada, esta última composta por folhiços, restos e excrementos de animais (FERREIRA; MARTINS, 1999, 2009; POULSON, 1972; SILVA *et al.*, 2011). É exatamente aí que está a importância dos morcegos para estes ecossistemas. Classificados como trogloxenos, eles utilizam as cavernas como abrigos, mas necessitam emergir delas para forragear e buscar seus próprios alimentos. As fezes dos morcegos, denominadas de guano, depositadas no chão das cavernas proveem a matéria orgânica que nutre organismos decompositores, fornecendo uma base alimentar para as complexas redes tróficas dos ecossistemas cavernícolas.

Essa situação torna a presença dos morcegos indispensável para a existência de vida em algumas cavernas onde a principal fonte de aporte energético é o guano, sendo este, então, de vital importância para muitas espécies cavernícolas, que muitas vezes são endêmicas deste tipo de ambiente (BAHIA; FERREIRA, 2005; FERREIRA *et al.*, 2000; FERREIRA; MARTINS, 1998; GNASPINI; TRAJANO, 2000).

Considerando que as cavernas podem ser excelentes abrigos para os morcegos, algumas espécies são capazes de colonizar este ambiente, formando congregações que podem variar de alguns poucos a milhares de indivíduos. Estas cavernas que abrigam populações estáveis e excepcionais em tamanho chamamos de "*bat caves*" (Figura 1). Estas colônias são extremamente importantes para as cavernas, por serem responsáveis pelo depósito de grandes quantidades de guano (Figura 1D), que sustentam outras comunidades de organismos cavernícolas, o que faz dos morcegos animais essenciais para a manutenção do equilíbrio ecológico no ambiente subterrâneo (FERREIRA *et al.*, 2000, 2007; JAFFÉ *et al.*, 2018; PALMERIM; RODRIGUES, 1992; TRAJANO; BICHUETTE, 2006).

Finalmente, vale destacar que o conhecimento sobre a biologia das espécies da quiropterofauna cavernícola e o entendimento da dinâmica dos ecossistemas subterrâneos, bem como a relação existente entre os morcegos e as cavernas, são imprescindíveis para auxiliar nas ações de conserva-

Figura 1. A-B) Exemplos de congregações de morcegos da família Mormoopidae (*Pteronotus* sp.) em *bat caves* localizadas no estado do Pará; **C)** Momento da saída dos morcegos para o ambiente epígeo na Floresta Nacional de Carajás, estado do Pará; **D)** Grande depósito de guano na Caverna Furna Feia, Rio Grande do Norte. Fotos: A (Daniele Pedrosa de Oliveira); B (Mariane Soares Ribeiro Pereira); C (Xavier Prous); D (Diego de M. Bento).

ção e manejo necessárias, por exemplo, na tomada de decisão para seleção de áreas prioritárias para conservação.

Breve histórico sobre estudos de morcegos cavernícolas no Brasil

Um dos primeiros estudos sobre morcegos em cavernas no Brasil foi desenvolvido por Augusto Ruschi e publicado em 1952 no Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão. Durante este estudo, Ruschi realizou um levantamento da fauna associada a três cavernas (Limoeiro, Monte Líbano e Itaúnas) localizadas, respectivamente, nos municípios de Castelo, Cachoeiro do Itapemirim e Conceição da Barra, no estado do Espírito Santo, trazendo dados sobre coabitação, comportamento e área de uso dos morcegos (RUSCHI, 1952).

Nos anos 1980, Dessen e colaboradores publicaram dados sobre a fauna cavernícola de invertebrados e vertebrados (incluindo morcegos) de 28 cavernas de seis diferentes regiões do Brasil (DESSEN *et al*., 1980). A partir dos anos 1980, iniciam-se os trabalhos mais intensos sobre a quiropterofauna cavernícola do Brasil, desenvolvidos pela Dra. Eleonora Trajano, no complexo de cavernas localizadas no Vale do Alto Ribeira, estado de São Paulo Paulo (TRAJANO, 1985, 1995, 1996; TRAJANO; GIMENEZ, 1998). Desde então, estudos desenvolvidos pela Dra. Eleonora Trajano, seus alunos e colaboradores têm contribuído com informações inéditas sobre a biologia e a ecologia dos quirópteros cavernícolas (ARNONE, 2008; ROCHA; BICHUETTE, 2016; TRAJANO, 1995, 1996; TRAJANO; GIMENEZ, 1998).

Mais recentemente, Guimarães e Ferreira (2014) apresentaram uma compilação bastante importante sobre os morcegos cavernícolas do Brasil, considerando registros próprios e encontrados na literatura. É um fato que estudos direcionados aos morcegos cavernícolas são ainda incipientes no Brasil, haja vista que, de acordo com aqueles autores, apenas cerca de 2% das mais de 12.000 cavernas conhecidas no país à época possuíam informações disponíveis sobre a quiropterofauna. No entanto, vale destacar que atualmente são conhecidas mais de 22.000 cavernas no país (CECAV, 2021).

Sendo assim, diante das lacunas existentes, este capítulo tem a intenção de apresentar o estado da arte acerca dos morcegos que utilizam cavidades naturais subterrâneas brasileiras. Pretende-se aqui apresentar um compilado de informações sobre as espécies de morcegos que utilizam cavernas como abrigo, além de apresentar as diversas metodologias que podem ser aplicadas nos estudos, métodos para captura, coleta e fixação de espécimes e informações sobre as coleções científicas brasileiras.

Diversidade de morcegos em cavernas do Brasil

A ordem Chiroptera é altamente diversa nas regiões neotropicais e o Brasil abriga, de acordo com o conhecimento disponível, cerca de 12% das 1.400 espécies de morcegos conhecidas do planeta (BERNARD *et al*., 2011; TAVARES *et al*., 2012). Segundo a Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros (SBEQ), o país conta com registro de ocorrência de 181 espécies de morcegos, distribuídas em nove famílias e 68 gêneros (GARBINO *et al*., 2020a).

Revisões bibliográficas e de coleções científicas e trabalhos específicos sobre a fauna de morcegos cavernícolas indicam que pelo menos 80 espécies de todas as nove famílias e 50 gêneros já foram registradas em cavernas brasileiras (Tabela 1) (BARROS *et al*., 2020; GUIMARÃES; FERREIRA, 2014; OLIVEIRA *et al.,* 2018; TAVARES *et al.,* 2012; TORRES; BICHUETTE, 2019), perfazendo cerca de 44% das espécies de morcegos que ocorrem em território nacional. Algumas espécies encontradas em cavernas no Brasil estão ilustradas na Figura 2.

As relações dos morcegos com seus abrigos variam de obrigatórias a oportunísticas (KUNZ, 1982). Arita (1993) propõe que os morcegos sejam classificados de acordo com o uso que fazem das cavernas como: **preferencialmente cavernícola** – espécies onde o principal abrigo são cavernas; **usualmente cavernícola** – as frequentemente encontradas tanto em cavernas quanto em outros abrigos; **ocasionalmente cavernícolas** – aquelas que já foram registradas em cavernas, mas têm preferência por outros abrigos; e **não cavernícola** – espécies não registradas em cavernas.

No entanto, no Brasil, a classificação mais utilizada atualmente é uma adaptação da classificação supracitada que foi proposta por Guimarães e Ferreira (2014). Esta classificação foi modificada pelos autores de quatro para três categorias: **essencialmente cavernícola** – espécies que se abrigam majoritariamente em caverna; **cavernícola oportunista** – espécies que usam cavernas de forma oportuna, mas rotineiramente utilizam outro tipo de abrigo; e **não cavernícolas** – espécies não registradas em cavernas ou que tenha preferência por outros abrigos (incluindo espécies amostradas em apenas uma caverna).

Mais recentemente, Voss *et al.* (2016) propuseram categorias de guildas considerando abrigos para morcegos na Amazônia central, oeste e Guiana Francesa, sendo os morcegos que utilizam cavernas classificados como "*rock-and/or cave-roosting species*".

No Brasil, dentre os embalonurídeos registrados em cavidades naturais subterrâneas, as espécies do gênero *Peropteryx* são

Tabela 1. Lista de espécies de morcegos com ocorrência em cavernas brasileiras e referência onde encontra-se o registro: 1. Tavares *et al*. (2012); 2. Guimarães e Ferreira (2014); 3. Oliveira *et al.* (2018); 4. Torres e Bichuette (2019); 5. Barros *et al.* (2020). Neste levantamento foram considerados apenas as espécies com ocorrência confirmada para o Brasil (GARBINO *et al.*, 2020a).

Ordem Chiroptera (9 famílias, 50 gêneros, 80 espécies)		
Famílias e Subfamílias	**Espécies**	**Referências**
Emballonuridae Gervais, 1856 (3 gêneros, 5 espécies)		
Emballonurinae Gervais, 1856	*Peropteryx kappleri* Peters, 1867	1, 2, 3, 5
	Peropteryx macrotis (Wagner, 1843)	1, 2, 3, 5
	Rhynchonycteris naso (Wied, 1820)	3, 4
	Saccopteryx bilineata (Temminck, 1838)	2, 3
	Saccopteryx leptura (Schreber, 1774)	2, 5
Phyllostomidae Gray, 1825 (30 gêneros, 45 espécies)		
Micronycterinae Van Den Bussche, 1992	*Lampronycteris brachyotis* (Dobson, 1879)	1
	Micronycteris megalotis (Gray, 1842)	1, 2, 3
	Micronycteris microtis Miller, 1898	1
	Micronycteris minuta (Gervais, 1856)	2, 3, 5
Desmodontinae Wagner, 1840	*Desmodus rotundus* (É. Geoffroy, 1810)	2, 3, 4, 5
	Diaemus youngii (Jentnik, 1893)	2, 3, 5
	Diphylla ecaudata Spix, 1823	1, 2, 3, 4, 5
Lonchorhininae Gray, 1866	*Lonchorhina aurita* Tomes, 1863*	1, 2, 3, 4, 5
Phyllostominae Gray, 1825	*Chrotopterus auritus* (Peters, 1856)	2, 3, 4, 5
	Gardnerycteris crenulatum (É. Geoffroy, 1803)	3
	Lophostoma brasiliense Peters, 1867	2
	Lophostoma silvicola d'Orbigny, 1836	3
	Macrophyllum macrophyllum (Schinz, 1821)	2, 3, 5
	Mimon bennettii (Gray, 1838)	2, 3, 4, 5
	Phylloderma stenops Peters, 1865	2, 3, 5
	Phyllostomus discolor Wagner, 1843	2, 3
	Phyllostomus elongatus (É. Geoffroy, 1810)	1, 2, 5
	Phyllostomus hastatus (Pallas, 1767)	2, 3, 5
	Phyllostomus latifolius (Thomas, 1901)	1
	Tonatia bidens (Spix, 1823)	2, 3, 4, 5
	Trachops cirrhosus (Spix, 1823)	1, 2, 3, 4, 5
	Vampyrum spectrum (Linnaeus, 1758)	3,5

Glossophaginae Bonaparte, 1845	*Anoura caudifer* (É. Geoffroy, 1818)	1, 2, 3, 4, 5
	Anoura geoffroyi Gray, 1838	1, 2, 3, 4
	Choeroniscus minor (Peters, 1868)	2, 3
	Glossophaga soricina (Pallas, 1766)	1, 2, 3, 4, 5
Lonchophyllinae Griffiths, 1982	*Hsunycteris thomasi* (Allen, 1904)	1
	Lionycteris spurrelli Thomas, 1913	1, 2, 3, 4, 5
	Lonchophylla bokermanni Sazima, Vizotto & Taddei, 1978	2
	Lonchophylla dekeyseri Taddei, Vizotto & Sazima, 1983*	2, 3, 4, 5
	Lonchophylla mordax Thomas, 1903	2, 3
Carolliinae Miller, 1924	*Carollia brevicauda* (Schinz, 1821)	1
	Carollia perspicillata (Linnaeus, 1758)	1, 2, 3, 4, 5
Glyphonycterinae Baker *et al.*, 2016	*Glyphonycteris behnii* (Peters, 1865)	2, 3
	Glyphonycteris sylvestris Thomas, 1896	2, 3
Stenodermatinae Gervais, 1856	*Artibeus fimbriatus* Gray, 1838	2, 3
	Artibeus lituratus (Olfers, 1818)	2, 3, 4
	Artibeus obscurus (Schinz, 1821)	2, 3
	Artibeus planirostris (Spix, 1823)	2, 3, 5
	Chiroderma doriae Thomas, 1891	2, 3, 4
	Platyrrhinus lineatus (É. Geoffroy, 1810)	2, 3, 4, 5
	Pygoderma bilabiatum (Wagner, 1843)	2, 3
	Sturnira lilium (É. Geoffroy, 1810)	2, 3, 4
	Sturnira tildae de la Torre, 1959	2, 3, 4
	Vampyressa pusilla (Wagner, 1843)	4
Mormoopidae Saussure, 1860 (1 gênero, 3 espécies)		
	Pteronotus personatus (Wagner, 1843)	1, 3
	Pteronotus rubiginosus (Wagner, 1843)	1, 2, 3, 5
	Pteronotus gymnonotus (Wagner, 1843)	1, 2, 3
Noctilionidae Gray, 1821 (1 gênero, 2 espécies)		
	Noctilio albiventris Desmarest, 1818	3
	Noctilio leporinus (Linnaeus, 1758)	2
Furipteridae Gray, 1866 (1 gênero, 1 espécie)		
	Furipterus horrens (Cuvier, 1828)*	1, 2, 3, 4, 5

Thyropteridae Miller, 1907 (1 gênero, 1 espécies)		
	Thyroptera tricolor (Spix, 1823)	2, 3
Natalidae Gray, 1866 (1 gênero, 1 espécie)		
	Natalus macrourus (Gervais, 1856)*	1, 2, 3, 4, 5
Molossidae Gervais, 1856 (7 gêneros, 10 espécies)		
Molossinae Gervais, 1856	*Cynomops abrasus* (Temminck, 1826)	3
	Eumops bonariensis (Peters, 1874)	3
	Eumops perotis (Schinz, 1821)	3
	Molossops temminckii (Burmeister, 1854)	2, 3, 5
	Molossus molossus Pallas, 1766	2, 3
	Molossus rufus É. Geoffroy, 1805	2
	Nyctinomops laticaudatus (É. Geoffroy, 1805)	2, 3, 5
	Nyctinomops macrotis (Gray, 1840)	2, 3
	Promops nasutus (Spix, 1823)	3
	Tadarida brasiliensis (I. Geoffroy, 1824)	3
Vespertilionidae Gray, 1821 (5 gêneros, 12 espécies)		
Vespertilioninae Gray, 1821	*Eptesicus brasiliensis* (Desmarest, 1819)	2, 3
	Eptesicus diminutus Osgood, 1915	3, 4
	Eptesicus furinalis (d'Orbigny & Gervais, 1847)	3
	Histiotus velatus (I. Geoffroy, 1824)	3
	Lasiurus ega (Gervais, 1856)	2, 3
	Lasiurus blossevillii ([Lesson, 1826])	3
	Rhogeessa hussoni Genoways e Baker, 1966	5
Myotinae Tate, 1942	*Myotis lavali* Moratelli, Peracchi, Dias & Oliveira, 2011	5
	Myotis levis (I. Geoffroy, 1824)	3
	Myotis nigricans (Schinz, 1821)	2, 3, 4
	Myotis riparius Handley, 1960	2, 3
	Myotis simus Thomas, 1901	4

* Espécies presentes na lista de espécies ameaçadas de extinção (BRASIL, 2022).

Figura 2. A) *Lonchorhina aurita;* **B)** *Lampronycteris brachyotis;* **C)** *Mimon bennettii;* **D)** *Platyrrhinus lineatus;* **E)** *Diphylla ecaudata;* **F)** *Desmodus rotundus;* **G)** *Carollia perspicillata;* **H)** *Anoura geoffroyi;* **I)** *Furipterus horrens;* **J)** *Pteronotus gymnonotus;* **K)** *Peropteryx macrotis;* **L)** *Natalus macrourus.* Fotos: A-K (Robson de A. Zampaulo); L (Mariane S. R. Pereira).

mais associadas aos ambientes rochosos, sendo comumente observadas em cavernas, sobretudo mais proximo das entradas (observação pessoal).

No caso dos Micronycterinae, *Lampronycteris brachyotis* (Dobson, 1879) e *Micronycteris microtis* Miller, 1898 aparentemente, são mais fortemente associados a cavernas na região de Carajás (TAVARES *et al.*, 2012), sendo que *M. microtis* parece ter o mesmo padrão de associação no Sudeste, em cavernas de regiões ferríferas em Minas Gerais (GOMES *et al.*, 2015).

Os morcegos hematófagos, ou seja, as espécies da subfamília Desmodontinae, são encontrados frequentemente associados a cavernas no Brasil, sendo que o morcego vampiro comum (*Desmodus rotundus* (É. Geoffroy, 1810) também ocupa, frequentemente, abrigos artificiais ou outros tipos de abrigos naturais (GOMES; UIEDA, 2004).

Muitos filostomíneos utilizam cavidades naturais subterrâneas no Brasil, como *Chrotopterus auritus* (Peters, 1856), *Phylloderma stenops* Peters, 1865, *Phyllostomus hastatus* (Pallas, 1767), *Tonatia bidens* (Spix, 1823), mas a maioria deles também utiliza outros tipos de abrigos. Os morcegos filostomíneos do gênero *Lophostoma* são, como exemplo, sabidamente especialistas em utilizarem termiteiros (cupinzeiros) como abrigos. (ESQUIVEL *et al.*, 2020). As espécies de filostomíneos aparentemente mais associadas a cavernas são *Mimon bennettii* (Gray, 1838) e *Phyllostomus latifolius* (Thomas, 1901), este último exclusivamente encontrado em cavernas da região de Carajás (TAVARES *et al*., 2012).

Dentre os morcegos predominantemente nectarívoros, os glossofagíneos, os morcegos do gênero *Anoura* são mais associados a cavernas, ao passo que *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766), ainda que seja bastante comum em cavernas, utiliza um amplo espectro de tipos de abrigos (REIS *et al.*, 2007; REIS *et al.*, 2017; WEBSTER, 1993). Dentre os loncofilíneos, as espécies dos gêneros *Lionycteris* e *Lonchophylla* são mais associadas a cavernas, à exceção de *Lonchophylla mordax* Thomas, 1903, cujos dados são esparsos, e *Xeronycteris vieirai* Gregorin & Ditchfield, 2005, endêmico da caatinga, que foi registrado até o momento apenas em uma caverna no Rio Grande do Norte (CORDEIRO-SCHMIDT *et al*., 2017).

Todos os morcegos da subfamília Carollinae (predominantemente frugívoros), Glyphonycterinae (predominantemente insetívoros limpa-folhas) e Stenodermatinae (frugívoros), além dos morcegos da família Noctilionidae, utilizam vários tipos de abrigos. No entanto, os Carollinae parecem utilizar com mais frequência as cavernas como abrigos em algumas regiões onde há uma maior concentração destas (TAVARES *et al.*, 2012).

Dentre os molossídeos, apenas os *Nyctinomops* parecem mais associados a cavernas, sendo que populações de centenas a milhares de indivíduos da espécie *Nyctinomops laticaudatus* (É. Geoffroy, 1805) podem ser encontradas em pedrais do rio Madeira, oeste da Amazônia (TAVARES *et al.*, 2017).

Entre os natalídeos, representados no Brasil pela espécie *Natalus macrourus* (Gervais, 1856), e os furipterídeos, representados pela espécie *Furipterus horrens* (Cuvier, 1828), são fortemente associados a abrigos rochosos no país, inclusive cavernas, sendo *F. horrens* encontrado em outros tipos de abrigos, não rochosos, em outras localidades fora do Brasil (VOSS *et al*., 2016). No caso de mormoopideos também são mencionados outros possíveis abrigos não rochosos na literatura, mas no Brasil as espécies de *Pteronotus* são fortemente associadas a cavernas na região Norte e Nordeste do país.

