

A CLASSIFICAÇÃO SCHINER-RACOVITZA DOS ORGANISMOS SUBTERRÂNEOS: UMA ANÁLISE CRÍTICA, DIFICULDADES PARA APLICAÇÃO E IMPLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO

THE SCHINER-RACOVITZA CLASSIFICATION OF SUBTERRANEAN ORGANISMS: A CRITICAL ANALYSIS, DIFFICULTIES OF APPLICATION AND CONSERVATION

Eleonora Trajano (1) & Regina Bessi (2)

(1) Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES), Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva – Universidade Federal de São Carlos (DEBE/UFSCar), São Carlos SP.

(2) Bióloga autônoma, São Paulo SP.

Contatos: etrajano@usp.br; regbessi@gmail.com.

Resumo

Apresentamos uma análise crítica da classificação ecológico-evolutiva geralmente aceita e utilizada dos organismos subterrâneos, proposta por Schiner em 1854 e complementada por Racovitza em 1907. Esse sistema é composto por três categorias, a dos troglóbios, dos troglófilos e dos troglóxenos. Inconsistências conceituais, sobretudo no que diz respeito aos troglóxenos, assim como na correspondência entre essas categorias de acordo com as definições originais e seu uso em classificações alternativas são discutidas. As categorias são redefinidas de acordo com Trajano (2012), o último autor a introduzir uma alteração conceitual relevante, baseada no modelo de população fonte-sumidouro. Dificuldades e armadilhas para aplicação da classificação de Schiner-Racovitza, assim como critérios práticos para distinção entre suas categorias são apresentados. Destacamos a importância de distinguir os acidentais dos organismos subterrâneos propriamente ditos, assim como troglóbios, i.e., espécies exclusivamente subterrâneas, de populações troglomórficas, as quais podem ou não ser restritas ao meio subterrâneo. Critérios para o reconhecimento de troglóxenos obrigatórios também são detalhados. Os problemas especiais envolvendo o estudo da fauna subterrânea de áreas ferruginosas são discutidos. Finalmente, é enfatizada a importância para a conservação de uma classificação cientificamente robusta, dentro de critérios claros e objetivos, como base para a elaboração de políticas ambientais eficientes de proteção aos sistemas subterrâneos.

Palavras-Chave: classificação Schiner-Racovitza; biologia subterrânea; evolução; fauna de cavernas; troglóbios, troglófilos, troglóxenos.

Abstract

Herein we critically analyse the generally accepted and applied ecological-evolutionary classification of subterranean organisms, first proposed by Schiner in 1854 and emended by Racovitza in 1907. This system is composed by three categories: troglobites, troglophiles and troglonexes. Conceptual inconsistencies are pointed, especially concerning the troglonex category, and correspondence between categories according to their original definitions and alternative classifications are discussed. The three categories are redefined according to Trajano (2012), the last author to introduce a relevant conceptual change based on the source-sink population model. Difficulties and pitfalls for application of the Schiner-Racovitza classification, as well as practical criteria for distinction between its categories are presented. We highlight the importance of distinguishing accidentals from subterranean organisms themselves, and troglobites, i.e., exclusively subterranean species, from troglomorphic populations, which may or may not be restricted to the subterranean environment. Criteria for recognition of obligatory troglonexes are also detailed. Special problems concerning the study of the cave fauna from ferriferous areas are discussed. The importance of rightly classifying the subterranean organisms according to the Schiner-Racovitza system for conservation of these fragile ecosystems is discussed.

Key-Words: Schiner-Racovitza classification; subterranean biology; evolution; cave fauna; troglobites, troglophiles, troglonexes.

1. INTRODUÇÃO

Praticamente todos os interessados em espeleobiologia¹ que leram textos, mesmo que básicos, ou assistiram palestras sobre o tema deparam-se com os termos “troglóbios”, “troglófilos” e “trogloxenos”, normalmente acompanhados de definições sucintas – troglóbios são animais só encontrados em cavernas (autores e palestrantes com real conhecimento sobre espeleobiologia tomam o cuidado de referir-se a meio subterrâneo no lugar de cavernas), troglófilos podem viver e completar seu ciclo de vida tanto no meio epígeo (superficial) e trogloxenos são encontrados regularmente no meio subterrâneo, mas devem sair periodicamente ao meio epígeo para completar o ciclo de vida. Adicionalmente, conceitua-se ainda troglóbios pela presença dos chamados troglomorfismos, definidos através dos exemplos mais comuns (referidos simplificada e não em termos de seu significado evolutivo).