Principais métodos empregados no estudo dos morcegos cavernícolas

Os estudos sobre os morcegos que utilizam cavernas podem ser realizados de diversas formas, utilizando variados métodos, dependendo dos objetivos.

Para a realização desses estudos, assim como aqueles que envolvam o manejo da fauna silvestre brasileira, faz-se necessário, primeiramente, providenciar a correta documentação, incluindo solicitação de autorizações para captura e coleta emitidas pelos órgãos ambientais competentes: secretarias de Meio Ambiente estaduais, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis - IBAMA e Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio.

É muito importante que os profissionais envolvidos nos trabalhos de campo sejam devidamente treinados e habilitados para a captura e o manejo dos animais, como também tenham conhecimento dos protocolos de saúde, da segurança humana e da ética animal.

MÉTODOS DE CAPTURA

Um dos métodos mais amplamente utilizados em inventários de morcegos em ambientes externos é a rede de neblina ou *mist-net*. Para estudos em caverna, o uso das redes vem sendo aplicado de formas distintas, especialmente na entrada destes ambientes. No entanto, é importante salientar que a utilização de armadilhas de captura em cavernas deve manter a observância do disposto na Resolução Conselho Federal de Biologia - CFBio 301/2012.

As redes de neblina podem ser encontradas em lojas especializadas e apresentam diversos tamanhos e malhas. Alguns pontos a serem considerados para escolha da rede são o tamanho

e o formato da entrada da caverna, adequando a rede, sempre que possível, a estas variáveis. Além de ser um método reconhecido cientificamente, a utilização das redes permite a padronização do esforço amostral empregado (BIANCONI; STRAUBE, 2003).

Apesar de ser um método recomendável para a grande maioria das cavernas com pequenas populações e que apresentam morfologias complexas (tetos irregulares, condutos estreitos ou teto baixo, labirínticas, entre outros) deve ser usado com cautela e considerar o desarme, dependendo da intensidade de capturas (ROCHA; BICHUETTE, 2016).

A utilização desse método para amostragem em cavernas deve ser extremamente parcimoniosa, pois estando as redes próximo à saída dos abrigos, a chance de muitos indivíduos serem capturados em um curto período é alta. Dessa forma, é indicado que antes de armar a rede próximo a qualquer caverna, esta deve ser vistoriada visualmente e, em casos de presença de grandes populações, outra opção de metodologia deve ser escolhida. Importante salientar ainda que as redes devem ser cuidadosamente monitoradas em curtos intervalos de tempo (em geral, intervalos de 20 minutos) para retirada de indivíduos capturados e redução do estresse causado ao animal.

Por outro lado, as armadilhas de harpa ou *harp-traps*, ainda relativamente pouco utilizadas em amostragens de morcegos em cavernas brasileiras, é uma boa alternativa para aquelas ocupadas por grandes populações. Trata-se de uma armadilha composta por duas hastes paralelas de material rígido, dos quais partem uma ou mais fileiras de fios de nylon equidistantes (Figura 3). A parte de baixo da armadilha é composta por uma bolsa onde caem os morcegos, após colidirem com os fios de nylon (CONSTANTINE, 1958; KUNZ; KURTA, 1988; PALMERIM; RODRIGUES, 1993). Esta armadilha pode ser instalada na entrada da caverna e os indivíduos capturados podem ser retirados manualmente com bastante agilidade, reduzindo o estresse dos animais e os danos aos equipamentos (*e.g.* redes de neblina). Sua desinstalação é rápida e pode ser considerada uma boa alternativa para coletas em cavernas com grande número de morcegos (ZORTÉA *et al*., 2015).

Outra armadilha bastante utilizada para capturar morcegos em cavidades naturais subterrâneas é o puçá manual. Este método pode ser bastante eficiente para coletores experientes e em cavernas onde a morfologia permita alcançar os locais de repouso dos morcegos (PERACCHI; NOGUEIRA, 2010). No entanto, cavidades de teto alto e com morfologia muito heterogênea podem influenciar na visualização e, consequentemente, na eficiência da amostragem (TRAJANO, 1985). A utilização eficiente deste método é dependente da destreza do pesquisador com o apetrecho que, em caso de inexperiência, pode causar, além de viés amostral, injúrias ou até a morte de indivíduos pelo atrito do animal com partes do equipamento.

Além dos métodos de captura, a observação direta é muito importante para compreender a estrutura das colônias no interior da caverna e a distribuição dos morcegos em relação às condições ambientais do ecossistema (BARROS *et al.*, 2020). Essas informações podem ser úteis para o planejamento da amostragem e, de forma associada a outros métodos, em pesquisas envolvendo ecologia e comportamento. Entretanto, apenas a observação direta não é recomendável para a identificação de espécies e para estimativas populacionais. Censos populacionais realizados apenas com esta metodologia são altamente questionáveis e imprecisos, podendo subestimar ou superestimar as populações de morcegos cavernícolas. Em contrapartida, métodos de contagem de indivíduos e estimativas populacionais baseadas em índices de recaptura são muito importantes para os trabalhos de ecologia de morcegos em cavidades naturais subterrâneas (ELLIOT *et al*., 2005; OTÁLORA-ARDILA *et al*., 2019; VARGAS-MENA *et al*., 2020). Mais recentemente, as câmeras termais também estão sendo utilizadas para esta finalidade em cavernas com grandes populações de morcegos como as *bat caves* (AMMERMAN *et al.*, 2009, OTÁLORA-ARDILA *et al.*, 2019).

Importante salientar que a metodologia deve ser escolhida de acordo com os objetivos da pesquisa e que o uso de metodologias complementares é indispensável para se ter qualidade e confiabilidade nos dados obtidos (GUIMARÃES; FERREIRA, 2014; KUNZ *et al.*, 2009; TRAJANO, 1985). Em muitos casos, por estarem as cavernas localizadas em áreas de difícil acesso, com trechos de longas caminhadas ou de alto custo financeiro para acessá-las, por exemplo em regiões mais remotas do país, muitas vezes optar por uma metodologia mais simples pode parecer ideal. No entanto, deve-se considerar que cada coleta é uma oportunidade única e que otimizar desenhos amostrais para realizar os melhores e mais completos inventários, de acordo com os objetivos e perguntas propostas, pode trazer importantes resultados, economizar recursos, bem como minimizar o estresse causado aos animais.

Finalmente, vale lembrar que, independentemente do método escolhido, em todos os casos em que ocorrer contato entre os morcegos e os equipamentos é importante adotar uma rotina de higienização dos mesmos entre os trabalhos de campo. Assim, impede-se possíveis contaminações e propagação de doenças entre morcegos de regiões diferentes (SHELLEY *et al.*, 2013).

MÉTODOS DE MARCAÇÃO

Os métodos de marcação para a identificação individual dos morcegos são necessários em alguns estudos que têm como

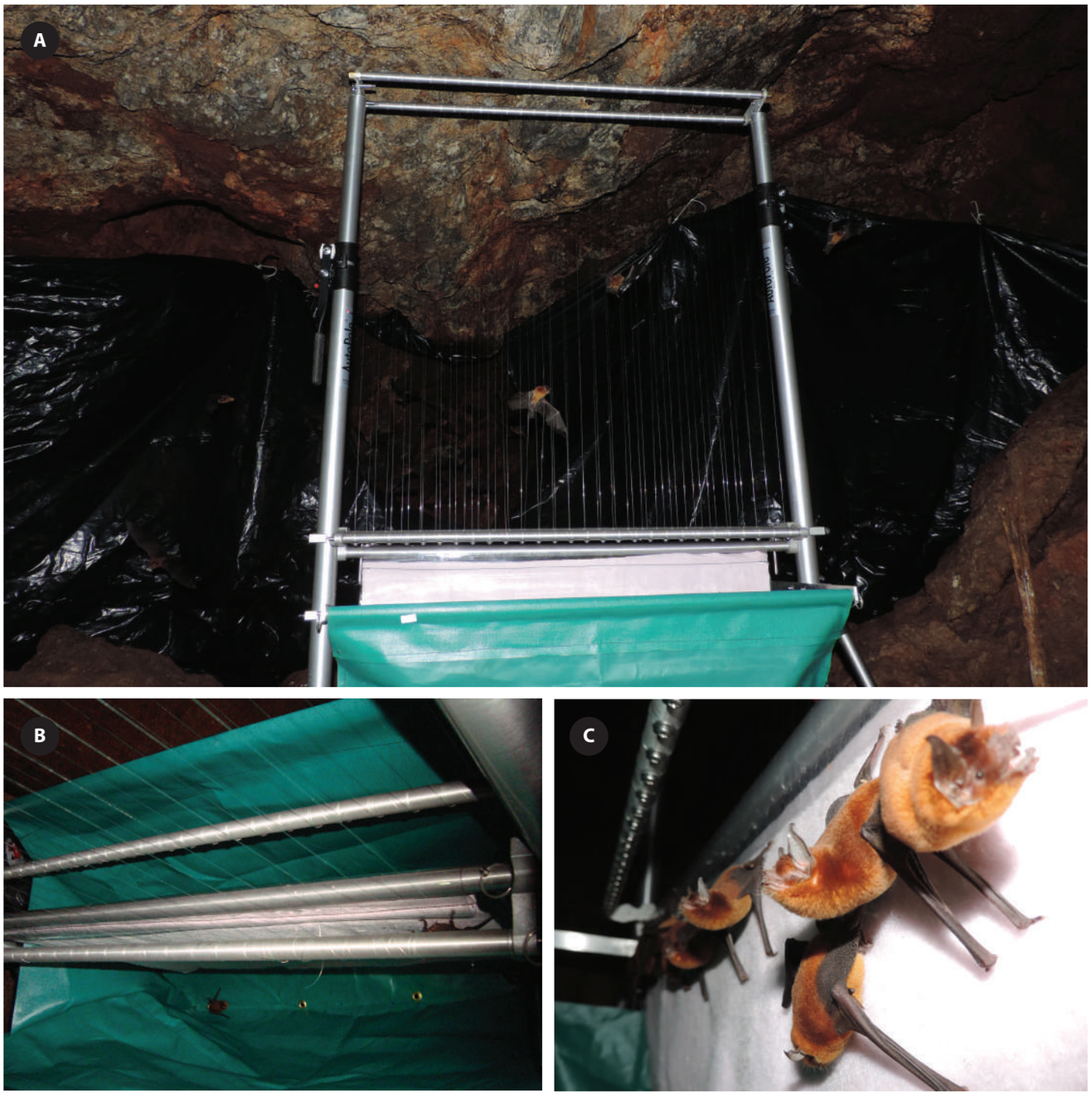


Figura 3. Armadilha de harpa ou *harp trap*. Fotos: Acervo Vale.

objetivos avaliar deslocamentos, taxas de infestação e reinfestação por ectoparasitas, estimativas do tamanho populacional, fidelidade a abrigos, entre outros (BARROS *et al.*, 2006; BERNARD; FENTON, 2003; BIANCONI *et al.*, 2004; LOURENÇO, 2011; OLIVEIRA, 2010; TRAJANO,1996).

Pesquisas realizadas por Augusto Ruschi nos anos 1950 estão, possivelmente, dentre as primeiras a incluírem o uso de marcação individual de morcegos capturados em cavernas descritas para o Brasil. Neste estudo (RUSCHI, 1952) foram utilizadas anilhas de alumínio colocadas nos antebraços dos indivíduos capturados para estimar dados sobre as áreas de uso de diferentes colônias de morcegos em cavernas do município de Santa

Teresa, estado de Espírito Santo.

Além desse, alguns poucos estudos sobre morcegos em cavernas brasileiras incluem dados de marcação (ARNONE, 2008; PEREIRA, 2018; REIS, 2018; ROSADA *et al.,* 2015; SANTANA, 2006; TRAJANO, 1985). No que diz respeito aos trabalhos de consultoria ligados ao licenciamento ambiental, o uso varia de acordo com o pesquisador e não há uma padronização do método de marcação. No entanto, nos últimos cinco anos, os morcegos amostrados em estudos espeleológicos têm sido mais frequentemente marcados devido à solicitação por parte dos técnicos dos órgãos ambientais licenciadores, ou por iniciativa dos responsáveis pelos empreendimentos, uma vez que os resultados podem ter importante valor na compreensão das dinâmicas populacionais e na biologia das espécies que se abrigam em cavernas.

De forma geral, existem diversas possibilidades de técnicas de marcação que devem ser escolhidas de acordo com o objetivo e os recursos disponíveis para o estudo. As marcações podem ser temporárias (*e.g.* uso de tintura ou descoloração do pelo, corte do pelo, pintura de unhas ou mesmo a realização de pequenos furos no patágio) ou semipermanentes (anilhas no antebraço, colares com anilhas, microchip, entre outras) (ALLEN, 1921; BARROS *et al.*, 2012; KUNZ; WEISE, 2009; PACHECO, 2004; STEBBINGS, 2004; TRAPIDO; CROWE, 1946). A escolha do método de marcação deve ser pautada nas características de cada espécie, sempre prezando pelo método mais adequado e que implique no menor incômodo possível ao indivíduo marcado. A utilização de uma técnica de marcação inadequada ou a inobservância de questões específicas do animal (como marcação semipermanente em indivíduos jovens ou desatenção às características morfológicas de cada espécie) podem comprometer o desenvolvimento e demais atividades vitais ao morcego. Como consequência, as injúrias causadas (Figura 4) podem provocar danos permanentes e incapacitantes, com potencial de fadar o indivíduo à morte (BARROS *et al.*, 2012; KUNZ; WEISE, 2009; STEBBINGS, 2004).

No Brasil, infelizmente, ainda não contamos com bancos de dados ou sistema de anilhamento nacional, de forma a unificar e padronizar as marcações realizadas no país, a exemplo do Sistema Nacional de Anilhamento de Aves Silvestres – SNA – gerido pelo Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres (CEMAV/ICMBio). A falta de padronização dos métodos e códigos utilizados no anilhamento e a centralização de dados impossibilitam uma compreensão mais abrangente dos processos de migração e do uso do espaço e dos abrigos pelos morcegos, limitando a geração de conhecimento básico sobre deslocamentos, tempo de vida e fidelidade de uso ao abrigo (cavernas) entre outros.

TELEMETRIA

A telemetria é uma ferramenta utilizada para estudos de comportamento e ecologia, importantes para o fomento de ações de manejo e conservação de diversas espécies animais. A técnica consiste, basicamente, na fixação de um transmissor de radiofrequência ou GPS (Sistema de Posicionamento Global) no corpo de um determinado animal e posterior acompanhamento do sinal emitido por meio de antenas e receptores (fixos ou móveis) ou via satélite durante um intervalo de tempo (JACOB; RUDRAN, 2003; MELLO, 2010; POWELL; MITCHELL, 2012).

Para os estudos desenvolvidos com morcegos neotropicais, a telemetria tem sido utilizada para identificação de abrigos, identificação de padrões de movimentação, uso do espaço e preferências de habitat (AGUIAR *et al.*, 2014; BERNARD; FENTON, 2003; RIBEIRO *et al.,* 2019; TREVELIN *et al.*, 2013). Este método pode ser utilizado também em estudos comportamentais, auxiliando na localização do animal monitorado.

BIOACÚSTICA

A bioacústica é o ramo da ciência que estuda a comunicação dos animais por meio do som (*e.g.* como estes sons são produzidos, emitidos, recebidos e utilizados de forma intra ou interespecífica). Tem aplicação em estudos etológicos, fisiológicos, biofísicos, zoológicos e ecológicos. Os sinais acústicos são utilizados por diversos animais em diversas situações e formas e em diferentes contextos, como na defesa de território, na interação de grupos, na atração do parceiro sexual, na busca por alimento ou localização, como é o caso dos morcegos (AHLÉN e BAAG, 1999; FENTON *et al.*, 1987; PEREIRA, 2011).

Partindo do pressuposto de que a bioacústica utiliza informações captadas a partir do ultrassom emitido na ecolocalização dos morcegos, esta ferramenta apresenta-se como um método não invasivo e com uma boa relação de custo-benefício, além de ter o potencial de auxiliar, de forma isolada ou conjunta a outros métodos, no incremento das informações sobre a riqueza, o comportamento e a ecologia das espécies de morcegos neotropicais (ARIAS-AGUILAR *et al.,* 2018; HINTZE *et al.*, 2016).

Os métodos de bioacústica, apesar de já serem amplamente utilizados nos estudos de morcegos em países temperados (AHLÉN; BAAG, 1999; FENTON *et al.*, 1987), nas regiões tropicais a sua utilização ainda pode encontrar alguns desafios (ARIAS-AGUILAR *et al.*, 2018; HINTZE *et al.*, 2016; WALTERS *et al.*, 2013). A grande diversidade de espécies, a falta de amplo conhecimento sobre o seu perfil acústico e a elevada similaridade encontrada nos chamados de alguns grupos

Figura 4. Injúrias observadas em decorrência do uso de anilhas **(A e B)** e colar **(C e D)**. Fotos: A-C (Aline da Silva Reis); D (Mariane S. R. Pereira).

(especialmente dos morcegos filostomídeos) compõem os principais desafios de implementar a bioacústica nos estudos de morcegos neotropicais (ARIAS-AGUILAR *et al.*, 2018; HINTZE *et al.*, 2016; WALTERS *et al.*, 2013). Outro ponto importante que deve ser mencionado é que estudos bioacústicos geram grande volume de informações e o tratamento de dados de forma manual pode ser difícil ou até inviável (HINTZE *et al.*, 2016). Atualmente, os softwares existentes para identificação automática dos sons emitidos pelos morcegos são ineficientes para estudos na região neotropical, o que faz com que a adoção da bioacústica dependa de pessoas capacitadas e de grande esforço na análise dos dados, dependendo do objetivo do estudo, como nos levantamentos de fauna, por exemplo (FRITSCH; BRUCKNER, 2014; HINTZE *et al.*, 2016; JENNINGS *et al.*, 2008; LEMEN *et al.*, 2015; MENON *et al.*, 2018, preprint; RUSSO; VOIGT, 2016; RYDELL *et al.,* 2017).

No entanto, é inegável o potencial de contribuição da bioacústica no avanço dos estudos sobre a quiropterofauna e seu uso deve ser estimulado, implementado e aprimorado, tendo cautela em seu uso atual e, especialmente, na análise dos dados (HINTZE *et al*., 2016). Assim, esforços devem ser direcionados para o levantamento de informações bioacústicas robustas e confiáveis e implementação de um banco de dados sistematizado, ao passo que a automatização da análise também representa um importante incremento para facilitar e ampliar a utilização desse método (ARIAS-AGUILAR *et al.*, 2018; HINTZE *et al.,* 2016). Dessa forma, uma biblioteca de sons validados é o ponto chave para viabilizar o uso desse método de forma mais regular. Até que isto aconteça, a implementação da bioacústica em estudos diagnósticos deve ser realizada apenas de forma gradual e complementar a outros métodos.

COLETA E CONSERVAÇÃO

A coleta de animais é prática essencial para a documentação dos estudos, bem como fundamental para pesquisas sobre evolução e sistemática, genética, de coleções de referência, documentação de séries-testemunho e/ou confirmação de identificação (SOUSA; BARBOSA, 2020). Nestes casos devem ser utilizados métodos de eutanásia permitidos pela legislação ambiental brasileira e previamente descritos na licença de captura e coleta expedida pelo órgão ambiental competente.