Essa abordagem superficial gera a noção, altamente equivocada, de que é fácil e imediato enquadrar organismos encontrados em cavernas em alguma dessas três categorias. Esse problema vem se tornando mais sério, com consequências cada vez mais graves pelas potenciais implicações adversas na conservação do patrimônio espeleológico nacional em função das mudanças na legislação nos últimos anos. O mais grave acontece quando classificações enviesadas são incluídas em estudos ambientais que servem como base para determinação de graus de relevância de cavernas para fins de aplicação do Decreto Federal nº 6.640, de 7 de novembro de 2008. Considerando-se que muitos critérios biológicos constantes desse Decreto apoiam-se na classificação de Schiner-Racovitza, uma aplicação coerente e cientificamente consistente com os conceitos subjacentes à mesma é fundamental, e a própria continuidade de sistemas subterrâneos inteiros pode depender dela.

Este trabalho baseia-se, em grande parte, em Trajano; Carvalho (2017).

2. BREVE HISTÓRICO E ANÁLISE CRÍTICA DA CLASSIFICAÇÃO DE SCHINER-RACOVITZA

Em capítulo de obra publicada em 1854 sobre as cavernas de Adelsberg, na atual região que compreende Ljubljana, capital da Eslovênia, e Postojna, a maior e mais conhecida caverna desse país, explorada turisticamente desde o início do século 20, Schiner propôs três categorias (RACOVITZA, 1907): 1. hóspedes, ou habitantes

ocasionais: animais encontrados em cavernas, mas também na superfície, em qualquer local onde ocorram condições próprias ao seu estilo de vida (“*hôtes occasionels: animaux qu’on rencontre dans les grottes mais aussi à la surface, partout ‘wosich die ihrer Lebens artentsprechenden Bengungenvorfinden’*”) “[‘when one finds those constraints typical of their lifestyle’, traduzido do alemão por M. Plath]”; 2. troglófilos: animais que habitam as regiões onde a luz do dia ainda penetra e que podem, excepcionalmente, ser encontrados na superfície ou que tem apenas formas representativas lucícolas (“*troglophiles: animaux habitant les régions où la lumière du jour pénètre encore, qu’on peut, exceptionnellement, rencontrer à la surface ou qui ont seulement des formes représentatives lucicoles*”); 3. troglóbios: animais exclusivamente cavernícolas, que não se encontram jamais nas regiões epígeas, exceto no caso de eventos excepcionais como durante inundações (“*Troglobies: animaux exclusivement cavernicoles, qu’on ne rencontre jamais dans les regions épigées, sauf dans le cas d’événements exceptionnels comme les crues*”). Assumindo-se que Racovitza traduziu corretamente para o francês o texto de Schiner, em alemão, é importante notar que originalmente a categoria de troglófilos tinha uma acepção completamente distinta da atual, compreendendo animais fotófilos (atraídos pela luz = *lucicoles*), restritos à zona de entrada e penumbra, ou seja, o oposto da definição atual.

Em sua obra seminal *Essay sur les problèmes biospéologiques*, que marca o início da espeleobiologia moderna, o romeno Racovitza (1907) redefiniu as duas primeiras categorias, criando um novo nome para a primeira (trogloxenos) e mantendo a última (troglóbios) inalterada: 1. trogloxenos: animais desgarrados ou hóspedes ocasionais de cavernas, estes últimos atraídos pela umidade ou pelo alimento, mas que não as habitam constantemente nem aí se reproduzem (“*Trogloxènes: ce sont des égarés ou des hôtes occasionels, ces derniers attirés soit par l’humidité, soit par la nourriture, mais n’y habitant pas constamment et n’y reproduisant pas*”); 2. troglófilos: animais que habitam constantemente o meio subterrâneo, mas de preferência nas regiões superficiais; eles aí se reproduzem com frequência, mas podem também ser encontrados no meio externo (“*Troglophiles: habitent constamment le domain souterrain, mais de préférence dans ces régions superficielles; ils s’yreproduisent souvent, mais ils peuvent être aussi rencontrés à l’extérieur*”); 3. troglóbios: tem por habitat exclusivo o meio subterrâneo e ocorrem preferencialmente nas suas partes mais profundas (“*Troglobies: ont pour*

habitat exclusif le domaine souterrain et se tiennent de preference dans ces parties les plus profondes”). Racovitza ainda completa sua definição de troglófilos caracterizando-os como animais fotofóbicos (*“Ce sont des lucifuges très caractérisés”*), em franco contraste com a definição de Schiner.