De acordo com a Resolução n° 301 do Conselho Federal de Biologia (CFBio) em seu artigo 8º, quando necessária à coleta do espécime, a eutanásia deve ser realizada de forma a minimizar o sofrimento, com a utilização de métodos que produzam inconsciência rápida e subsequente morte sem evidência de dor ou agonia ou utilizando anestésicos em doses suficientes para produzir a perda indolor da consciência, seguida de parada cardiorrespiratória. A Resolução nº 1000, de 11 de maio de 2012 do Conselho Federal de Medicina Veterinária – CFMV em seu artigo 7º instrui que a eutanásia deve ser realizada em ambiente tranquilo e adequado, respeitando o comportamento de cada espécie. Sendo assim, sempre que a eutanásia for necessária, deve-se buscar conhecer os preceitos legais que regem a atividade e agir em consonância com a legislação vigente e de acordo com os princípios éticos.

Nos casos de coleta, os exemplares deverão ser incorporados a coleções zoológicas, em via seca ou em via úmida, tomando-se o cuidado de indicar minimamente as informações básicas sobre o espécime e local de coleta (por exemplo, medidas de comprimento total, comprimentos da orelha, da cauda, do pé, peso, sexo, condição reprodutiva, localidade, coletor e coordenadas geográficas). É altamente recomendável que a coleta de tecidos seja feita imediatamente após a morte do animal e anteriormente a qualquer fixação (para evitar a degradação do material genético). É importante manter o material conservado em álcool absoluto e refrigerado, sempre seguindo a metodologia preestabelecida de acordo com o projeto aprovado e vinculado às licenças de captura e coleta e às regras da instituição receptora. No Brasil, a forma de conservação mais comum é a preservação em via úmida, ao passo que seria importante empreender esforços de preparação de espécimes em via seca (taxidermizados). No caso da preservação em via úmida, após a coleta de tecidos, o exemplar é geralmente fixado em formol a 10% e conservado em álcool 70% (NAGORSEN; PETERSON, 1980; VIZOTTO; TADDEI, 1973).

Chave de identificação

Qual mastozoólogo estudioso da ordem Chiroptera não recebeu uma foto com a pergunta: "Que morcego é esse"? ou o pedido: "Identifica para mim". Assim, iniciamos este tópico respondendo: não é fácil e, na maioria das vezes, é impossível identificar uma espécie de morcego por foto, em voo ou apenas a distância. Em um país megadiverso como o Brasil, com 181 espécies de morcegos registradas até o momento (GARBINO *et al.*, 2020a), a identificação correta apenas pode ser feita a partir de análises dos caracteres morfológicos, genéticos e, em alguns casos, bioacústicos, sendo realizada apenas por profissionais capacitados para garantir a correta determinação da espécie.

Embora os caracteres externos (*e.g.*, coloração e bandeamento de pelos) sejam fundamentais para a identificação de algumas espécies, essa situação não é frequentemente trivial, sendo necessárias análises de outros caracteres que possam ser observados no crânio e na dentição, por exemplo, incluindo ainda medidas morfométricas (tamanho do antebraço, por exemplo) e caracteres moleculares.

Existem algumas chaves taxonômicas que podem auxiliar no reconhecimento de caracteres importantes para a correta identificação e registro de morcegos brasileiros, levando-se em conta que é preciso estar atento em relação às limitações trazidas, devido à abrangência das observações utilizadas. É preciso ter em mente que muitas dessas chaves são construídas a partir de material local/regional e, portanto, podem não refletir a variação global das espécies e, também, que as chaves tornam-se frequentemente obsoletas após novas revisões das espécies, sendo necessário o estudo e acompanhamento de possíveis rearranjos taxonômicos. Algumas delas possuem enfoque em táxons específicos, como por exemplo: Emballonuridae (JONES; HOOD, 1993), Molossidae (GREGORIN; TADDEI, 2002), *Cynomops* (MORAS *et al*., 2018), *Diclidurus* (CEBALLOS; MEDELLÍN, 1988), *Sturnira* (GIANNINI; BARQUEZ, 2003), *Chiroderma* (GARBINO *et al*., 2020a), *Micronycteris* (SIMMONS, 1997), *Lasiurus* (SHUMP Jr.; SHUMP, 1982), *Lonchorhina* (LASSIEUR; WILSON, 1989), *Lonchophylla* (MORATELLI; DIAS, 2015), *Hsunycteris* (VELAZCO *et al*., 2017), *Mimon* (ORTEGA; ARITA, 1997), *Platyrrhinus* (FERRELL; WILSON, 1991), *Myotis* (MORATELLI, 2009), *Eumops* (EGER, 1977). Outras chaves compreendem vários táxons de uma mesma região, como por exemplo para o Rio Grande do Sul (SILVA; FALLAVENA, 1985), Londrina, (estado do Paraná) (REIS *et al*., 1993) e parte da Amazônia central (LÒPEZ-BAUCELLS *et al*., 2016); ou ainda, do Brasil (REIS *et al.*, 2017; VIZOTTO; TADDEI, 1973) e da América do Sul (GARDNER, 2008).

Principais coleções do Brasil

O histórico das coletas de exemplares biológicos remonta ao início do século XIX desde a implementação dos "gabinetes de curiosidades" da nobreza europeia, que tornaram-se os precursores das maiores coleções e museus distribuídos pelo mundo (ZAHER; YOUG, 2003). No Brasil, a primeira coleção zoológica parece ter sido iniciada no ano de 1818, quando foi fundada, por Dom João VI, a Casa dos Pássaros, que deu origem ao atual Museu Nacional do Rio de Janeiro - MNRJ (SEREJO, 2020; ZAHER; YOUG, 2003) cujo acervo é composto por mais de meio milhão de espécimes, sendo 80 mil representantes da mastofauna brasileira (SEREJO, 2020). Hoje, o Museu Nacional do Rio de Janeiro, o Museu Paraense Emílio Goeldi, criado em 1866 e o Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – MZUSP, criado em 1886, abrigam os maiores acervos contendo testemunhos da biodiversidade do Brasil.

De acordo com Vivo *et al.* (2014), existem cinco tipos principais de coleções zoológicas, a saber: i) sistemática; ii) de pesquisa; iii) de referência; iv) didática; v) expositiva. Embora cada qual tenha funções e usos específicos, ainda que não exclusivos, todos os tipos de coleção têm igual importância em relação à ciência e à divulgação científica e ao conhecimento e preservação da diversidade biológica.

O Brasil possui algumas dezenas de acervos, sendo algumas coleções abrigadas em importantes museus, como os três maiores aqui já mencionados e também o Museu de História Natural Capão da Imbuia (Curitiba, Paraná), o Museu de Biologia Professor Mello Leitão (Santa Teresa, Espírito Santo) e o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Manaus, Amazonas) (GREGORIN; PAVAN, 2018).

Gregorin e Pavan (2018) apontam, para uma estimativa conservadora, que existam cerca de 135 mil espécimes depositados nas coleções brasileiras, representando as 181 espécies de morcegos que ocorrem no país. Estes autores pesquisaram 41 instituições e disponibilizaram uma lista com dados de localização e contato, que apresentamos de forma adaptada na Tabela 2. A grande maioria destas instituições estão abertas à visitação e/ou fazem empréstimo de material, além de disponibilizarem acesso aos dados informatizados de 80% das coleções (GREGORIN; PAVAN, 2018).

Os acervos podem ser incrementados tanto por pesquisadores, por meio de projetos de pesquisa acadêmica, como por meio de estudos relacionados ao licenciamento ambiental, doações e permutas, entre outros (VIVO *et al*., 2014). Informações valiosas para estudos de taxonomia, história natural, evolução, filogenia e filogeografia, biologia reprodutiva, biomolecular, ecologia, entre tantas outras possibilidades, podem ser obtidas

Tabela 2. Relação das instituições que possuem coleções de morcegos no Brasil e suas localizações. Fonte: Adaptada de GREGORIN e PAVAN, 2018.

Coleção	Cidade/Estado
Coleção de Morcegos, Laboratório de Biologia e Conservação de Morcegos, Universidade de Brasília (UnB)	Brasília, Distrito Federal
Laboratório de Biodiversidade Animal	Jataí, Goiás
Universidade Anhanguera-Uniderp	Campo Grande, Mato Grosso do Sul
Coleção Zoológica de Referência da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (UFMS)	Campo Grande, Mato Grosso do Sul
Coleção de Mamíferos da UNEMAT	Nova Xavantina, Mato Grosso
Coleção de Mamíferos da UFMT	Cuiabá, Mato Grosso
Coleção de Mamíferos do Instituto Nacional de Pesquisa na Amazônia	Manaus, Amazonas
Coleção Mastozoológica do Museu Paraense Emílio Goeldi	Belém, Pará
Coleção Referência da Mastofauna de Rondônia	Porto Velho, Rondônia
Coleção Mastozoológica da UFAC	Rio Branco, Acre
Zoneamento Ecológico e Econômico do Acre-Mamíferos	Rio Branco, Acre

Coleção	Cidade/Estado
Coleção de Mastozoologia do Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá	Macapá, Amapá
Coleção de Mamíferos do Museu de História Natural da UFAL	Maceió, Alagoas
Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Sergipe (UFS)	Aracaju, Sergipe
Coleção de Mamíferos da Universidade Federal da Paraíba (UFPB)	João Pessoa, Paraíba
Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Pernambuco (UFPE)	Recife, Pernambuco
Coleção de Mamíferos Alexandre Rodrigues Ferreira, Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC)	Ilhéus, Bahia
Universidade Federal do Piauí Universidade Federal do Piauí (UFPI)	Teresina, Piauí
Coleção do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (UFPR)	Curitiba, Paraná
Coleção de Mamíferos do Museu de História Natural Capão da Imbuia	Curitiba, Paraná
Coleção de Mamíferos do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica (PUC)	Porto Alegre, Rio Grande do Sul
Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul	Porto Alegre, Rio Grande do Sul
Coleção Mastozoológica, Museu de Ciências Naturais da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRS)	Porto Alegre, Rio Grande do Sul
Coleção de Mamíferos do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina	Londrina, Paraná
Fundação Universidade Regional Blumenau	Blumenau, Santa Catarina
Coleção de Mamíferos da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC)	Florianópolis, Santa Catarina
Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES)	Vitória, Espírito Santo
Coleção de Mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica (PUC)	Belo Horizonte, Minas Gerais
Museu de Zoologia João Moojen, Universidade Federal de Viçosa (UFV)	Viçosa, Minas Gerais
Coleção de Mamíferos da Universidae Federal de Lavras (UFLA)	Lavras, Minas Gerais
Mastozoologia, Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)	Belo Horizonte, Minas Gerais
Coleção de Mamíferos, Museu de Biologia Professor Mello Leitão	Santa Teresa, Espírito Santo
Coleção de Mamíferos, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)	Rio de Janeiro, Rio de Janeiro
Laboratório de Diversidade de Morcegos, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ)	Seropédica, Rio de Janeiro
Coleção ALP do Laboratório de Mastozoologia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ)	Seropédica, Rio de Janeiro
Laboratório de Chiroptera, Departamento de Zoologia e Botânica da Universidade Estadual Paulista (UNESP)	São José do Rio Preto, São Paulo
Laboratório de Chiroptera, Universidade Estadual Paulista (UNESP)	Araçatuba, São Paulo

Coleção	Cidade/Estado
Mastozoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (USP)	São Paulo, São Paulo
Coleção de Mamíferos, Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)	Campinas, São Paulo
Coleção do Laboratório de Mamíferos, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (ESALQ/USP)	Piracicaba, São Paulo

a partir das coleções biológicas.

Dessa forma, Pavan e Gregorin (2019) apresentam recomendações para coleta, preparo e preservação de espécimes para coleções científicas e amostras de tecido para investigações moleculares, as quais devem ser observadas visando possibilitar um melhor aproveitamento científico das informações acerca de um espécime ou amostra. É importante que sejam registrados dados consistentes e os mais completos possíveis sobre a espécie e o ambiente de coleta. Isso porque a perda de habitat advinda de ações antrópicas é cada vez mais acentuada no território nacional. Tal situação afeta, potencialmente, uma caracterização das condições originais a posteriori (PAVAN; GREGORIN, 2019).

Agradecimentos

Agradecemos aos organizadores pela oportunidade de contribuir com essa importante obra sobre a vida no incrível mundo subterrâneo. Ao Robson de Almeida Zampaulo e ao Xavier Prous, agradecemos as riquíssimas contribuições. Também agradecemos ao Robson, Xavier, Diego e à Daniele Pedrosa a cessão de lindas fotos para ilustrar nosso capítulo.

Referências

AGUIAR, L. M. S; BERNARD, E.; MACHADO, R. B. Habitat use and movements of *Glossophaga soricina* and *Lonchophylla dekeyseri* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a Neotropical savannah. **Zoologia**, [*s.l.*], v. 31, n. 3, p. 223-229, 2014.

AHLÉN, I.; BAAG, H. J. Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring. **Acta Chiropterologica**, [*s.l.*], v. 1, n. 2, p. 137-150, 1999.

ALLEN, A. A. Banding bats. **Journal of Mammalogy**, [*s.l.*], v. 2, n. 2, p. 53-57, 1921.

AMMERMAN, L. K; MCDONOUGH, M.; HRISTOV, N. I.; KUNZ, T. H. Census of the endangered Mexican long-nosed bat *Leptonycteris nivalis* in Texas, USA, using thermal imaging. **Endang Species Res**, [*s.l.*], v. 8, p. 87-92, 2009.

ARIAS-AGUILAR, A.; HINTZE, F.; AGUIAR, L. M. S.; RUFRAY, V.; BERNARD, E.; PEREIRA, M. J. R. Who's calling? Acoustic identification of Brazilian bats. **Mammal Res.**, [*s.l.*], v. 63, p. 231-253, 2018.

ARITA, H. T. Conservation biology of the caves bats of México. **Journal of Mammalogy**, [*s.l.*], v. 74, n. 3, p. 693-702, 1993.

ARITA, H. T. The conservation of cave-roosting bats in Yucatan, Mexico. **Biol. Conserv.**, [*s.l.*], v. 76, p. 177-185, 1996.

ARNONE, I. S. **Estudo da comunidade de morcegos na área cárstica do Alto Ribeira, SP: uma comparação com 1980**. Orientadora: Eleonora Trajano. 2008. 121 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2008.

AVILA-FLORES, R.; MEDELLÍN, R. A ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. **Journal of Mammalogy**, v. 85, n. 4, p. 675-687, 2004.

BAHIA, G, R.; FERREIRA, R. L. Influência das características físicoquímicas e da matéria orgânica de depósitos recentes de guano de morcego na riqueza e diversidade de invertebrados de uma caverna calcária. **Revista Brasileira de Zoociências**, [*s.l.*], v. 7, n. 1, p. 168-180, 2005.

BARROS, R. S. M.; BISAGGIO, E. L.; BORGES, R. C. Morcegos (Mammalia, Chiroptera) em fragmentos florestais urbanos no município de Juiz de Fora, Minas Gerais, Sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 6, n. 1, p. 1-6, 2006.

BARROS, M. A. S.; LUZ, J. L.; ESBÉRARD, C. L. Situação atual da marcação de morcegos no Brasil e perspectivas para a criação de um programa nacional de anilhamento. **Chiroptera Neotropical**, [*s.l.*], v. 18, n. 1, p. 1074-1088, 2012.

BARROS, J. D. S.; BERNARD, E.; FERREIRA, R. L. Ecological preferences of Neotropical cave bats in roost site selection and their implications for conservation. **Basic and Applied**

Ecology, [*s.l.*], v. 45, n. 1439-1791, p. 31-41, 2020.

BERNARD, E.; TAVARES, V. C.; SAMPAIO, E. Compilation of bat species (Chiroptera) for the Brazilian Amazonia. **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 11, n. 1, p. 35-46, 2011. Disponível em: http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1/en/abstract?article+bn00611012011. Acesso em: 22 jun. 2020.

BERNARD, E.; FENTON, M. B. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in central Amazonia, Brazil**. Biotropica**, [*s.l.*], v. 35, n. 2, p. 262-277, 2003.

BERNARD, E.; MACHADO, R. B.; AGUIAR, L. M. S. Discovering the Brazilian bat fauna: a task for two centuries?. **Mammal Rev.**, [*s.l.*], v. 41, n. 1, p. 23-39, 2011.

BIANCONI, G. V.; MIKICH, S. B.; PEDRO, W. A. Movements of bats (Mammalia, Chiroptera) in Atlantic Forest remnants in southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 23, n. 4, p. 1199-1206, 2004.

BIANCHONI, G. V.; STRAUBE, F. C. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes de neblina. *In*: ENCONTRO BRASILEIRO PARA O ESTUDO DE QUIRÓPTEROS, 4, RS. **Anais** [...]. RS: Museu de Ciências e Tecnologia: UBEA/PUCRS, 2003. Publicação Especial, n. 2, p. 53.

BRASIL. Conselho Federal de Biologia. **Resolução n° 301, de 8 de dezembro de 2012**. Disponível em: http://www.crbio05.gov.br/imagens/legislacao/resolucao-no-301-de-8-de-dezembro-de-2012.pdf. Acesso em: 22 jun. 2020.

BRASIL. Conselho Federal de Medicina Veterinária. **Resolução nº 1000, de 11 de maio de 2012**. Disponível em: http://portal.cfmv.gov.br/lei/index/id/326. Acesso em: 22 jun. 2020.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Portaria n. 148, de 07 de junho de 2022. [Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção]**. Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil, Poder Executivo, Brasília, DF, Seção 1, p. 74, 08 de junho de 2022. Disponível em: https://www.in.gov.br/en/web/dou/-/portaria-mma-n-148-de-7-de-junho-de-2022-406272733.

CEBALLOS, G.; MEDELLIN, R. A. Diclidurus albus. **Mamm. Species**, [*s.l.*], v. 316, p. 1-4, 1988.

CECAV. CENTRO NACIONAL DE PESQUISA E CONSERVAÇÃO DE CAVERNAS. **Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas - CANIE**. Brasília: CECAV, 2021. Disponível em: https://www.icmbio.gov.br/cecav/canie.html. Acesso em: 7 de maio 2022.

CONSTANTINE, D. G. An automatic bat collecting device. **Journal of Wildlife Management**, [*s.l.*], v. 22, n. 1, p. 17-22, 1958.

CORDERO-SCHMIDT, E.; MEDEIROS-GUIMARÃES, M.; VARGAS-MENA, J. C.; CARVALHO, B.; FERREIRA, R. L.; RODRIGUEZ-HERRERA, B.; VENTICINQUE, E. M. Are leaves a good option in Caatinga's menu? First record of folivory in Artibeus planirostris (Phyllostomidae) in the semiarid forest, Brazil. **Acta Chiropterol**, v. 18, n. 2, p. 489-497, 2016.

DESSEN, E. M. B.; ESTON, V. R.; SILVA, M. S.; BECK, M. T. T.; TRAJANO, E. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. **Ciência e Cultura**, [*s.l.*], v. 32, n. 6, p. 714-725, 1980.

EGER, J. L. **Systematics of the genus Eumops (Chiroptera: Molossidae)**. [*S.l.*]: Royal Ontario Museum, 1977. p. 1-69. (Life Science Contributions, v. 110).

ELLIOTT, W. R.; KAUFMANN, J. E.; SAMORAY, S. T.; GARDNER, S. E. The MDC Method: Counting bats with infrared video. *In*: NATIONAL CAVE AND KARST MANAGEMENT SYMPOSIUM. **Proceedings** […]. [*S.l.: s.n.*], 2005. p.147-153.

ESQUIVEL, D. A.; PEÑA, S.; AYA-CUERO, C.; TAVARES, V. Bats and termite nests: roosting ecology of *Lophostoma brasiliense* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Colombia. **Mastozoología Neotropical**, v. 27, n. 1, p. 72-80, 2020.