Ao longo do tempo, a definição de troglóbios praticamente não mudou. Já a definição de troglófilos permaneceu imprecisa até a década de 1960, quando o influente espeleobiólogo estadunidense T.C. Barr Jr, que estabeleceu várias das bases teóricas da biologia subterrânea moderna, apresentou definições objetivas e cientificamente consistentes e robustas: 1. troglóbios, espécies obrigatórias, incapazes de sobreviver exceto em cavernas ou habitats hipógeos similares; 2. troglófilos, espécies facultativas, as quais habitam comumente cavernas e aí completam seu ciclo de vida, mas que também ocorrem em micro-ambientes epígeos abrigados, frescos e úmidos; 3. troglófilos, que frequentam cavernas como abrigo e microclima favorável, mas que devem retornar periodicamente à superfície para se alimentar; e 4. acidentais (BARR, 1967, 1968). Note-se que este autor retirou acidentais dos troglófilos, que são definidos de forma bastante clara, assim como os troglófilos.

Na Europa, Thinès; Tercafs (1972) também se destacam pela clareza na abordagem do tema. A respeito dos troglófilos, afirmam estes autores: *“ces organismes vivent dans le milieu extérieur mais pour diverses raisons très précises colonisent temporairement le milieu souterrain”* (esses organismos vivem no meio exterior, mas, por razões bem precisas [destaque nosso], colonizam temporariamente o meio subterrâneo). Quanto aos troglófilos, *“ces organismes vivent également dans le milieu extérieur... Ils choisissent ce milieu... certaines de leur potentialités... les prédisposent à vivre dans le milieu souterrain.... Ils se reproduisent dans les caverns et y ont une activité permanente”* (esses organismos vivem igualmente no meio exterior... Eles escolhem esse meio... certas potencialidades...os predispõe à viver no meio subterrâneo...Eles se reproduzem nas cavernas e tem aí uma atividade permanente).

Não é nosso propósito realizar uma revisão histórica exaustiva acerca do sistema Schiner-Racovitza, e sim destacar publicações que contém elementos relevantes ao assunto. Tratando-se este de um tema central na biologia subterrânea e tendo em vista sua complexidade, não é de surpreender que tenha sido objeto de muita discussão e críticas, redefinições e propostas alternativas, algumas extrema e desnecessariamente complicadas. As

controvérsias geralmente envolvem ostrogloxenos, uma categoria até hoje mal-compreendida e frequentemente utilizada de modo equivocado.

É o caso da proposta do italiano M. Pavan (não confundir com o geneticista brasileiro C. Pavan, que estudou o bagre cego de Iporanga, *Pimelodella kronei*, para seu Doutorado). No final da década de 1940, M. Pavan propôs um sistema hierárquico dicotômico teórico, baseado na habilidade de viver e reproduzir-se no meio subterrâneo (VANDEL, 1964; THINÈS; TERCAFS, 1972). Tal sistema resultou em sete categorias, as três primeiras (eutrogloxenos, subtrogloxenos e troglófilos) correspondendo a acidentais no sentido moderno. Dois termos – subtroglófilos e eutroglófilos – têm sido utilizados por alguns autores modernos, porém com sentidos distintos.

De acordo com M. Pavan, tanto subtroglófilos como eutroglófilos vivem no meio subterrâneo por escolha, mas os primeiros não se reproduzem aí. Portanto, eutroglófilos corresponderiam a troglófilos no sentido moderno, e subtroglófilos, a troglófilos em parte (já que há troglófilos que se reproduzem no meio subterrâneo, os quais não são contemplados por nenhuma categoria de M. Pavan).

Contrariamente ao que afirma Sket (2008), seguido por Culver; Pipan (2009) e Guimarães; Ferreira (2014), os subtroglófilos de M. Pavan não correspondem aos troglófilos de Racovitza, pois, por definição, estes últimos *“s’y reproduisent souvent”* [frequentemente se reproduzem em cavernas], enquanto os primeiros *“ne se reproduit pas”* [não se reproduzem] (VANDEL, 1964: 25). Ou seja, são conceitos absolutamente opostos, o que os autores parecem não perceber. O sistema classificatório de Pavan é pouco claro e desprovido de significado biológico, contendo categorias artificiais e supérfluas. Consequentemente, nenhuma de suas categorias tem suporte teórico-conceitual e não deve ser utilizada.