FENTON, M. B.; TENNANT, D. C.; WYSZECKI, J. Using Echolocation Calls to Measure the Distribution of Bats: The Case of Euderma maculatum. **Journal of Mammalogy**, [*s.l.*], v. 68, n. 1, p. 142-144, 1987.

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Diversity of Spiders Associated with Bat Guano Piles in Morrinho Cave (Bahia State, Brazil). **Diversity and Distributions**, [*s.l.*], v. 4, p. 235-241, 1998.

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Trophic Structure and Natural History of Bat Guano Invertebrate Communities with Special Reference to Brazilian Caves. **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 12, n. 2, p. 231-59, 1999.

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P.; YANEGA, D. Ecology of bat guano arthropod communities in a brazilian dry cave. **Ecotropica**, [*s.l.*], v. 6, n. 2, p. 105-116, 2000.

FERREIRA, R. L.; PROUS, X.; MARTINS, R. P. Structure of bats guano communities in a dry Brazilian cave. **Tropical Zoology**, [*s.l.*], v. 20, p. 55-74, 2007.

FERREIRA, R. L.; MARTINS, R. P. Mapping subterranean resources: The cave invertebrates distribution as indicator of food availability. **Revista Brasileira de Zoociências**, [*s.l.*], v. 11, n. 2, p. 119-127, 2009.

FERRELL, C. S.; WILSON, D. E. Platyrrhinus helleri. **Mamm. Species**, [*s.l.*], v. 373, p. 1-5, 1991.

FRITSCH, G.; BRUCKNER, A. Operator bias in software-aided bat call identification. **Ecology and Evolution**, [*s.l.*], v. 4, n. 13, p. 2703-2713, 2014.

FUREY, N.; RACEY, P. A. Conservation ecology of cave bats. *In*: VOIGT, C. C.; KINGSTON, T. (eds.). **Bats in the Anthropocene**:

Conservation of bats in a changing world. [S. l.]: Springer Open, 2016. 606 p.

GARDNER, A. L. **Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats**. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 2008. v. 1, 669 p.

GARBINO, G. S. T.; LIM, B. K.; TAVARES, V. C. Systematics of big-eyed bats, genus *Chiroderma* Peters, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae). **Zootaxa**, [*s.l.*], v. 4846, n. 1, p. 1-93, 2020.

GARBINO, G. S. T.; GREGORIN, R.; LIMA LOUREIRO, I. P. L.; MORAS, L. M.; MORATELLI, R.; NOGUEIRA, M. R.; PAVAN, A. C.; TAVARES, V. C.; PERACCHI, A. L. **Updated checklist of Brazilian bats: versão 2020**. [*S.l.*]: Comitê da Lista de Morcegos do Brasil: Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros, 2020. Disponível em: https://www.sbeq.net/lista-de-especies. Acesso em: 04 out. 2020.

GIANNINI, N. P.; BARQUEZ, R. M. Sturnira erythromos. **Mamm. Species**, [*s.l.*], v. 729, p.1-5, 2003.

GIBERT, J.; DEHARVENG, L. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. **Bioscience**, [*s.l.*], v. 52, p. 473-481, 2002.

GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Guano communities in tropical caves. *In*: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (eds.). **Subterranean Ecosystems**. Amsterdã: Elsevier, 2000. p. 251-268.

GOMES, M. N; UIEDA, W. Abrigos diurnos, composição de colônias, dimorfismo sexual e reprodução do morcego hematófago *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy) (Chiroptera, Phyllostomidae) no Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 21, n. 3, p. 629-638, 2004.

GOMES, A. M.; SILVA, L. H. D.; TAVARES, V. C. Morcegos associados a ecossistemas ferruginosos de Minas Gerais. *In*: CARMO, F. F.; KAMINO, L. H. Y. (eds.). **Geossistemas ferruginosos do Brasil**: áreas prioritárias para conservação da diversidade geológica e biológica, patrimônio cultural e serviços ambientais. Belo Horizonte: 3i, 2015. 552 p.

GREGORIN, G.; PAVAN, A. C. O. **Comitê de coleções científicas**. [*S.l.*]: SBEQ, 2018. v. 1. Disponível em: http://www.sbeq.net/colec. Acesso em: 29 set. 2020.

GREGORIN, R.; TADDEI, V. A. Chave artificial para a identificação de Molossídeos brasileiros (Mammalia, Chiroptera). **J. Neotrop. Mammal.**, [*s.l.*], v. 9, n. 1, p. 13-32, 2002.

GUIMARÃES, M. M.; FERREIRA, R. L. Morcegos cavernícolas do Brasil: novos registros e desafios para conservação. **Revista Brasileira de Espeleologia**, [*s.l.*], v. 2, n. 4, 2014.

HINTZE, F.; ARIAS-AGUILAR, A.; AGUIAR, L. M. S.; RAMOS PEREIRA, M. J.; BERNARD, E. Uma nota de precaução sobre a identificação automática de chamados de ecolocalização de morcegos no Brasil. **Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia**, [*s.l.*], v. 77, p. 163-171, 2016.

JACOB, A. A.; RUDRAN, R. Radiotelemetria em estudos populacionais. *In*: CULLEN, J. R.; RUDRAN, R.; VALLADARES-PADUA, C. (ed.). **Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo de vida silvestre**. Curitiba: UFPR, 2003. p. 285-342.

JAFFÉ, R.; PROUS, X.; CALUX, A.; GASTAUER, M.; NICACIO, G.; ZAMPAULO, R.; SOUZA-FILHO, P. W. M.; OLIVEIRA, G.; BRANDI, I. V.; SIQUEIRA, J. O. Conserving relics from ancient underground worlds: assessing the influence of cave and landscape features on obligate iron cave dwellers from the Eastern Amazon. **PeerJ**, [*s.l.*], v. 6, p. e4531, 2018.

JENNINGS, N.; PARSONS, S.; POCOCK, M. J. O. Human vs. machine: identification of bat species from their echolocation calls by humans and by artificial neural networks. **Canadian Journal of Zoology**, [*s.l.*], v. 86, n. 5, p. 371-377, 2008.

JONES JR., J.; HOOD, C. S. A synopsis of South American bats of the family Emballonuridae. **Occasional Papers the Museum Texas Tech University**, [*s.l.*], v. 155: p. 1-31, 1993.

KALKO, E. K. V. Diversity in tropical bats. *In*: ULRICH, H. (ed.). Tropical biodiversity and systematics. *In*: International Symposium on Biodiversity and Systematics in tropical ecosystems. 1997, Bonn. **Proceeding** […]. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 1997. p. 13-43.

KUNZ, T. H. Roosting ecology. *In*: KUNZ, T. H. (ed.). **Ecology of bats**. New York; London: Plenum Press, 1982.

KUNZ, T. H.; KURTA, A. Capture methods and holding devices. *In*: KUNZ, T. H. (ed.). **Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1988. p. 1-30.

KUNZ, T. H.; LUMSDEN, L. F. Ecology of cavity and foliage roosting bats. *In*: KUNZ, T. H.; FENTON, M. B. (eds.). **Bat Ecology.** Chicago: The University of Chicago Press, 2003.

KUNZ, T. H.; HODGKINSON, R.; WEISE, C. D. Methods of capturing and handling bats. *In*: KUNZ, T. H.; PARSONS, S. (ed.). **Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats**. 2nd ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2009. p. 3-35.

KUNZ, T. H.; WEISE, C. D. Methods and Devices for Marking Bats. *In*: KUNZ, T. H.; PARSONS, S. (ed.). **Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats**. 2nd ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2009. p. 36-56.

LASSIEUR, S.; WILSON, D. E. *Lonchorhina aurita*. **Mamm. Species**, [*s.l.*], v. 374, p. 1-4, 1989.

LEMEN, C.; FREEMAN, P. W.; WHITE, J. A.; ANDERSEN, B. R. The

Problem of Low Agreement among Automated Identification Programs for Acoustical Surveys of Bats. **Western North American Naturalist**, [*s.l.*], v. 75, n. 2, p. 218-225, 2015.

LOPEZ-BAUCELLS, A.; ROCHA, R.; BOBROWIEC, P.; BERNARD, E.; PALMEIRIM, J.; MEYER, C. **Field Guide to Amazonian Bats**. Manaus, Brazil: National Institute of Amazonian Research, 2016.

LOURENÇO, E. C. **Marcação - recaptura de morcegos: relevância e exemplos de estudos ecológicos**. Orientador: Carlos Eduardo Lutosa Esbérard. 2011. 96 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2011.

MELLO, M. A. R. Radiotelemetria aplicada a estudos sobre morcegos. *In*: REIS, N. L.; PERACCHI, A. L.; ROSSANEIS, B. K.; FREGONEZI, M. N. (ed.). **Técnicas de estudo aplicadas aos mamíferos silvestres brasileiros**. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2010. p. 70-88.

MENON, A. M.; PEREIRA, M. J. R.; AGUIAR, L. M. S. Are automated acoustic identification software reliable for bat surveys in the Neotropical region?. **PeerJ**, [*s.l.*], v. 6, p. e26712v4, 2018. Preprint.

MORAS, L. M; GREGORIN, R.; SATTLER, T.; TAVARES, V. C. Uncovering the diversity of dog-faced bats of the genus Cynomops(Chiroptera: Molossidae), with the redescription of C. milleri and the description of two new species. **Mammalian Biology**, [*s.l.*], v. 89, p. 37-51, 2018.

MORATELLI, R. **Chave artificial para identificação das espécies de *Myotis* Kaup, 1829 reconhecidas para o Brasil**. Rio de Janeiro: Fiocruz, 2009. Programa de Biodiveridade e Saúde.

MORATELLI, R.; DIAS, D. A new species of nectar-feeding bat, genus *Lonchophylla*, from the Caatinga of Brazil (Chiroptera, Phyllostomidae). **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 514, p. 73-91, 2015.

NAGORSEN, D. W.; PETERSON, R. L. **Mammal collectors: manual**. Toronto: Life Sciences Miscellaneous Publications: Royal Ontario Museum, 1980. p. 79.

OLIVEIRA, H. F. M.; OPREA, M. DIAS, R. I. Distributional Patterns and Ecological Determinants of Bat Occurrence Inside Caves: A Broad Scale Meta-Analysis. **Diversity**, [*s.l.*], p. 1-14, 2018.

OLIVEIRA, N. Y. K. **Estrutura de comunidade, reprodução e dinâmica populacional de morcegos (Mammalia, Chiroptera) na Reserva Natural do Salto Morato**, **Guaraqueçaba, Paraná**. Orientador: Fernando de Camargo Passos. 2010. 109 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2010.

ORTEGA, J.; ARITA, H. T. Mimon bennettii. **Mamm. Species**, [*s.l.*], v. 549, p. 1-4, 1997.

OTÁLORA-ARDILA, A.; TORRES, J. M.; BARBIER, E.; PIMENTEL, N. T.; LEAL, E. S. B.; BERNARD, E. Thermally-assisted monitoring of bat abundance in an exceptional cave in Brazil's Caatinga drylands. **Acta Chiropterologica**, [*s.l.*], v. 21, n. 2, p. 411-423, 2019.

PACHECO, S. M. Técnicas de campo empregadas no estudo de quirópteros. **Caderno La Salle XI**, Canoas, v. 2, n. 1, p. 280, 2004.

PALMEIRIM, J. M.; RODRIGUES, L. **Plano nacional de conservação de morcegos cavernícolas**: e**studos de biologia e conservação da natureza**. Lisboa: Serviço Nacional de Parques, Reservas e Conservação da Natureza. 1992. n. 8.

PALMEIRIM, J. M.; RODRIGUES, L. The 2-minute harp trap for bats. **Bat Research News**, [*s.l.*], v. 34, n. 2-3, p. 60-64, 1993.

PAVAN, A. C. O.; GREGORIN, G. Recomendações para coleta, preparo e preservação de espécimes para coleções científicas e amostras de tecido para investigações moleculares. *In*: GREGORIN, G.; PAVAN, A. C. O. **Comitê de Coleções Científicas**. [*S.l.*]: SBEQ, 2019. v. 1. Disponível em: http://www.sbeq.net/colec. Acesso em: 29 set. 2020.

PEDRO, W. A.; PASSOS, F. C. Occurence and food habits of some bat species from the Linhares Forest Reserve. **Bat Res. News**, Espírito Santo, v. 36, p. 1-2,1995.

PERACCHI, A. L.; NOGUEIRA, M. R. Métodos de captura de quirópteros em áreas silvestres. *In*: REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; ROSSANEIS, B. K.; FREGONEZI, M. N. (org.). **Técnicas de estudos aplicados aos mamíferos silvestres brasileiros**. 2. ed. Rio de Janeiro: Technical Books, 2014, p. 43-59.

PEREIRA, J. S. B. **Ecologia e conservação de morcegos (chiroptera) em cavernas no sudeste do Tocantins, Brasil**. Orientador: Rodrigo Lopes Ferreira. 2018. 77 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, 2018.

PIMENTEL, N. T., DA ROCHA, P. A., PEDROSO, M. A.; BERNARD, E. Estimates of insect consumption and guano input in bat caves in Brazil. **Mamm Res**, [*s.l.*], Mar. 2022. DOI: 10.1007/s13364-022-00629-3.

POULSON, T. L. Bat guano ecosystems. **Bulletin of the National Speleological Society**, [*s.l.*], v. 34, p. 55-59, 1972.

POWELL, R. A.; MITCHELL, M. S. What is a home range?. **Journal of Mammalogy**, [*s.l.*], v. 93, n. 4, p. 948-958, 2012.

REIS, N. R.; MULLER, M. F.; SOARES, E. S.; PERACCHI, A. L. Lista e chave de quirópteros do Parque Estadual Mata dos Godoy e arredores. **Semina**, Londrina, PR, v. 14, n. 2, p. 120-126, 1993.

REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A.; LIMA, I. P. **Morcegos dos Brasil**. Londrina, PR: [*s.n.*], 2007. 256 p.

REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; ROSSANEIS, B, K.; FREGONEZI, M. N. **Técnicas de estudos aplicadas aos mamíferos silvestres**

brasileiros. Rio de Janeiro: Technical Books, 2014. 317 p.

REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; BATISTA, C. B.; LIMA, I. P.; PEREIRA, A. D. **História natural dos morcegos brasileiros: chave de identificação de espécies**. Rio de Janeiro: Technical Books, 2017. 416 p.

REIS, A. S. ***Anoura geoffroyi* Gray, 1838: História natural de duas colônias associadas a cavernas localizadas no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, Brasil**. Orientadora: Sônia Aparecida Talamoni. 2018. 125 f. Dissertação (Mestrado em Biologia de Vertebrados) - Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2018.

RIBEIRO, M. S.; TAVARES, V. C.; PROUS, X.; TALAMONI, S. A. **Uso de habitat pelo Smoky bat *Furipterus horrens* em mosaicos de Floresta Amazônica fragmentada e continua**. Dissertação (Mestrado) - Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2019.

ROCHA, A.; BICHUETTE, M. E. Influence of abiotic variables on the bat fauna of a granitic cave and its surroundings in the state of São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 16, n. 3, p. e20150032, 2016.

RODRÍGUEZ-DURÁN, A.; SOTO-CENTENO, J. A. Temperature selection by tropical bats roosting in caves. **Journal of Thermal Biology**, [*s.l.*], v. 28, p. 465-468, 2003.

ROSADA, T. R.; MENDES, B. V.; BICHUETTE, M. E.; AZEVEDO, C. S. Morcegos (Chiroptera, Mammalia) que utilizam cavidades naturais antropizadas na região de Ouro Preto, Minas Gerais. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE ESPELEOLOGIA, 33, 2015. Eldorado. **Anais** [...]. Campinas: SBE, 2015. p. 135-147. Disponível em: http://www.cavernas.org.br/anais33cbe/33cbe_135-147.pdf. Acesso em: jun. 2020.

RUSCHI, A. Os morcegos das grutas do Limoeiro em Castelo, Monte Líbano em Cachoeiro do Itapemirim e de Itaúnas, em Morro d'Anta, em Conceição da Barra. Grutas de Inverno, Verão e Acidentais. Coabitação. O banho. Morcegário e criação em cativeiro. Pesquisas sobre Corpúsculos de Negri. **Boletim do Museu de Biologia Prof. Mello-Leitão**, [*s.l.*], n. 9 A, p. 1-88, 1952.

RUSSO, D.; VOIGT, C. C. The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring: A cautionary note for a sound analysis. **Ecological Indicators**, [*s.l.*], v. 66, p. 598-602, 2016.

RYDELL, J.; NYMAN, S.; EKLÖF, J.; JONES, G.; RUSSO, D. Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: A request for prudence. **Ecological Indicators**, [*s.l.*], v. 78, p. 416-420, 2017.

SANTANA, R. S. **História natural e padrão de atividade de *Phyllostomus elongatus* (chiroptera: Phyllostomidae)**. Orientadora: Sônia Aparecida Talamoni. 2006. 64 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia de Vertebrados) - Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2006.

SEREJO, C. **Museu Nacional: panorama dos acervos: passado, presente e futuro**. Rio de Janeiro: Museu Nacional: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2020. Dados eletrônicos. (Série Livro Digital, 18). ISBN 978-65-5729-002-6.

SHELLEY, V.; KAISER, S.; SHELLEY, E.; WILLIAMS, T.; KRAMER, M.; HAMAN, K.; KEEL, K.; BARTON, A. H. Evaluation of strategies for the decontamination of equipment for Geomyces destructans, the causative agent of White-Nose Syndrome (WNS). **Journal of Cave and Karst Studies**, [*s.l.*], v. 75, n. 1, p. 1-10, 2013.

SHUMP JR., K. A.; SHUMP, A. U. *Lasiurus borealis*. **Mammalian Species**, [*s.l.*], v. 183, p. 1-6, 1982.

SILVA, F.; FALLAVENA, M. A. **Guia para determinação de morcegos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Martins Livreiro, 1985.

SILVA, M. S.; MARTINS, R. P; FERREIRA, R. L. Trophic Dynamics in a Neotropical Limestone Cave. **Subterranean Biology**, [*s.l.*], v. 9, p. 127-138, 2011.

SIMMONS, N. B. A new species of Micronycteris (Chiroptera: Phyllostomidae) from Northeastern Brazil, with comments on phylogenetic relationships. **American Museum Novitates**, [*s.l.*], v. 3158, p. 1-34, 1997.

SOUZA, E. P.; BARBOSA, M. V. M. Coleções Zoológicas: o Museu de Zoologia e Taxidermia Jose Hidasi da Universidade Estadual do Tocantins. **Revista Extensão**, [*s.l.*], v. 4, n. 2, 2020.

STEBBINGS, R. E. Ringing and marking. *In*: MITCHELL-JONES, A. J.; MCLEISH, A. P. (ed.). **Bat Workers' Manual**. 3rd ed. [*S.l.*]: Joint Nature Conservation Comitee, 2004. p. 59-62.

TAVARES, V. C.; PALMUTI, C. F.; GREGORIN, R.; DORNAS, T. T. Morcegos. *In*: MARTINS, F. D.; CASTILHO, A.; ROLIM, S. **Fauna da floresta nacional de Carajás: estudos sobre vertebrados terrestres**. [*S.l.*]: Nitro Editorial, 2012. Disponível em: https://www.icmbio.gov.br/portal/images/Carajas.pdf. Acesso em: 22 jun. 2020.

TORRES, D. F.; BICHUETTE, M. E. Morcegos cavernícolas depositados na coleção científica do laboratório de estudos subterrâneos, UFSCAR. **Espeleo-Tema**, [*s.l.*], v. 29, n. 1, 2019.

TRAPIDO, H.; CROWE, P. E. The Wing in the method in the study of the travels of bats. **Journal of Mammalogy**, [*s.l.*], v. 27, p. 224-226, 1946.