Racovitza, assim como muitos outros que se seguiram, associaram troglóbios à presença de modificações morfológicas (*“ils sont très modifiés et ils offrent les adaptations les plus profonds à la vie obscuricole”* [são muito modificados e frequentemente apresentam as adaptações mais profundas à vida na escuridão] - RACOVITZA, 1907: 437). Tais características, das quais as mais comuns e conspícuas são a regressão de estruturas visuais e da pigmentação escura do corpo (melanina, nos vertebrados e muitos invertebrados) foram denominadas “troglomorfismos” por Christiansen (1962). Em uma definição moderna, troglomorfismos seriam autapomorfias² de troglóbios relacionadas à vida subterrânea

(TRAJANO, 2012). Porém, é importante enfatizar que troglóbios são definidos pela restrição ao meio subterrâneo, ou seja, troglóbios são organismos que não podem mais viver na superfície. Troglóbios são, portanto, espécies para as quais o meio epígeo não é condizente com seu modo de vida. Isto pode ocorrer porque o ambiente epígeo mudou e/ou porque houve mudanças nos requerimentos ecológicos da população subterrânea, em função de diferenciação. Troglomorfismos podem ser, e frequentemente são, a causa dessa incompatibilidade com a vida epígea, mas não a definem.

3. NOVA ABORDAGEM AO SISTEMA SCHINER-RACOVITZA DE CLASSIFICAÇÃO DOS ORGANISMOS SUBTERRÂNEOS: TRAJANO (2012)

Embora consistente e objetiva em sua moderna acepção, quando se tomam as definições de Barr (1968) e Holsinger; Culver (1988), a classificação de Schiner-Racovitza ainda tem falhas que merecem ajustes conceituais. Um primeiro problema diz respeito ao nível de organização biológica das categorias, o que é muito vago, pois as definições referem-se genericamente a "animais" ou a "cavernícolas". São estes indivíduos, populações, espécies? A diferença é grande.

Existem vários casos registrados na literatura de aparentes troglóbios observados com certa regularidade no meio epígeo. Um exemplo clássico é a icônica salamandra europeia *Proteus anguinus*, do carste dinárico, ocasionalmente encontrada fora de cavernas por ocasião de enchentes. Outro exemplo é o bagre cego *P. kronei*, que frequentemente sai à noite na Ressurgência de Bombas para se alimentar. Se a definição de troglóbios for tomada no nível de indivíduos, então estes animais não o seriam.

Estudos populacionais baseados em marcação e recaptura e censos visuais, realizados no Brasil (e.g., MATTOX et al., 2008) e no exterior (FONG, 2004), indicam a ocorrência de populações-sumidouro em cavernas. Populações-sumidouro são aquelas que, uma vez isoladas da fonte de migrantes, extinguir-se-ão, em oposição a populações-fonte, que são autossuficientes (FONG, 2004). O modelo fonte-sumidouro foi desenvolvido para habitats periféricos, tais como poças de maré e lagoas marginais em planícies de inundação de grandes rios, aplicando-se igualmente a habitats subterrâneos como poças de travertinos (caso do bagre *Ituglanis epikarstikus*), riachos vadosos (*I. bambui*), cacimbas e poços dando acesso ao lençol freático (piaba-branca, *Stygichthys typhlops*).

Assim sendo, Trajano (2012) redefiniu as categorias de Schiner-Racovitza, adaptando-as ao modelo fonte-sumidouro: 1. troglóbios (Fig. 1) correspondem a populações-fonte exclusivamente subterrâneas; populações-sumidouro podem ser encontradas na superfície; 2. troglófilos (Fig. 2) incluem populações-fonte tanto em habitats hipógeos como epígeos, com indivíduos deslocando-se regularmente entre esses habitats, promovendo a introgressão de genes selecionados sob regimes epígeos em populações subterrâneas (e *vice-versa*); 3. troglógenos (Fig. 3) são casos de populações-fonte epígeas com indivíduos usando recursos subterrâneos; nos troglógenos obrigatórios, todos os indivíduos são dependentes tanto de recursos epígeos como hipógeos.



Figura 1. Opilião troglóbionid, gênero e espécie não descritos, da Caverna Santana, área cárstica do Alto Ribeira, São Paulo. Foto: Flávia Pellegatti Franco.