TRAJANO, E. Ecologia de populações de morcegos cavernícolas em uma região cárstica do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, [*s.l.*], v. 2, n. 5, p. 255-320, 1985.

TRAJANO, E. Protecting caves for bats or bats for the caves?.

Chiroptera Neotropical, Brasília, v. 1, n. 2, p. 19-22, 1995.

TRAJANO, E. Movements of cave bats in South Eastem Brazil, with emphasis on the population ecology of the common vampire bat, Desmodus rotundus (Chiroptera). **Biotropica**, [*s.l.*], v. 28, n. 1, p. 121-129, 1996.

TRAJANO, E.; GIMENEZ, E. A. Bat community in a cave eastern Brasil, including a new record of Lionycteris (Phyllostomidae, Glossophaginae). **Studies on Neotropical Fauna & Environment**, [*s.l.*], v. 33, n. 2, p. 69-75, 1998.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. **Biologia Subterrânea**. São Paulo: RedeSpeleo Brasil, 2006.

TREVELIN, L. C.; SILVEIRA, M.; PORT-CARVALHO, M.; HOMEM, D. H.; CRUZ-NETO, A. P. Use of space by frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a restored Atlantic Forest fragment in Brazil. **Forest Ecology and Management**, [*s.l.*], v. 291, p. 136-143, 2013.

VARGAS-MENA, J. C.; CORDERO-SCHMIDT, E.; RODRIGUEZ-HERRERA, B.; MEDELLÍN, R. A.; BENTO, D. M.; VENTICINQUE, E. M. Inside or out?: Cave size and landscape effects on cave-roosting bat assemblages in Brazilian Caatinga caves. **Journal of Mammalogy**, [*s.l.*], v. 20, n. 10, p. 1-12, 2020.

VELAZCO, P. M.; SOTO-CENTENO, J. A.; FLECK, D. W.; VOSS, R. S.; SIMMONS, N. B. A New Species of Nectar-Feeding Bat of the Genus *Hsunycteris* (Phyllostomidae: Lonchophyllinae) from Northeastern Peru. **American Museum Novitates**, [*s.l.*], v. 3881, n. 3881, p. 1-26, 2017.

VIZOTTO, L. D.; TADDEI, V. A. Chave para a determinação de quirópteros brasileiros. **Bol. Ci. Fac. Fil.**, São José do Rio Preto, n. 1, p. 1-73, 1973.

VIVO, M; SILVEIRA, L. F.; NASCIMENTO, F. O. Reflexões sobre coleções zoológicas, sua curadoria e a inserção dos Museus na estrutura universitária brasileira. **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, v. 45, p. 105-113, 2014. Especial.

VOSS, R. S.; FLECK, D. W.; STRAUSS, R. E.; VELAZCO, P. M.; SIMMONS, N. B. Roosting ecology of amazonian bats: evidence for guild structure in hyperdiverse mammalian communities. **American Museum Novitates**, n. 3870, p. 1-43, 2016.

WALTERS, C. L.; COLLEN, A.; LUCAS, T.; MROZ, K.; SAYER, C. A.; JONES, K. E. Challenges of Using Bioacoustics to Globally Monitor Bats. *In*: ADAMS, R.; PEDERSEN, S. (ed.). **Bat Evolution, Ecology, and Conservation**. New York, NY: Springer, 2013.

WEBSTER, W. D. Systematics and evolution of bats of the genus *Glossophaga*. **Special Publications: The Museum Texas Tech University**, Lubbock, v. 36, n. 1, p. 1-184, 1993.

ZAHER, H.; YOUNG, P. S. As coleções zoológicas brasileiras: panorama e desafios. **Ciência e Cultura**, [*s.l.*], v. 55, n. 3, 2003.

ZORTÉA, M.; BASTOS, N. A.; ACIOLI, T. C. The bat fauna of the Kararaô and Kararaô Novo caves in the area under the influence of the Belo Monte hydroelectric dam, in Pará, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, [*s.l.*], v. 75, n. 3, p. 168-173, 2015.

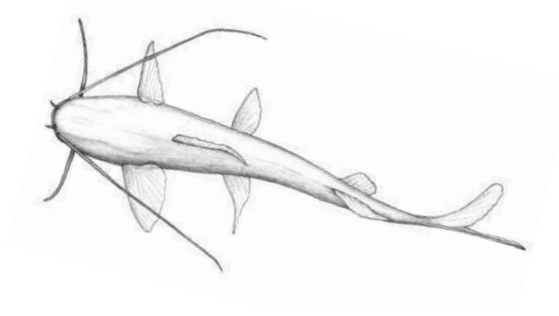
Fotos: Robson de Almeida Zampaulo

Rhamdiopsis sp.
Maria Elina Bichuette

27

Peixes

MARIA ELINA BICHUETTE
Laboratório de Estudos Subterrâneos - LES
Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva
Universidade Federal de São Carlos - UFSCar



Introdução geral

O Brasil desponta como um país rico em cavidades naturais subterrâneas, com mais de 22.000 cavernas cadastradas oficialmente (CECAV, 2021). Além das cavernas, que desenvolvem-se em diferentes tipos de rocha ou sedimentos (calcários, dolomitos, arenitos, quartzitos, granitos, minérios de ferro), há outros habitats subterrâneos com corpos d'água na forma de: i) drenagens (riachos de nível de base que se conectam ou não com a superfície por sumidouros ou ressurgências); ii) de afloramentos de lençol freático (zona saturada) em cavernas inundadas ou na forma de poças e lagos dentro de cavidades e; iii) de bolsões de aquíferos superiores formados por água de infiltração na rocha, definidos como epicarste, que podem formar tributários vadosos. Em alguns casos, as águas subterrâneas não afloram em cavernas, mas sim em aluviões próximos a rios, representando um horizonte freático. Os peixes subterrâneos brasileiros ocupam esta grande diversidade de habitats e horizontes, com características variáveis (BICHUETTE, 2021; TRAJANO; BICHUETTE, 2010).

Mais da metade dos vertebrados viventes são peixes, cerca de 32.000 espécies. Eles surgiram e começaram a irradiar há mais de 500 milhões de anos e exibem uma diversidade incomparável em sua morfologia, hábitos, ecologia, fisiologia e comportamentos. Os peixes incluem uma vasta gama de adaptações surpreendentes para quase todos os ambientes aquáticos da Terra, incluindo os habitats subterrâneos (NELSON, 2016). O Brasil é um país megadiverso em termos ictiofaunísticos, principalmente nos ambientes de água doce, que compreendem os grandes rios, riachos e habitats hipógeos. Atualmente existem cerca de 5.000 espécies registradas e válidas de peixes nas águas doces brasileiras (FROESE; PAULY, 2020).

A ictiofauna subterrânea brasileira é composta por populações exclusivamente subterrâneas (troglóbios e freatóbios) e troglófilos (espécies subterrâneas facultativas). Entretanto, alguns indivíduos são encontrados em cavernas de maneira solitária e próximo ao ambiente da superfície. Por conta disto são considerados como uma ocorrência acidental.

As espécies que ocorrem nestes habitats subterrâneos pertencem ao grupo dos Ostariophysi, também conhecidos como ostariofíseos, sendo um dos mais diversos dentre os Teleostei: cerca de 8.000 espécies, representando 28% das espécies de peixes conhecidas no mundo e 68% das espécies de água doce (NELSON, 2016). Os Ostariophysi são considerados um grupo monofilético (natural) e possuem caracteres únicos e compartilhados entre seus representantes, tais como a produção da substância de alarme (também chamada de reação de alarme), as especializações no ouvido interno e as vértebras anteriores, conhecido como complexo de Weber, além de especializações na bexiga natatória. O grupo é formado por cinco ordens: Gonorhynchiformes, Cypriniformes, Characiformes, Gymnotiformes e Siluriformes, das quais apenas três ocorrem na região Neotropical (Characiformes, Gymnotiformes e Siluriformes). Cypriniformes são as carpas e afins; Gonorhynchiformes ocorrem principalmente no Indo-Pacífico e África; Characiformes são os lambaris, piabas, traíras, amplamente distribuídos no nosso território; Gymnotiformes são representados pelos peixes-elétricos, desde os grandes poraquês da Bacia Amazônica até as pequenas tuviras e sarapós; e, por fim, os Siluriformes são conhecidos como bagres e cascudos, os famosos peixes de couro e placas, como os jundiás e jaús. Além destes, outro grupo de peixes não ostariofíseos ocorrem em cavernas e outros habitats subterrâneos brasileiros, tais como os Cichliformes da família Cichlidae, representados pelos acarás e afins (incluindo as tilápias que são espécies exóticas ao Brasil) e os peixes da ordem Synbranchiformes (mussuns), representados pela família Synbranchidae (gênero *Synbrachus*). Para estes casos, há apenas representantes troglófilos ou possivelmente acidentais (BICHUETTE, 2021).

As populações troglófilas de peixes são também particularmente importantes e o Brasil também destaca-se nesta categoria. No entanto, a diferenciação entre peixes troglófilos e acidentais em cavernas depende de estudos populacionais com foco na distribuição e reprodução neste ambiente. Definir tais populações não é uma tarefa trivial e poucos estudos de cunho ecológico foram conduzidos até então, sendo a maioria sobre a ocorrência dos táxons ou aspectos da biologia, como dieta e reprodução (BICHUETTE; TRAJANO, 2003). Peixes das ordens Siluriformes (bagres e cascudos) e Gymnotiformes (grupo dos poraquês, tuviras, sarapós) têm sido os mais recorrentes em cavernas dos estados da Bahia, de Goiás, de Minas Gerais e de São Paulo (BICHUETTE; TRAJANO, 2003; RATTON *et al.*, 2018; SECUTTI; BICHUETTE, 2013; TRAJANO *et al.*, 2009). Entre os Characifor-

mes, os registros também têm sido recorrentes para as populações de traíras da família Erythrinidae, frequentes em algumas cavernas que abrigam populações de presas potenciais, além de diversas espécies da família Characidae, popularmente conhecidas como lambaris e piabas (BICHUETTE; TRAJANO, 2003).

Atualmente, há registro de 37 espécies exclusivamente subterrâneas para o Brasil (entre as descritas e reconhecidas como novas) distribuídas em seis famílias e 13 gêneros. Trata-se de uma diversidade taxonômica alta ocorrendo em habitats hipógeos de cinco bacias hidrográficas brasileiras (BICHUETTE; GALLÃO, 2021; BICHUETTE, 2022, observação pessoal do autor). Os países com a maior riqueza de peixes troglóbios são a China (mais de 79 espécies distribuídas em 10 gêneros) e Brasil (37 espécies distribuídas em 13 gêneros) (NIEMILLER *et al.,* 2019; BICHUETTE, 2022, dados não publicados), o que demonstra que o Brasil, além de rico, pode ser considerado mais diverso taxonomicamente do que a China. Tal fato, junto ao número aproximado de 50 populações troglófilas registradas para o país (BICHUETTE; TRAJANO, 2003; RABELLO, 2021; RATTON *et al.*, 2018; SECUTTI; BICHUETTE, 2013; TRAJANO; BICHUETTE, 2010), evidenciam a necessidade urgente de proteção dos nossos habitats aquáticos subterrâneos e dos peixes que ali vivem.

Principais grupos encontrados nos habitats hipógeos no Brasil

Os grupos taxonômicos que ocorrem em cavernas e outros habitats hipógeos no Brasil pertencem aos Ostariophysi (espécies troglóbias e diversas espécies troglófilas), aos Cichliformes da família Cichlidae e aos Synbranchiformes da família Synbranchidae (espécies troglófilas). É interessante notar que há também registro de espécies exóticas para algumas cavidades naturais subterrâneas, como por exemplo as tilápias (Cichliformes) (RABELLO, 2021).

Considerando-se as espécies já descritas formalmente e aquelas já reconhecidas como novas, podemos observar padrões de ocorrências. Dentre os troglóbios, os bagrinhos da família Trichomycteridae despontam com 15 espécies dos gêneros *Trichomycterus*, *Ituglanis*, *Glaphyropoma* e *Copionodon*) e ocorrem em diversos horizontes, como riachos de nível de base, epicarste, tributários vadosos e zona saturada de lençóis freáticos. Os bagres heptapterídeos representam o segundo grupo mais rico em águas subterrâneas (10 espécies dos gêneros *Rhamdia*, *Rhamdiopsis*, *Phenacorhamdia* e *Pimelodella*), também ocorrendo em diversos horizontes, desde riachos de nível de base a cavernas inundadas, ou mesmo poças alimentadas pelo meio hiporreico. Este também é o caso do gênero *Phreatobius*, com três espécies subterrâneas exclusivas da Bacia Amazônia. Elas ocorrem em um ambiente único, formado por águas de aquíferos, que afloram na serapilheira ou em poços artificiais cavados no solo. Estes ambientes sempre são marginais a drenagens e são denominados como zona hiporreica por alguns autores (OHARA *et al.*, 2016). Os cascudinhos da família Loricariidae, estão representados por três espécies, todas do gênero *Ancistrus,* e ocorrem em riachos de nível de base, em trechos de grande correnteza.

Duas ordens, Gymnotiformes, Characiformes e uma família de Siluriformes (Callichthyidae), possuem um único representante subterrâneo cada. Os peixes-elétricos da ordem Gymnotiformes vivem em águas turvas e/ou têm atividade noturna, orientando-se por eletrorrecepção, características úteis para um modo de vida subterrâneo. A espécie troglóbia, *Eigenmannia vicentespelaea* ocorre em um único sistema de cavernas no Brasil, em trechos de pouca correnteza em riachos de nível de base (BICHUETTE; TRAJANO, 2015). O único representante subterrâneo para a ordem Characiformes é a piaba emblemática *Stygichthys typhlops*, cuja posição familiar é considerada incerta por alguns autores e, em outros casos, a espécie é incluída na família Characidae. Para fins didáticos, foi adotado o posicionamento na família Characidae. Esta espécie é freatóbia e altamente especializada, e habita o lençol freático da região do município de Jaíba, norte do estado de Minas Gerais (BICHUETTE, 2021; MOREIRA *et al.*, 2010). O cascudinho *Aspidoras mephisto* ocorre em três cavernas da região de Posse, estado de Goiás. Trata-se do único Callichthyidae troglóbio da América do Sul (TENCATT; BICHUETTE, 2017).

A Tabela 1 traz uma síntese das espécies troglóbias descritas formalmente e a Figura 1 apresenta o mapa com sua distribuição.

As áreas cársticas localizadas no nordeste do estado de Goiás e incluídas na bacia do Alto Rio Tocantins são as mais ricas em espécies subterrâneas (12 espécies formalmente descritas)

Tabela 1. Diversidade de peixes subterrâneos brasileiros, estados de ocorrência, tipos de rocha em que vivem (litologias) e bacias hidrográficas.

Táxon	Estado/Litologia	Bacia
Characiformes		
Characidae		
1. *Stygichthys typhlops* Brittan & Böhlke, 1965	Minas Gerais/Calcário	Médio do rio São Francisco
Gymnotiformes		
Sternopygidae		
2. *Eigenmannia vicentespelaea* Triques, 1996	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
Siluriformes		
Loricariidae		
3. *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
4. *Ancistrus formoso* Sabino & Trajano, 1997	Mato Grosso do Sul/Calcário	Alto do rio Paraguai
Callichthyidae		
5. *Aspidoras mephisto* Tencatt & Bichuette, 2017	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
Trichomycteridae		
6. *Trichomycterus itacarambiensis* de Pinna & Trajano, 1996	Minas Gerais/Calcário	Médio do rio São Francisco
7. *Trichomycterus dali* Rizzato, Costa-Jr, Trajano & Bichuette, 2011	Mato Grosso do Sul/Calcário	Alto do rio Paraguai
8. *Trichomycterus rubbioli* Bichuette & Rizzato, 2012	Bahia/Calcário	Médio do rio São Francisco
9. *Ituglanis passensis* Fernández & Bichuette, 2002	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
10. *Ituglanis bambui* Bichuette & Trajano, 2004	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
11. *Ituglanis epikarsticus* Bichuette & Trajano, 2004	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
12. *Ituglanis ramiroi* Bichuette & Trajano, 2004	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
13. *Ituglanis mambai* Bichuette & Trajano, 2008	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
14. *Ituglanis boticario* Rizzato & Bichuette, 2014	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
15. *Glaphyropoma spinosum* Bichuette, de Pinna & Trajano, 2008	Bahia/Arenito	Alto do rio Paraguaçu
Heptapteridae		
16. *Pimelodella kronei* (Ribeiro, 1907)	São Paulo/Calcário	Alto do rio Ribeira
17. *Pimelodella spelaea* Reis, Bichuette & Trajano, 2007	Goiás/Calcário	Alto do rio Tocantins
18. *Rhamdia enfurnada* Bichuette & Trajano, 2005	Bahia/Calcário	Médio do rio São Francisco
19. *Rhamdiopsis krugi* Bockmann & Castro, 2010	Bahia/Calcário	Alto do rio Paraguaçu
20. *Phreatobius cisternarum* Goeldi, 1905	Pará, Amapá, Amazonas/ Aluvião	Amazonas
21. *Phreatobius dracunculus* Shibatta, Muriel-Cunha & de Pinna, 2007	Rondônia/Aluvião	Amazonas
22. *Phreatobius sanguijuela* Fernández, Saucedo, Carvajal-Vallejos & Schaefer, 2007	Rondônia/Aluvião	Amazonas

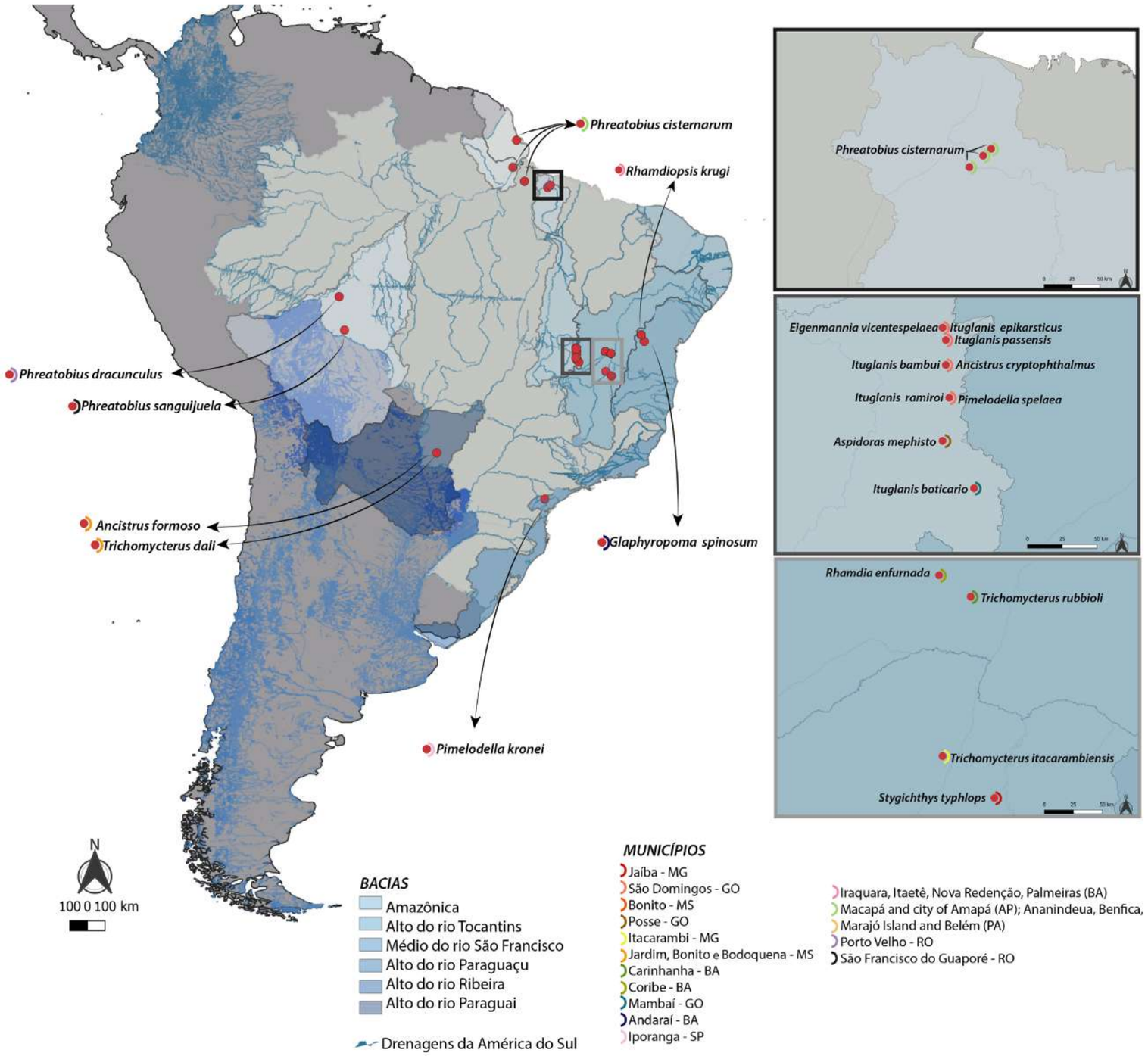


Figura 1. Mapa de distribuição das espécies de peixes exclusivamente subterrâneas em relação as principais bacias hidrográficas do Brasil. Autoria: L. de Assis.

(BICHUETTE; GALLÃO, 2021; BICHUETTE; TRAJANO, 2004, 2008; FERNÁNDEZ; BICHUETTE, 2002; REIS, 1987; RIZZATO; BICHUETTE, 2014; TENCATT; BICHUETTE, 2017; TRIQUES, 1996) e troglófilas (BICHUETTE, 2021; BICHUETTE; TRAJANO, 2003). No entanto, os troglóbios mais especializados ocorrem em áreas cársticas do semiárido localizadas na Bahia (bacia do Alto rio Paraguaçu e bacia do Médio rio São Francisco). A bacia do Alto rio Paraguai (no estado do Mato Grosso do Sul) também é particularmente importante, mesmo que ainda a riqueza seja baixa, pois há ocorrência de populações de peixes em diversas cavernas inundadas nesta região, o que implica em uma área potencial para elevada diversidade de troglóbios (BICHUETTE; GALLÃO, 2021; CORDEIRO, 2014; RIZZATO *et al.*, 2011). Apesar da ocorrência de uma única espécie troglóbia na bacia do Alto Rio Ribeira, o bagre cego *Pimelodella kronei*, a sua descoberta representa um marco histórico, pois corresponde ao primeiro troglóbio descrito formalmente para a América do Sul, região localizada no sudeste do estado de São Paulo.

A Figura 2 apresenta alguns representantes dos peixes subterrâneos brasileiros, com diferentes graus de troglomorfismos e especializações.

As populações troglófilas de peixes também são particularmente importantes e o Brasil também se destaca para esta categoria. Peixes das ordens Siluriformes e Gymnotiformes têm sido os mais recorrentes em cavernas dos estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais e São Paulo (BICHUETTE; TRAJANO, 2003; RATTON *et al.*, 2018; SECUTTI; BICHUETTE, 2013; TRAJANO *et al.,* 2009). Entre os Characiformes, os registros da família Erythrinidae têm

Figura 2. Peixes subterrâneos brasileiros. **A-C)** *Ancistrus cryptophthalmus*; **B)** *Stygichthys typhlops* em comportamento de forrageamento; **D)** *Rhamdia enfurnada;* **E)** *Phreatobius sanguijuela.* Fotos: A-B (Maria E. Bichuette); D (Jonas E. Gallão); E (W. Ohara).

sido mais recorrentes, além de diversas espécies de Characidae e ciclídeos da ordem Cichliformes (BICHUETTE; TRAJANO 2003). Outros grupos têm sido bastante comuns, como os mussuns (Synbranchiformes, Synbranchidae) em algumas cavernas da região centro-norte do Brasil.

Principais troglomorfismos

Os peixes subterrâneos têm sido utilizados como modelo para o estudo da evolução morfológica, especialmente no caso da evolução regressiva dos caracteres. Durante muitos anos, a evolução regressiva foi o tema predominante entre os estudos sobre peixes subterrâneos, muitos deles procurando embasar diferentes teorias sobre a evolução dos caracteres relacionados à vida subterrânea (RIZZATO; BICHUETTE, 2016).

No entanto, devemos chamar a atenção para o fato de os organismos subterrâneos, em geral, apresentarem não apenas as chamadas características regressivas, mas também um conjunto de caracteres progressivos, ou seja, que representem incremento ou ganho de caracteres ou estados de caracteres. Por se tratar de estados de caracteres convergentes, é claro que a detecção de troglomorfismos não é trivial e, no caso dos peixes, é fundamental um estudo anatômico detalhado (externa e internamente) associado à comparação com parentes filogeneticamente próximos.

Uma das principais características das espécies subterrâneas em geral é a redução e até perda dos olhos e da pigmentação melânica cutânea (Figura 3A), conhecidas como troglomorfismos clássicos. Entretanto, em diversos casos, estas condições apresentam ampla variação nas populações. Esta variabilidade parece ser a regra para os peixes troglóbios brasileiros, observada para os Siluriformes das famílias Loricariidae, Trichomycteridae, Heptapteridae e Callichthyidae (gêneros *Ancistrus*, *Trichomycterus, Ituglanis, Glaphyropoma, Rhamdia, Pimelodella* e *Aspidoras*), além de uma marcada variabilidade no peixinho elétrico *Eigenmannia vicentespelaea*. Das 22 espécies descritas, apenas seis apresentam populações homogêneas quanto aos olhos e pigmentação reduzidos e/ou completamente ausentes: a piabinha branca *Stygichthys typhlops*, o cascudinho troglóbio *Ancistrus formoso,* o bagrinho cego *Rhamdiopsis krugi* (Figura 3A) e as três espécies de *Phreatobius*. Não trataremos aqui dos casos de albinismo verdadeiro, o que é raro em peixes troglóbios, assim como em animais em geral (BICHUETTE, 2003), com registro comprovado para a espécie *Trichomycterus itacarambiensis* (TRAJANO; BICHUETTE, 2010).

Além dos troglomorfismos clássicos, é fundamental buscar entender as especializações morfológicas dentro de cada grupo considerado. Como a diversidade taxonômica é grande para o Brasil, estudos comparativos entre a morfologia destes peixes e aqueles filogeneticamente próximos são fundamentais para propostas inequívocas de troglomorfismos, principalmente os não convencionais. Muitos troglomorfismos são construtivos e podem ser adaptativos, ou seja, úteis em um modo de vida subterrâneo, por exemplo:

Para os bagres e cascudos discute-se muito a questão do **alongamento dos barbilhões** (projeções corporais que portam estruturas que percebem cheiros e vibrações e são envolvidas na detecção do alimento, na evitação de obstáculos e predadores, ou mesmo na atração sexual) (Figura 4) como um caráter construtivo que pode ter um valor adaptativo.

As **dobras de pele** observadas ao longo da região dorsal do corpo de alguns bagres da família Trichomycteridae podem configurar um troglomorfismo (Figura 6). Estas dobras podem armazenar gordura que pode ser útil em um ambiente geralmente pobre em alimento como as cavernas e outros ambientes subterrâneos.

Outro troglomorfismo não convencional é a **ampliação das nadadeiras peitorais** (pareadas, Figuras 4 e 6), que podem apresentar uma série de estruturas que percebem gosto (gustativas) e proporcionam uma melhor exploração do ambiente (observado para os bagrinhos do gênero *Ituglanis*). Esta estrutura é também eficiente na detecção acurada de presas.

Por fim, o **alongamento do corpo e do focinho** (Figura 6) é discutido como um troglomorfismo adaptativo, já que a região cefálica e o tronco abrigam uma série de estruturas que percebem vibração na água, os chamados neuromastos (superficiais ou em canais, Figura 5). Alguns estudos têm mostrado que o aumento no tamanho destes neuromastos associado ao número e distribuição, tanto na cabeça quanto ao longo do corpo, deve ser considerado um troglomorfismo (SOARES; NIEMILLER, 2013). Entretanto, para alguns peixes troglóbios observou-se a redução nos canais e o aumento apenas nos neuromastos superficiais. Exemplos são a piabinha branca *Stygichthys typhlops* e os bagrinhos do gênero *Ituglanis* (PASTANA *et al.*, 2020; RIZZATO; BICHUETTE, 2016).

Ainda, além destes troglomorfismos relacionados à morfologia externa, deve-se buscar evidências detalhadas na morfologia interna (pré-requisito, inclusive, para a descrição taxonômica de espécies). Evidências são: a) aumento do tamanho do encéfalo e de uma de suas regiões, o cerebelo; b) aumento de estruturas do ouvido interno (canais semicirculares); c) aumento no tamanho da bexiga natatória; d) diminuição no número de vértebras e costelas (colu-

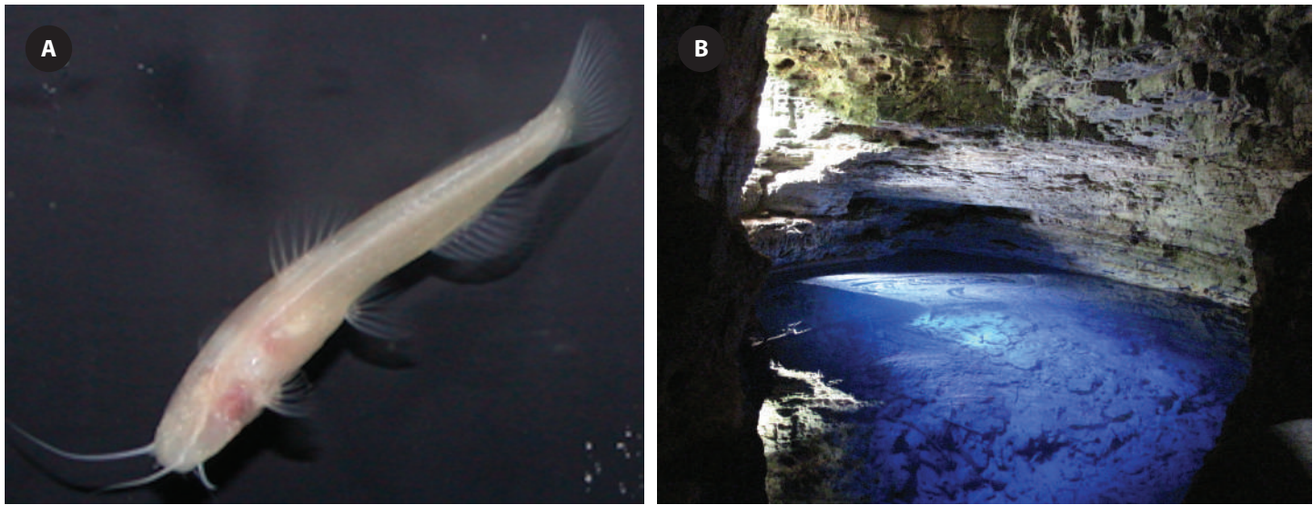


Figura 3. A) Bagrinho *Rhamdiopis krugi* de cavernas da Chapada Diamantina, Bahia. Espécie homogeneamente anoftálmica e despigmentada; B) Caverna Poço Encantado, Itaetê, Bahia, localidade-tipo da espécie, água freática. Fotos (Maria E. Bichuette).

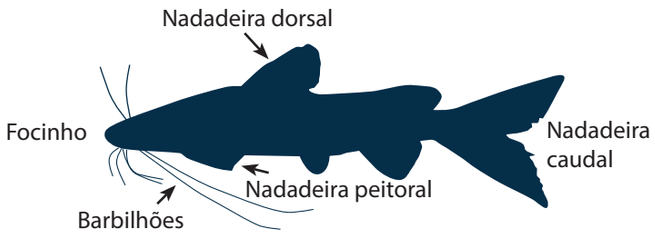


Figura 4. Desenho esquemático evidenciando algumas regiões do corpo de um peixe que pode apresentar troglomorfismos. Vista lateral esquerda. Created with BioRender.com

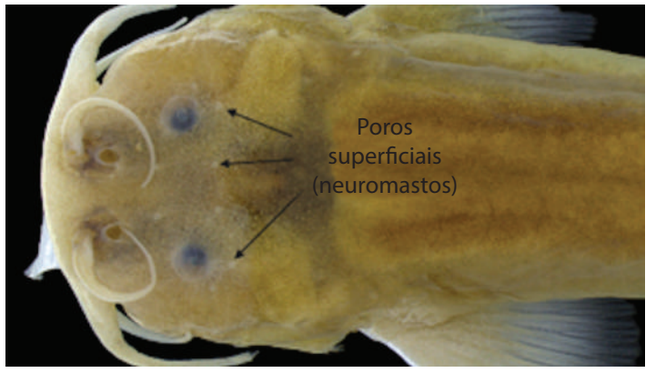


Figura 5. Poros superficiais na região da cabeça de uma espécie de bagre da família Trichomycteridae. Foto (Maria E. Bichuette).

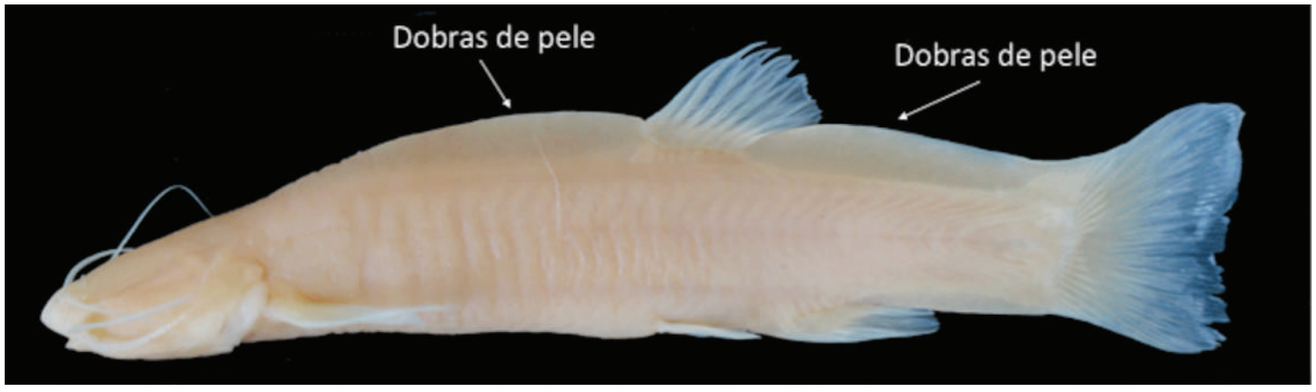


Figura 6. Dobras de pele dorsais e focinho alongado observados no bagrinho *Trichomycterus dali* de cavernas do Mato Grosso do Sul. Foto (Pedro P. Rizzato).

na vertebral); e) o aumento na quantidade de corpos adiposos (gordura), dentre outros (SOARES; NIEMILLER, 2013).

Diversidade de espécies troglóbias

Atualmente são conhecidas mais de 220 espécies válidas de peixes subterrâneos no mundo (NIEMILLER *et al.*, 2019). Para o Brasil, das 37 espécies conhecidas, 22 foram descritas formalmente e são válidas (veja Tabela 1 e Figura 7) e 16 estão incluídas na Lista de Fauna Ameaçada Brasileira (BICHUETTE; GALLÃO, 2021; GALLÃO; BICHUETTE, 2012, 2018). Esta lista foi homologada pelo Instituto Chico Mendes para Conservação da Biodiversidade (ICMBio) e publicada em 2014 conforme Portaria MMA Nº 148, de 7 de junho de 2022 (BRASIL, 2022).

Há um grande défice, considerando-se as descobertas e coletas destes peixes até a descrição formal, fato comum para diversos grupos de animais. No momento, 15 espécies encontram-se em descrição por pesquisadores do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Universidade de Brasília (UnB) e outros grupos de pesquisa em colaboração. Entretanto, na maioria dos casos há a necessidade de estudos abrangentes até para a determinação acurada do táxon, o que demanda tempo e investimento em projetos de longo prazo com formação de especialistas na área.

Cabe destacar quais espécies encontram-se oficialmente ameaçadas: nove estão na categoria "Vulnerável" (VU – *Ancistrus formoso, Eigenmannia vicentespelaea, Glaphyropoma spinosum, Ituglanis epikarsticus, I. passensis, I. ramiroi, Rhamdiopsis krugi, Trichomycterus dali* e *T. rubbioli*), cinco espécies na categoria "Em Perigo" (EN – *Ancistrus cryptophthalmus, Ituglanis mambai, Pimelodella kronei, P. spelaea* e *Stygichthys typhlops*) e duas espécies na categoria "Criticamente em Perigo" (CR – *Ituglanis bambui* e *Trichomycterus itacarambiensis*). Uma espécie é considerada "Menos Preocupante" (LC - *Rhamdia enfurnada*). Infelizmente, muitos dos peixes ainda não descritos pela ciência já se encontram ameaçados e não podem constar nas listas oficiais de espécies ameaçadas de extinção até que sua descrição formal seja concluída.

As ameaças às populações de peixes subterrâneos são inúmeras, tais como desmatamentos de margens de rios a montante de sumidouros de cavernas e, consequente assoreamento e diminuição do aporte de alimento para as populações de peixes; alteração do habitat; alteração de vazão de rios e riachos por construção de hidrelétricas e barragens; poluição de aquíferos por fitossanitários; supercoletas de peixes que possuem populações pequenas e vulneráveis e turismo em cavernas sem planos de manejo implementados para visitação, dentre outros (BICHUETTE; GALLÃO, 2021; GALLÃO; BICHUETTE, 2018).

A inclusão de espécies em listas de fauna ameaçada é eficaz na proteção do local em que estas ocorrem, no entanto, e, principalmente, no caso específico de cavernas, o entorno e áreas de recarga também devem estar na área de proteção. Os limites espaciais de proteção das espécies, além de englobar o habitat, devem também incluir as bacias e microbacias e aquíferos associados onde elas estão inseridas, visto que grande parte do alimento presente no meio subterrâneo é de origem alóctone e há forte influência dos impactos na paisagem de superfície na biota subterrânea (BICHUETTE; GALLÃO, 2021; BICHUETTE; TRAJANO, 2010). Um exemplo importante é a região nordeste do estado de Goiás, nos limites do Parque Estadual de Terra Ronca (Peter), bacia do Alto Rio Tocantins. Nesta área, os rios que cortam os grandes sistemas de cavernas nascem nas veredas, as quais têm sofrido impactos devido às grandes plantações de soja e algodão em seu entorno. Como consequência, os volumes dos rios têm diminuído, o que pode perturbar e impactar a ictiofauna subterrânea local, considerada a mais rica da América do Sul (BICHUETTE; TRAJANO, 2021). Por fim, deve-se flexibilizar a inclusão de espécies sem descrição formal nas Listas de Fauna Ameaçada, pelo menos para aquelas que apresentam diagnoses inequívocas e tenham exemplares testemunho depositados em coleções científicas fiéis depositárias.

Principais métodos de coleta e conservação

Os métodos convencionais e clássicos de coletas de peixes em rios, riachos, lagos e igarapés em ambientes de superfície, não são necessariamente aplicados em habitats subterrâneos. Populações de peixes subterrâneos são frequentemente pequenas e frágeis, portanto, o bom senso deve prevalecer nas capturas e coletas destes animais. Sendo assim, muitos apetrechos e metodologias utilizados em coletas da ictiofauna em rios da superfície (Figura 8) podem ser utilizados e/ou adaptados para uso em corpos d'água subterrâneos. No entanto, alguns equipamentos têm sido substituídos para evitar supercoletas de uma fauna particularmente frágil. Dentre eles, vale destacar a pesca-elétrica, as redes de arrasto e malhadeiras, além de redes do tipo tarrafa.