Figura 2. Aranha *Ctenus fasciatus*, espécie que frequentemente forma populações troglófilas no Alto Ribeira; exemplar macho. Foto: Renata Nunes.

A classificação de Schiner-Racovitza aplicar-se-ia a organismos subterrâneos, aqui definidos como unidades evolutivas que respondem a regimes seletivos subterrâneos. Habitats subterrâneos provêm

recursos, como alimento, abrigo, substrato, clima, que afetam as taxas de sobrevivência/reprodução. Tais unidades têm uma conexão histórica, filogenética, através de ancestrais comuns, portanto podem ser classificadas em sistemas biológicos taxonômicos. “Acidentais”, i.e., animais introduzidos em cavernas por acaso (arrastados por enchentes ou caindo por aberturas) ou que entram em cavernas em busca de abrigo, mas que são incapazes de se orientar, estão excluídos. Do ponto de vista ecológico, acidentais são recursos potenciais para organismos subterrâneos (alimento, substrato, etc.). Porém, recursos não têm conexão histórica, logo, quando um organismo torna-se recurso, não faz sentido classificá-lo taxonomicamente.

É importante enfatizar que troglóbios, troglófilos e troglóxenos são igualmente subterrâneos, i.e., são todos adaptados à vida subterrânea, cada qual ao seu modo.



Figura 3. Aranha *Enoploctenus cyclothorax*, exemplar troglóxeno na região de Intervalles, São Paulo.
Foto: Flávia Pellegatti Franco.

4. SISTEMA SCHINER-RACOVITZA NA PRÁTICA: DIFICULDADES E ARMADILHAS

As principais dificuldades para aplicação da classificação de Schiner-Racovitza são: 1. entendimento deficiente do arcabouço conceitual; 2. falta de conhecimento sobre a distribuição, biologia e ecologia dos táxons de interesse; 3. uso de métodos inadequados, principalmente esforço amostral insuficiente.

O problema dos troglóbios

Troglóbios são definidos pela ausência no meio epígeo. No entanto, não é logicamente possível

provar uma ausência, apenas levantar uma alta probabilidade, estatisticamente significativa, da mesma. Tal condição é raramente atingida. Assim, na prática, troglóbios em geral são reconhecidos após ter ocorrido diferenciação resultando no aparecimento dos troglomorfismos clássicos (redução de olhos e pigmentação).

Surgem aqui dois problemas. De um lado, no modelo alopátrico (diferenciação em isolamento geográfico), o qual responderia pela grande maioria dos casos de especiação, existe um lapso de tempo entre esse isolamento, que equivale à restrição ao meio subterrâneo definindo troglóbios, e o aparecimento de troglomorfismos. Nesta fase, teríamos troglóbios não troglomórficos, cuja detecção dependeria exclusivamente de levantamentos faunísticos epígeos extensivos.

Por outro lado, há táxons que já apresentam, no meio epígeo, estados de caráter considerados troglomórficos. Por exemplo, todos os diplópodes da grande ordem Polydesmida, a mais diversificada do grupo, são desprovidos de olhos, portanto apenas a despigmentação poderia ser considerada um troglomorfismo indicador do status de troglóbio (Fig. 4). Pequenos artrópodos de solo, tais como dipluros Campodeidae, sínfilos, palpígrados (Fig. 5), isópodes terrestres do gênero *Trichorhina* etc. são despigmentados e sem olhos, de modo que a possível condição de troglóbios é difícil de ser estabelecida, dependendo de estudos comparativos visando à verificação da presença de outros troglomorfismos, além de levantamentos no meio epígeo.



Figura 4. Diplópode Polydesmida troglóbio, de acordo com despigmentação. Foto: Alexandre Camargo.

Note-se, porém, que o encontro fortuito de exemplares troglomórficos no meio epígeo não é, por si, suficiente para descartar a condição de troglóbio. Como já comentado, assim como indivíduos epígeos podem ser introduzidos por acidente em cavernas e aí sobreviver por algum

tempo, o mesmo pode ocorrer com troglóbios na superfície, até mesmo com o estabelecimento de populações-sumidouro (como previsto na definição de troglóbios, cf. TRAJANO, 2012). Por esta razão, observações regulares e sistematizadas são necessárias para uma aplicação cientificamente embasada da classificação de Schiner-Racovitza.



Figura 5. Palpigradi: aracnídeos minúsculos originalmente de solo, todos são troglomórficos. Foto: Lubomir Kovac.

A morfologia é um indicador pouco confiável de habitat, pois contém sinal filogenético de histórias evolutivas passadas, frequentemente sob condições bem distintas das atuais. Por exemplo, o bagrinho cego da Chapada Diamantina, *Rhamdiopsis krugi* (Fig. 6) apresenta um mosaico de características sugerindo histórias aparentemente incongruentes: tamanho corporal miniaturizado e linha lateral no corpo reduzida indicam adaptação a espaços confinados, enquanto o alargamento da cabeça e do focinho (possibilitando melhor equilíbrio na meia-água e maior número de estruturas quimio- e mecanosensoriais) e o maior desenvolvimento do pseudotímpano (área de contato da bexiga natatória com a superfície do corpo, proporcionando melhor audição) seriam adaptações para espaços amplos, como as cavernas onde esses animais são encontrados atualmente. A explicação mais parcimoniosa para isso foi um modelo de colonização vertical do meio subterrâneo em duas etapas, a primeira através dos pequenos espaços do epicarste, seguida pela entrada nos espaços maiores abaixo do mesmo (BICHUETTE et al., 2015).

Resumidamente, seguem algumas das situações que podem representar complicadores para a classificação dos organismos subterrâneos de acordo com o sistema Schiner-Racovitza utilizando morfologia: falta de conhecimento das espécies epígeas para comparação com aquelas coletadas nas cavernas; utilização exclusiva desses caracteres, como tamanho dos apêndices, os quais resultam da

história evolutiva da espécie, que deve ser reconstituída a partir de estudos filogenéticos; desconhecimento do habitat original, onde os caracteres foram selecionados, e daquele(s) onde vive(m) atualmente a(s) população(ões)-fonte; troglomorfismos como estados de caráter já presentes em grandes grupos zoológicos endógeos ou criptobióticos, tais como a ausência de olhos e/ou de pigmentação nos diplópodes Polydesmida, colêmbolos da família Cyphoderidae (ZEPPELINI, 2012), dipluros Campodeidae (MORAIS et al., 2012), insetos Nicoletiidae (HENRIQUES; MENDES, 2012), ou em representantes criptobióticos (que vivem em locais protegidos no meio epígeo) de alguns grupos como besouros Carabidae (por exemplo, MOORE, 1980) e Histeridae (por exemplo, KOVARIK; CATERINO, 2005), estes últimos como exemplo da fauna especializada de cupinzeiros, que são importantes formadores de solo em rocha ferrífera (SCHAEFER et al. 2015).

Esses exemplos mostram que é necessário que sejam feitos estudos detalhados para esclarecer a distribuição geográfica e classificar espécies como troglóbios. Efetuar a classificação de exemplares coletados em cavidades com base em observações realizadas em apenas duas visitas de campo a cavernas em estações diferentes do ano, conforme legislação vigente, é insuficiente, uma vez que o habitat em que um exemplar é encontrado nem sempre corresponde àquele em que a morfologia foi selecionada. E permanece a questão: onde vive a espécie coletada, onde estariam suas populações-fonte para que seja tomada a decisão sobre seu destino durante o uso do solo?



Figura 6. *Rhamdiopsis krugi*, bagrinho troglóbio da Chapada Diamantina, Bahia. Foto: Danté Fenolio.

Troglófilos versus troglógenos

Para o reconhecimento da condição de troglófilos, é necessário encontrar evidências da ocorrência de populações-fonte subterrâneas: sinais

de alimentação e reprodução e presença de todas as fases do ciclo de vida em todo o habitat subterrâneo, ao longo do ciclo anual. Troglóxenos, por outro lado, são encontrados a distâncias dos contatos com o exterior compatíveis com suas capacidades locomotoras, permitindo um deslocamento regular entre os dois ambientes sem gasto energético excessivo (equilíbrio entre as vantagens do uso do meio subterrâneo como abrigo e os gastos do deslocamento). Por exemplo, Santos (1998), estudando o opilião *Serracutisoma spelaeum* (Mello-Leitão, 1933), troglóxeno obrigatório no Alto Ribeira, observou que os juvenis, como saem mais frequentemente para se alimentar em virtude do maior requerimento energético para o crescimento, posicionam-se mais próximo às entradas das cavernas que os adultos. Além disso, vários troglóxenos, inclusive obrigatórios, utilizam cavernas sazonalmente, desaparecendo das mesmas durante parte do ano. Portanto, para a distinção entre troglófilos e troglóxenos são fundamentais estudos populacionais na escala temporal anual.