As redes de mão (*handnets*), armadilhas do tipo covo com iscas adequadas (ração para cachorro, fígado de galinha), de peneiras de malha fina (1 mm ou menos), armadilhas do tipo guarda-chuva para poços com águas mais lênticas (e muitas vezes profundos) e puçás com cabos longos e adaptados são

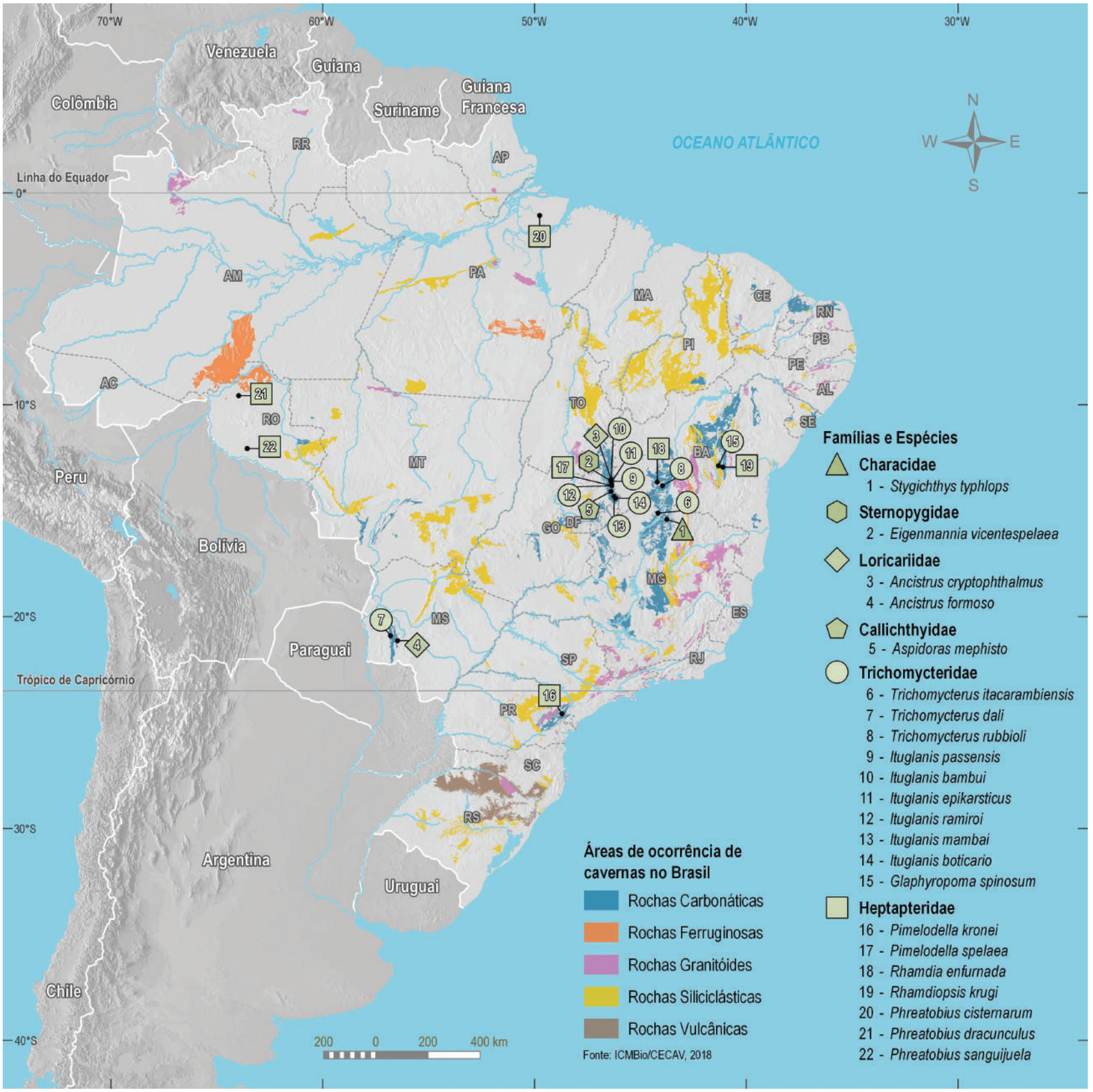


Figura 7. Mapa com a localidade-tipo das espécies de peixes troglóbios descritos para o Brasil.

os mais frequentemente utilizados para as coletas (Figura 8). O tempo de instalação das armadilhas pode variar desde poucas horas até de um dia para o outro (24 horas), quando houver a possibilidade de retorno ao local na mesma ocasião de coleta. Não é interessante que este prazo se estenda para mais que 24 horas, visto que vários peixes podem adentrar na armadilha e causar injúrias uns aos outros.

Para aqueles peixes que vivem em cavernas inundadas ou mesmo onde aflora o lençol freático, a captura só é possível por meio de técnicas avançadas de espeleomergulho ou o simples uso de tubo respirador (*snorkel*) e máscaras, conhecido como técnica de *snorkeling* (técnica também utilizada em rios e riachos de superfície) (Figura 8). Nestes casos, utilizamos redes de mão convencionais ou mesmo adaptadas, com fundos alongados. Estas devem ficar acopladas ao cinto do coletor, assim como os frascos e potes para armazenamento dos espécimes vivos, os quais serão adequadamente anestesiados e fixados ao final do mergulho.

O cuidado no manuseio do espécime coletado deve ser extremo, tanto para se evitar danificar a pele e as estruturas importantes, quanto pelo bem-estar animal. Anestesia é a regra após a captura dos peixes, sendo frequentemente utilizada benzocaína diluída em uma solução composta por água e álcool 92,8%, óleo de cravo ou o anestésico importado MS 222 (tricaína metano sulfonato). Tanto a benzocaína quanto o MS 222 têm a venda controlada no Brasil e as autorizações devem ser

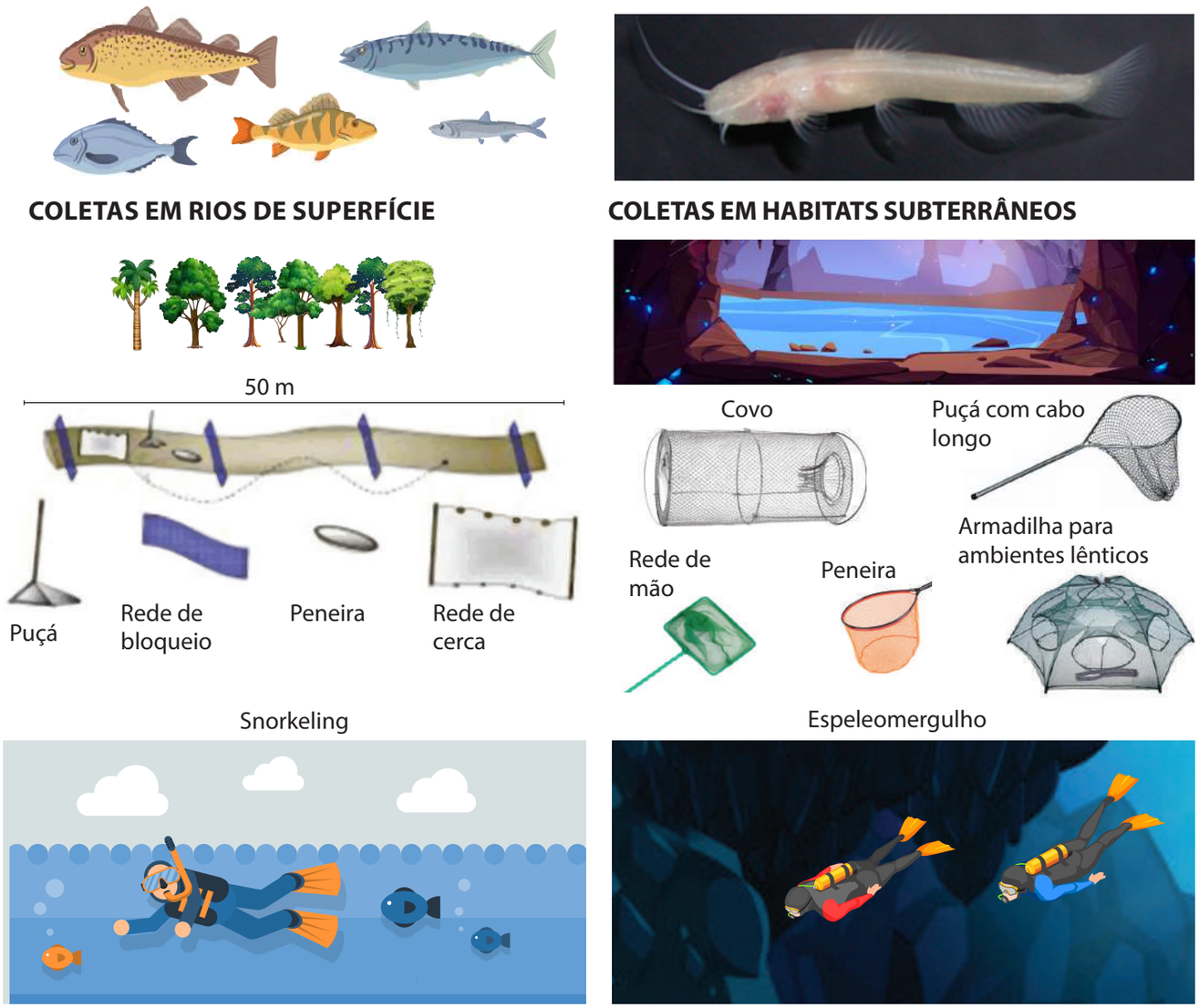


Figura 8. Técnicas de coleta em rios e habitats subterrâneos. Created with BioRender.com

feitas junto às polícias Federal e Civil. Após a completa parada dos batimentos na região do opérculo (onde se localizam as brânquias) (Figura 9), o peixe pode ser transferido para as substâncias fixadoras: formol diluído a 10% (tamponado) ou álcool 100% PA para futuros estudos moleculares. Dependendo da pergunta do trabalho, é essencial ter o conhecimento dos fixadores adequados, que não apenas formol e álcool.

É fundamental considerar que o material coletado deve ser devidamente etiquetado (com dados de procedência, tais como nome da caverna ou localidade, região, munícipio, estado, país, data de coleta, coletores, informações sobre o habitat e informações climáticas, dentre outras informações básicas) e transportado com extremo cuidado. Tal material deverá compor o acervo de coleções científicas após seu estudo detalhado. Por isso, o cuidado e a responsabilidade com o material devem ser os mesmos daqueles conduzidos durante as amostragens.

Chaves de identificação

Construir chaves dicotômicas para peixes em geral não é uma tarefa trivial, visto a megadiversidade deste grupo, sendo mais de 32.000 espécies dentre os vertebrados, com muitas indefinições taxonômicas e filogenéticas. A diversidade taxonômica observada nos peixes subterrâneos do Brasil torna esta tarefa inviável e não há chaves de identificação específicas confeccionadas para peixes subterrâneos de forma geral. Devemos considerar que estes fazem parte de grandes grupos taxonômicos, muitos deles não monofiléticos (não naturais), o que pode invalidar a elaboração de chaves de identificação. Esta dificuldade na construção de chaves não é mérito apenas dos peixes subterrâneos, e a comparação, a qual representa a evolução do conhecimento, deve ser cautelosa.

Entretanto, os grupos registrados nos habitats hipógeos brasileiros representam um pequeno recorte da ictiofauna sul-americana, tornando-se possível evidenciar diagnoses gerais para famílias e gêneros e auxiliar em trabalhos de determinação de táxons em hierarquias mais (Gêneros) ou mesmo inclusivas (Famílias). No caso de espécies, as diagnoses encontram-se em descrições formais e podem ser compostas por uma combinação de caracteres.

A Tabela 2 apresenta diagnoses gerais para as ordens que ocorrem exclusivamente nos habitats hipógeos brasileiros: Siluriformes, Characiformes e Gymnotiformes.

A Tabela 3 apresenta um quadro comparativo para as famílias Sternopygidae, Characidae, Loricariidae, Callichthyidae, Trichomycteridae e Heptapteridae. Grande parte das diagnoses é composta por caracteres da morfologia interna, sendo necessário o estudo anatômico detalhado para acurada determinação e, para muitos táxons, há ainda confusão considerando-se as relações de parentesco e posicionamento filogenético.

Principais coleções do Brasil

Peixes subterrâneos coletados em diversas regiões do Brasil encontram-se depositados em coleções fiéis depositárias de São Paulo (coleção do Laboratório de Ictiologia da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto – LIRP; coleção ictiológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo – acrônimo MZUSP), do Rio de Janeiro (coleção ictiológica do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ), do Rio Grande do Sul (coleção ictiológica do Museu de Ciências e Tecnologia/ PUCRS – acrônimo MCP), do Mato Grosso do Sul (coleção zoológica de referência da Universidade Federal do Mato Grosso

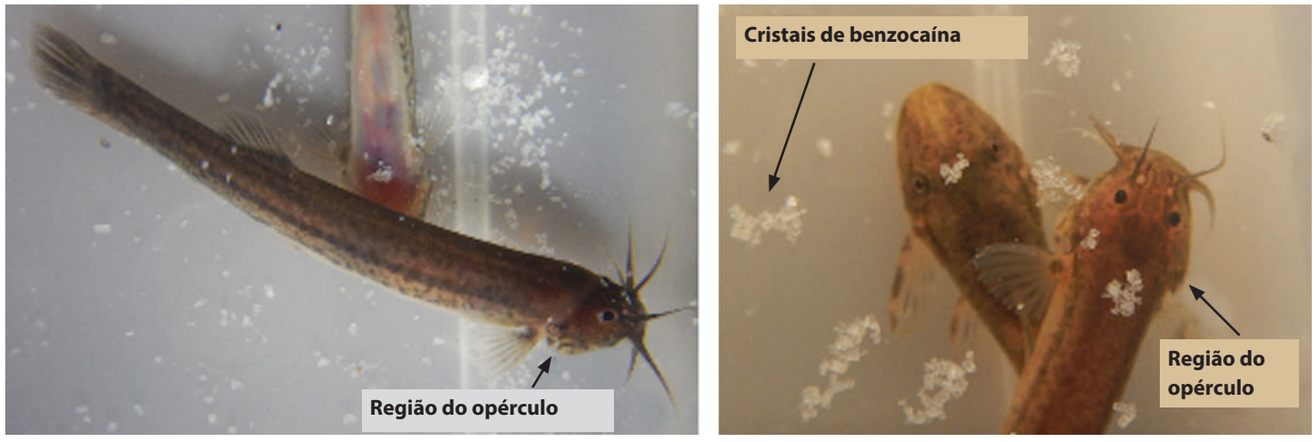
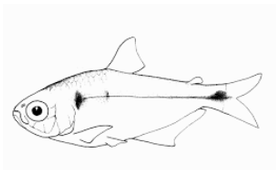
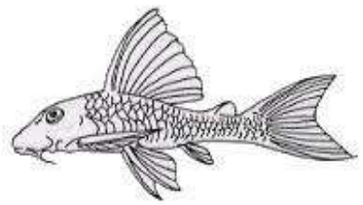
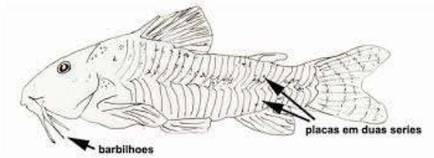


Figura 9. Peixe em processo de anestesia em solução de benzocaína para posterior fixação. Fotos: (Maria E. Bichuette).

Tabela 2. Diagnoses e características principais das ordens Siluriformes, Characiformes e Gymnotiformes.

Siluriformes	Ausência de escamas no corpo, revestido por couro espesso ou placas ósseas dérmicas; presença de três pares de barbilhões com função sensorial.
Characiformes	Presença de nadadeira adiposa e geralmente escamas bem desenvolvidas; nadadeiras pélvicas com 5-12 raios e nadadeira anal curta a moderadamente longa (menos de 45 raios); linha lateral é frequentemente curvada e às vezes incompleta; ausência de barbilhões.
Gymnotiformes	Sem dentes maxilares; esternopigídeos; sem papilas gustativas no tegumento extra-oral; órgãos eletrorreceptores de alta frequência em forma tuberosa; opérculo triangular; ausência de nadadeiras pélvicas; ausência de nadadeiras dorsais ou adiposas; nadadeira anal longa, com mais de 150 raios; ânus localizado anterior ao comprimento médio do corpo.

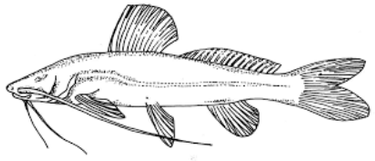
Tabela 3. Diagnoses e características principais das famílias Characidae, Sternopygidae, Loricariidae, Callichthyidae, Trichomycteridae e Heptapteridae.

Família	Características morfológicas
Characidae Latreille, 1825 	Peixes em geral de pequeno porte, apresentando redução no sistema da linha lateral, na complexidade do sistema esquelético, no número de raios das nadadeiras, na quantidade de escamas e diminuição do tamanho dos olhos em relação ao comprimento da cabeça.
Sternopygidae Cope, 1871	Olhos desenvolvidos; narinas anteriores localizadas fora das margens da boca; origem da nadadeira anal no istmo; sem papila urogenital, nadadeira caudal ou nadadeira dorsal, forma do corpo alongada, com corpo altamente achatado lateralmente e translúcido.
Loricariidae Rafinesque, 1815 	Apresenta o corpo encaixado em um conjunto de placas dérmicas e a boca em posição ventral na forma de "ventosa"; a boca e os dentes mostram forte adaptação para o tipo de alimentação - algas, detritos e pequenos invertebrados podem ser componentes da dieta.
Callichthyidae Bonaparte, 1838 	Possuem o corpo quase totalmente protegido por uma armadura óssea composta por duas séries longitudinais de placas dérmicas; canal sensorial da linha lateral reduzido para 1-6 placas; presença de duas fileiras longitudinais de placas ósseas entre a cabeça e a cauda; peixes de tamanho pequeno (20 mm) a médios, com exceções.

Trichomycteridae Bleeker, 1858

Presença de aparato opercular modificado por um sistema de odontódeos; ausência de espinhos nas nadadeiras peitoral e dorsal; posição da nadadeira dorsal além da metade do comprimento-padrão, posterior à pelve; ausência de nadadeira adiposa; presença de i+4 raios nas nadadeiras pélvicas; barbilhão rictal inserido no lábio superior.

Heptapteridae Bockmann & Guazelli, 2003



Pele nua (sem escamas); canal látero-sensorial cutâneo simples; tamanho pequeno, geralmente 20 cm ou menos de comprimento padrão; narinas bem separadas e não portando barbilhões; três pares de barbilhões; nadadeira adiposa bem desenvolvida; nadadeira caudal fortemente bifurcada, recortada, arredondada ou lanceolada; membranas branquiais livres, com as aberturas branquiais não-restritas; margem orbital livre ou não; e primeiro raio das nadadeiras dorsal e peitoral variando entre possuindo espinhos agudos até completamente flexíveis ou na maior parte segmentados.

do Sul – acrônimo ZUFMS) e do norte do país (coleções científicas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia em Manaus, Amazonas – acrônimo INPA e Museu Paraense Emílio Goeldi, em Belém, Pará – acrônimo MPEG) (Tabela 4). Boa parte destas coleções está informatizada e inserida na plataforma *species*Link (http://splink.cria.org.br/), onde pode haver consultas e pedidos de empréstimos para estudos científicos. O *species*Link é um sistema de informação que integra dados primários de coleções científicas e é institucional.