Note-se, ainda, que, enquanto a distinção entre troglóbios e troglófilos tem uma base evolutiva, pois é resultado de diferenciação genética (após isolamento geográfico - modelo alopátrico de especiação, ou sem isolamento - modelos para e simpátrico; ver Mayr, 1942, para modelos de especiação), a separação entre troglófilos e troglóxenos é de natureza ecológica, pois está relacionada à disponibilidade de alimento. Há exemplos de cavernícolas que são troglóxenos nas condições usuais para o meio subterrâneo (baixa disponibilidade de nutrientes, como fator limitante), mas que, em circunstâncias excepcionais, como cavernas com colônias permanentes muito grandes de morcegos ("bat caves") e consequente abundância de guano, conseguem estabelecer populações troglófilas (HOLSINGER; CULVER, 1988). No Brasil, temos o caso da aranha *Mesabolivar* (Pholcidae), um troglóxeno comumente avistado nas paredes da zona de entrada e penumbra de cavernas carregando o saco de ovos nas quelíceras (Fig. 7), e que forma populações troglófilas nas cavernas areníticas da área cárstica de Altamira-Itaituba (TRAJANO; MOREIRA, 1991).

Outro exemplo são os grilos *Strinatia brevipennis* (Fig. 8), também do Alto Ribeira, restritos à zona da entrada de cavernas do Vale do Betari, onde grilos *Endecous* formam populações troglófilas; porém, na ausência destes últimos, *S. brevipennis* forma populações troglófilas, como ocorre nas cavernas Areias, na região de Espírito Santo-Caboclos, P.E. Intervalas e na porção paraense do Alto Ribeira (TRAJANO; GNASPINI, 2001). Esses exemplos mostram claramente que

espécies **não são** troglófilas, espécies **formam** populações troglófilas.



Figura 7. Aranha *Mesabolivar*, troglóxeno comum na zona de entrada de cavernas do Alto Ribeira; exemplar com saco de ovos nas quelíceras. Foto: João Allievi.



Figura 8. Grilo *Strinatia brevipennis*.
Foto: Renata Nunes.

Note-se que a diferença entre troglófilos e troglóxenos é que os primeiros **podem** sair de cavernas, ao passo que os últimos **devem** sair regularmente das mesmas. Ou seja, registros de indivíduos saindo de cavernas ou entrando nestas não constitui, por si, evidência de status, à medida que seria inútil indagar a intenção da criatura. A solução deste problema está, mais uma vez, na

realização de estudo populacional de longo prazo, dentro de uma abordagem cronobiológica, com foco na observação de eventuais padrões cíclicos de entrada e saída de indivíduos. A ocorrência destes padrões é esperada para troglóxenos, definidos exatamente em função dos mesmos ("must return **periodically** [destaque nosso] to the surface for food" - BARR, 1968:43). São raros, em todo o mundo, estudos dessa natureza enfocando invertebrados. Exemplos brasileiros incluem *S. spelaeum*, que apresenta padrões cíclicos bem definidos de saída e entrada de cavernas para forrageio noturno (SANTOS, 1998), em oposição ao grilo *Strinatia brevipennis*, também do Alto Ribeira, para o qual nenhum padrão foi detectado (HOENEN; MARQUES, 1998), como esperado para um troglófilo (MENNA-BARRETO; TRAJANO, 2015).

O reconhecimento de troglóxenos obrigatórios depende de dados sobre a biologia e a distribuição da espécie, além da ecologia populacional, indicando que essa distribuição está correlacionada e limitada à presença de cavernas. Desde a década de 1960, "grilos" *Hadenocetus* (Rhaphidophoridae) de áreas cársticas do Kentucky (EUA) foram reconhecidos como troglóxenos obrigatórios com base em censos visuais realizados ao longo de várias estações, que revelaram a ocorrência de ritmos circadianos, e análise de itens alimentares demonstrando serem de origem epígea. Estes grilos podem ser encontrados nas zonas mais profundas das cavernas, mas só durante a fase reprodutiva. No Brasil, o único troglóxeno obrigatório conhecido como tal até o momento é o já mencionado *S. spelaeum*, que ocorre na área cárstica do Alto Ribeira, sul de São Paulo (GNASPINI, 1996; SANTOS, 1998, referindo-se a "strict troglóxenos"). Opiliões de outras espécies deste gênero subtropical, também comuns na entrada de cavernas, são troglóxenos não-obrigatórios.