Há outras coleções científicas no país que também abrigam peixes de cavernas, como as da Universidade Federal de Lavras (UFLA) e Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), ambas no estado de Minas Gerais, além da coleção da Universidade Federal do Pará (UFPA), campus de Bragança, no estado do Pará.

A coleção científica (recorte peixes) do Laboratório de Estudos Subterrâneos da Universidade Federal de São Carlos (acrônimo LESCI) teve início no ano de 2006, quando da contratação da pesquisadora e curadora da coleção Dra. Maria Elina Bichuette e é a principal no país abrigando desde peixes troglóbios, troglófilos e até acidentais. Parte do material coletado em projetos de pesquisa em diferentes regiões do Brasil é depositada na referida coleção e representa um material testemunho importante, além de comporem material-tipo. O material é também particionado e depositado em instituições tradicionais fiéis depositárias no Brasil, dentre elas, o Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ/UFRJ), o Museu de Zoologia da USP (MZUSP), o Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto – USP (LIRP/USP), o Museu de Ciências da PUC do Rio Grande do Sul (MCP/RS), dentre outras coleções.

Atualmente, no LESCI contamos com um acervo significativo de 2.190 lotes de peixes de cavernas e outros habitats subterrâneos, a maioria (2/3 dos espécimes) composta por peixes das ordens Siluriformes e Characiformes. A coleção é amparada legalmente por licenças previamente emitidas pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (Sisbio/ICMBio) e órgãos ambientais estaduais para coletas, capturas e transporte de fauna. Ainda, a coleção possui cadastro no Sistema Nacional de Gestão do Patrimônio Genético e do Conhecimento Tradicional Associado (SisGen) e Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira (SiBBr, https://collectory.sibbr.gov.br/collectory/public/show/co369?lang=pt_BR), e encontra-se tombada em um banco de dados sob o acrônimo LESCI. O material está disponível para consulta por outros pesquisadores brasileiros. Informações sobre a coleção encontram-se também disponíveis no *website* http://www.lesbio.ufscar.br.

Tabela 4. Acrônimos e links para algumas coleções científicas fiéis depositárias que abrigam peixes subterrâneos brasileiros em seus acervos.

MZUSP	https://mz.usp.br/pt/laboratorios/ictiologia/
MUSEU DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIA | PUCRS	https://www.pucrs.br/mct/colecoes/ictiologia/
INPA INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA	https://portalcolecoes.inpa.gov.br/index.php/zoocol
MUSEU GOELDI	https://www.museu-goeldi.br/assuntos/colecoes/biologicas/colecoes-de-zoologica/colecao-de-ictiologia
UFMS FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL	https://inbio.ufms.br/zufms/
MUSEU NACIONAL UFRJ	https://ipt.sibbr.gov.br/mnrj/resource.do?r=mnrj_ictiologia&request_locale=pt
LABORATÓRIO DE ESTUDOS SUBTERRÂNEOS - UFSCar	LESCI http://www.lesbio.ufscar.br

Agradecimentos

Agradeço aos pesquisadores colaboradores, estudantes de graduação e pós-graduação e corpo técnico do Laboratório de Estudos Subterrâneos da Universidade Federal de São Carlos (LES/UFSCar), os quais têm contribuído e enriquecido o conhecimento sobre os peixes subterrâneos do Brasil; a Jonas Eduardo Gallão, pelo apoio nas pesquisas e leituras críticas; a Jonas Eduardo Gallão, Pedro Pereira Rizzato e W. Ohara pela permissão de uso das fotos de peixes; a L. De Assis pela confecção do mapa (Figura 1) e edição da Figura 8; aos órgãos de fomento que têm financiado as pesquisas do LES/UFSCar (Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo - Fapesp, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq e Fundação O Boticário de Proteção à Natureza – FBPN); aos grupos Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas (GBPE) e Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME) por compartilharem o conhecimento sobre alguns peixes das cavernas brasileiras, trazendo fantásticas descobertas. Em especial a Robson de Almeida Zampaulo pelo convite para compartilhar parte deste conhecimento.

Referências

BICHUETTE, M. E. **Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gêneros *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) da área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás**. 2003. 330 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2003.

BICHUETTE, M. E. Ecologia de peixes de riachos de cavernas e outros habitats subterrâneos. **Oecologia Australis**, [*s.l.*], v. 25, n. 2, p. 620-41, 2021. DOI https://doi.org/10.4257/oeco.2021.2502.24.

BICHUETTE, M. E.; GALLÃO J. E. Under the surface: what we know about the threats to subterranean fishes in Brazil. **Neotropical Ichthyology**, [*s.l.*], v. 19, n. 3, p. e210089, 2021. DOI https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0089.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Epigean and subterranean ichthyofauna from São Domingos karst area, Upper Tocantins river basin, Central Brazil. **Journal of Fish Biology**, [*s.l.*], v. 63, p. 1100-1121, 2003. DOI 10.1046/j.1095-8649.2003.00227.x.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Three new subterranean species of *Ituglanis* from Central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyological Explorations of Freshwaters**, [*s.l.*], v. 15, n. 3, p. 243-256, 2004.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. *Ituglanis mambai*, a new subterranean catfish from a karst area of Central Brazil, Tocantins River basin (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, [*s.l.*], v. 6, p. 9-15, 2008.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Conservation of Subterranean Fishes. *In*: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (ed.). **Biology of Subterranean Fishes**. New Hampshire: Science Publishers, 2010. p. 65-80.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Population density and habitat of an endangered cave fish *Eigenmannia vicentespelaea* Triques, 1996 (Ostariophysi: Gymnotiformes) from a karst area in central Brazil. **Neotropical Ichthyology**, [s.l.], v. 13, n. 1, p. 113-122, 2015.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Monitoring Brazilian cavefish: Ecology and conservation of four threatened catfish of genus *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) from Central Brazil. **Diversity**, [*s.l.*], v. 13, n. 2, p. 91, 2021. DOI https://doi.org/10.3390/d13020091.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Portaria n. 148, de 07 de junho de 2022. [Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção]**. Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil, Poder Executivo, Brasília, DF, Seção 1, p. 74, 08 de junho de 2022. Disponível em: https://www.in.gov.br/en/web/dou/-/portaria-mma-n-148-de-7-de-junho-de-2022-406272733.

CECAV. **Relatório Estatístico**. [*S.l.: s.n.*], 2021. Disponível em: https://www.icmbio.gov.br/cecav/index.php?option=com_icmbio_canie&controller=relatorioestatistico&itemPesq=-true. Acesso em: 25 nov. 2021.

CORDEIRO, L. M. **Distribuição, filogeografia e ecologia de bagres troglóbios do gênero *Trichomycterus* da área cárstica da Serra da Bodoquena, MS (Siluriformes: Trichomycteridae)**. 2014. 160 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 2014.

FERNÁNDEZ, L.; BICHUETTE, M.E. A new cave dwelling species of *Ituglanis* from the São Domingos karst, central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyoliological Exploration of Freshwaters**, [*s.l.*], v. 13, p. 273-278, 2002.

FROESE, R.; PAULY, D. (ed.). **FishBase**. [*S.l.*]: World Wide Web electronic publication, 2020. Disponível em: www.fishbase.org. Version: dez. 2020.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. A Lista de fauna ameaçada de extinção e os entraves para a inclusão de espécies: o exemplo dos peixes troglóbios brasileiros. **Natureza & Conservação**, [*s.l.*], v. 10, p. 83-87, 2012.

GALLÃO, J. E.; BICHUETTE M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, [*s.l.*], v. 746, p. 1-23, 2018.

MOREIRA, C. R.; BICHUETTE, M. E.; OYAKAWA, O. T.; DE PINNA, M. C. C.; TRAJANO, E. Rediscovery and redescription of the unusual subterranean characiform *Stygichthys typhlops*, with notes on its life history. **Journal of Fish Biology**, [*s.l.*], v. 76, n. 7, p. 1815-1824, 2010. DOI 10.1111/j.1095-8649.2010.02625.x.

NELSON, J. S. **Fishes of the World**. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, 2016. 752 p.

NIEMILLER, M. L.; BICHUETTE, M. E.; CHAKRABARTY, P.; FENOLIO, D. B.; GLUESENKAMP, A. G.; SOARES, D.; ZHAO, Y. Cavefishes. *In*: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T. (ed.). **Encyclopedia of Caves**. San Diego: Academic Press, 2019. p. 227-236.

OHARA, W. M.; FONSECA, M. L.; DA COSTA, I. D. Behaviour, feeding habits and ecology of the blind catfish *Phreatobius sanguijuela* (Ostariophysi: Siluriformes). **Journal of Fish Biology**, [*s.l.*], v. 89, p. 1295-1301, 2016. DOI 10.1111/jfb.13037.

PASTANA, M. N. L.; BOCKMANN, F. A.; DATOVO, A. The cephalic lateral-line system of Characiformes (Teleostei: Ostariophysi):

anatomy and phylogenetic implications. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [*s.l.*], v. 189, n. 1, p. 1-46, 2020. DOI https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz105.

RABELLO, G. C. R**. Ictiofauna da região da Serra da Canastra, Minas Gerais: cavernas são filtros ambientais considerando-se riqueza, diversidade e comportamento alimentar?**. 2021. 80 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2021.

RATTON, P.; FERREIRA, R. L.; POMPEU, P. S. Fish community of a small karstic Neotropical drainage and its relationship with the physical habitat. **Marine and Freshwater Research**, [*s.l.*], v. 10, p. 1-9, 2018.

REIS, R. E. *Ancistrus cryptophthalmus* sp. n., a blind mailed catfish from the Tocantins River basin, Brazil (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). **Revue française d'Aquariologie Herpétologie**, [*s.l.*], v. 14. n. 3, p. 81-84, 1987.

RIZZATO, P. P. ; BICHUETTE, M. E. *Ituglanis boticario,* a new troglomorphic catfish (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae) from Mambaí karst area, central Brazil. **Zoologia**, [*s.l.*], v. 31, n. 6, p. 577-598, 2014. DOI 10.1590/S1984-46702014000600006

RIZZATO, P. P.; BICHUETTE, M. E. The laterosensory canal system in epigean and subterranean *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae), with comments about troglomorphism and the phylogeny of the genus. **Journal of Morphology**, [*s.l.*], v. 278, p. 4-28, 2016.

RIZZATO, P. P.; COSTA JUNIOR, E. P.; TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. *Trichomycterus dali*: a new highly troglomorphic catfish (Siluriformes: Trichomycteridae), from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul State, Central Brazil. **Neotropical Ichthyology**, [*s.l.*], v. 9, p. 477-491, 2011.

SECUTTI, S.; BICHUETTE, M. E. Ictiofauna da área cárstica de Presidente Olegário, Estado de Minas Gerais, com ênfase nas espécies subterrâneas. **Revista da Biologia**, [*s.l.*], v. 10, n. 2, p. 13-20, 2013. DOI 10.7594/revbio.10.02.03.

SOARES, D.; NIEMILLER, M. L. Sensory Adaptations of Fishes to Subterranean Environments. **BioScience**, [*s.l.*], v. 63, n. 4, p. 274-283, 2013. DOI https://doi.org/10.1525/bio.2013.63.4.7.

TENCATT, L. F. C.; BICHUETTE, M. E. *Aspidoras mephisto*, new species: the first troglobitic Callichthyidae (Teleostei: Siluriformes) from South America. **PLOS ONE**, [*s.l.*], v. 12, n. 3, p. e0171309, 2017. DOI 10.1371/journal.pone.0171309.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Subterranean Fishes of Brazil. *In*: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (ed.). **Biology of Subterranean Fishes**. New Hampshire: Science Publishers, 2010. p. 331-355.

TRAJANO, E.; SECUTTI, S.; BICHUETTE, M. E. Natural history and population data of fishes in caves of the Serra do Ramalho karst area, Middle São Francisco basin, northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, [*s.l.*], v. 9, n. 1, p. 129-133, 2009.

TRIQUES, M. L. *Eigenmannia vicentespelaea*, a new species of cave dwelling electrogenic neotropical fish (Ostariophisi: Gymnotiformes: Sternopygidae). **Revue française d'Aquariologie Herpétologie**, [*s.l.*], v. 23, n. 1-2, p. 1-4, 1996.

Gruta dos Brejões – Morro do Chapéu (BA)
Ataliba Coelho

Toca da Boa Vista – Campo Formoso (BA)
Ataliba Coelho

Gruta do Janelão – Itacarambi (MG)
Ataliba Coelho

organizadores

Robson de Almeida Zampaulo

Biólogo, de Santo André (SP), formado pelo Centro Universitário Fundação Santo André (FSA-2003/2004) e Mestre em Ecologia Aplicada pela Universidade Federal de Lavras (UFLA-2010). Especialista em ecologia de ecossistemas subterrâneos. Espeleólogo há 22 anos, analista ambiental especialista na Gerência de Espeleologia e Tecnologia da Vale (Cadeia de Valor Ferrosos), Membro do Grupo de Estudos Ambientais da Serra do Mar (GESMAR) e do Observatório Espeleológico (OE). Apaixonado por cavernas, paisagens cársticas e pela fauna singular que ali existe.

Xavier Prous

Bacharel em Biologia com ênfase em Ecologia e Mestre em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela Universidade Federal de Minas Gerais. Atualmente é analista ambiental especialista na Gerência de Espeleologia e Tecnologia da Vale onde atua no licenciamento ambiental e no desenvolvimento de estudos com foco na compreensão sobre a dinâmica de ecossistemas cavernícolas associados a litologia ferrífera. Com mais de 20 anos de atuação voltados à biologia subterrânea, seu maior desafio é a busca pela conciliação entre a produção mineral e a conservação dos ecossistemas subterrâneos.

agradecimentos

Esta obra é resultado de dois anos de trabalhos ininterruptos de organização, desenvolvimento, criação e inúmeras revisões de um grande grupo de especialistas em fauna subterrânea do Brasil. Portanto, é impossível iniciar este texto sem agradecer a colaboração dos 67 autores de 33 instituições que dedicaram seu tempo para a produção deste livro. Da mesma forma, agradeço a todos os alunos que trabalharam nesses laboratórios, biólogos consultores e espeleólogos em geral, corresponsáveis por muitas dessas descobertas, seja prospectando, explorando ou mapeando cavernas em diferentes regiões do Brasil, ou auxiliando diretamente na descoberta de muitas espécies novas ou mesmo já descritas. Também agradeço aos amigos André Bernardes Machado, Ataliba Coelho, Daniel Menin, Lucas Mendes Rabelo e Rodrigo Lopes Ferreira pelas maravilhosas fotos compartilhadas para a ilustração desse tão sonhado projeto. Impossível também não agradecer a equipe técnica da Superintendência de Projetos Prioritários (SUPPRI) da Secretaria de Estado de Meio-Ambiente e Desenvolvimento Sustentável do Estado de Minas Gerais (SEMAD), representada pelo Superintendente Rodrigo Ribas e pelas analistas Cibele de Aguiar Neiva, Karla Brandão Franco, Laura Bertolino de Souza Lima, Leilane Cristina Gonçalves Sobrinho, Marcela Cristina Prado Silva, Mariana Antunes Pimenta e Michele Alcici Sarsur, pela confiança depositada em nossa iniciativa, fruto de inúmeras discussões e trabalhos de campo no contexto do licenciamento ambiental. Fundamental se faz também agradecer a toda equipe técnica da Gerência de Espeleologia e Tecnologia - Cadeia de Valor Ferrosos - pelas parcerias e oportunidades nesses dez anos de trabalho na Vale. Agradecimento especial ao Iuri Viana Brandi, Rodrigo Dutra do Amaral e Raul Valentim pela confiança e apoio nos diferentes processos de licenciamento ambiental realizados nessse período. Agradeço à Fádua Vivecananda Oliveira e ao Marcos Brito pelas contribuições nos trabalhos de geoprocessamento e confecção dos mapas. À Flávia Guimarães, Editora Rupestre, agradeço a dedicação e o esmero com esta publicação. Foram meses de trabalho na revisão e editoração de cada detalhe, sempre com muita paciência e disposição para mantermos as informações sempre atualizadas dentro do possível. Agradeço ainda, à Aline da Silva Reis e Xavier Prous a contribuição nas revisões dos capítulos. Estarei eternamente em débito com Marconi Souza-Silva e Rodrigo Lopes Ferreira por abrirem as portas para minha especialização na Universidade Federal de Lavras - UFLA, onde contei com o apoio de uma equipe incrível à época, que seria o embrião do atual Centro de Estudos em Biologia Subterrânea (CEBS). Agradeço ainda ao Grupo de Estudos Ambientais da Serra do Mar (GESMAR), em especial, ao Prof. Luiz Afonso Vaz de Figueiredo pelo incentivo incondicional ao meu engajamento na pesquisa científica e na Espeleologia nos períodos mais remotos, com pouquíssimos recursos, mas com total disposição para novas descobertas. Finalmente, impossível não agradecer aos meus pais pelos ensinamentos, incentivo aos estudos e oportunidades que me permitiram seguir o caminho profissional que tanto amo: o estudo da fauna desses incríveis ambientes cavernícolas.

Robson de Almeida Zampaulo
Gerência de Espeleologia e Tecnologia – Vale
Grupo de Estudos Ambientais da Serra do Mar – GESMAR
Observatório Espeleológico - OE

Cavernas.

Formadas há milênios, vêm resistindo às mais diversas adversidades enquanto atravessam o tempo. No entanto, muito embora sejam rijas, se transformam lentamente, em uma dança invisível com os elementos.

E, nesta silenciosa coreografia e em sua mágica permeabilidade, aceitam outros que a elas se apegam.

Traços de nossa história, nelas foram gravados. Registros de uma rica vida pretérita, a elas foram agregados. Um passado longínquo foi sendo acumulado, tal qual frases escritas em um livro, ávido a ser lido.

E, dentre tudo que foi sendo incorporado, sempre estiveram abertas, muito embora escondidas e silenciosas, à vida.

Uma vida que, de tão curiosa, escolheu deixar a luz, em busca de novos mundos. E que, de tão bem recebida, muitas vezes decidiu ali ficar, mesmo frente às agruras da escuridão.

Uma vida que nelas encontrou refúgio, quando o mundo acima se fez inabitável. E que também passou a se transformar.

Essa vida diversa, mutável, espetacular e única também coreografa, cada qual de sua forma, envolvendo e conectando mundos, de luz e de sombras.

Mas, mesmo muitas vezes alheias ao mundo externo, esta vida nunca esteve tão ameaçada.

Nós, humanos, parece que esquecemos o que nos foi dado ao longo de milênios pelas cavernas. Abrigo, refúgio, acalento e união, sempre nos foram proporcionados por elas. Mas hoje, miramos somente na espessa rocha que as recobre, nos esquecendo de toda a mágica dança que lentamente continua a acontecer em suas entranhas.

As cavernas são um patrimônio único do povo brasileiro.

Guardam nosso passado, o passado de outras espécies que aqui viveram, formações geológicas únicas e uma fauna diversa e espetacular.

Elas (e muitos dos seus moradores) nos proporcionam serviços ecossistêmicos essenciais.

E ainda assim, vêm sendo consumidas em uma velocidade sem precedentes.

O conhecimento, resgatado através da leitura destes livros enterrados no tempo, é quem contém a receita de sua continuidade. Conhecimento este que, mais do que nunca, precisa ser disseminado.

Só assim, estes ambientes espetaculares, dotados de uma vida única, poderão ser salvos e continuar sua dança no tempo.

Rodrigo Lopes Ferreira
Centro de Estudos em Biologia Subterrânea – CEBS
Departamento de Ecologia e Conservação - DEC
Universidade Federal de Lavras - UFLA