Um exemplo das consequências negativas da associação entre o conhecimento deficiente sobre a biologia e distribuição das espécies e um entendimento equivocado do conceito de troglóxenos obrigatórios é o trabalho de GUIMARÃES; FERREIRA (2014). Estes autores incluíram nessa categoria várias espécies de morcegos que utilizam cavernas no Brasil com base em uma classificação do modo de uso desses abrigos dentro de um sistema de "essencialmente cavernícolas" *versus* "cavernícolas oportunistas", sem fornecer qualquer indicação dos dados utilizados para o enquadramento de cada espécie nessas classes. Em primeiro lugar, o próprio termo "essencialmente" é biologicamente inadequado, pois remete ao essencialismo aristotélico, pré-darwinista,

que é a base do atual tipologismo usado na parataxonomia (ver TRAJANO et al., 2012). De acordo com a definição acima, tratar-se-iam de espécies "que se abrigam majoritariamente (destaque nosso) em cavernas". Isto poderia ser interpretado como forte preferência por abrigos rochosos, no sentido da "litofilia" típica de muitos filostomíneos (grupo parafilético de Phyllostomidae, constituído por espécies carnívoras e predadoras de insetos pousados) e insetívoros como *Furipterus horrens* e *Natalus macrourus* (TRAJANO, 1985). Neste caso, houve um erro na associação desta condição à de troglóxenos obrigatório que, por definição, seriam exclusivamente, e não preferencialmente cavernícolas.

Se, por outro lado, "essencialmente cavernícola" for interpretado como exclusivamente cavernícola, então o erro refere-se à classificação em si, pois não há evidência de que qualquer dessas espécies de fato utilize única e exclusivamente cavernas como abrigo diurno. Na realidade, para a maioria delas as evidências apontam o contrário. Koopmann (1982), por exemplo, traz, para a maioria das espécies consideradas essencialmente cavernícolas, distribuições que incluem tanto áreas cársticas como não cársticas. Um caso emblemático é o do nectarívoro *Anoura caudifer* (Fig. 9), encontrado em diversos tipos de formações vegetais, na Mata Amazônica (REIS; PERACCHI, 1987), Atlântica (SIPINSKI; REIS, 1995; PEDRO; TADEI, 1997), e mesmo em cidades, na condição de morcego urbano, o mesmo ocorrendo com *A. geoffroyi* (PACHECO et al. 2010); após 70 ocasiões de coleta ao longo de mais de dois anos de estudo, Taddei; Pedro (1996) inferem que os morcegos dessas duas espécies sequer seriam troglóxenos no Baixo Ribeira. *A. geoffroyi* foi também registrada na caatinga, a várias dezenas de quilômetros de qualquer caverna, assim como *Pteronotus parnellii*, *Peropteryx macrotis* e *Dyphilla ecaudata* (MARES et al., 1981), para citar algumas outras espécies igualmente classificadas de forma equivocada como troglóxenos obrigatórios na publicação acima citada. Note-se que *P. parnellii* é um morcego amplamente distribuído na Amazônia, incluindo o Médio Tapajós (REIS; SCHUBART, 1979) e a região de Manaus (REIS; PERACCHI, 1987), entre várias outras. Assim como o vampiro comum, *Desmodus rotundus*, *D. ecaudata* utiliza tanto cavernas como ocos de árvores, em áreas abertas e florestadas (NOWAK, 1994); não há qualquer razão para se postular um uso distinto de abrigos diurnos por essas duas espécies, ou para *A. caudifer* e *Carollia perspicillata*, para citar outras espécies comuns em cavernas brasileiras.

Note-se que morcegos com forte preferência por abrigos rochosos serão naturalmente capturados muito mais facilmente em cavernas. Na realidade, qualquer espécie é mais facilmente amostrada nos abrigos, e as cavernas são os melhores locais para coleta de morcegos. É possível que alguma espécie brasileira, como *Furipterus horrens*, seja de fato troglóxena obrigatória. A questão é que ainda não existem dados suficientes para se afirmar isso e os argumentos expostos em GUIMARÃES; FERREIRA (2014) não são os corretos. Exemplos de troglóxenos obrigatórios (ver, por exemplo, THINÈS; TERCAFS, 1972) são raros em todo o mundo e, no caso dos morcegos, os casos comprovados o foram após décadas de estudos populacionais caso-a-caso (e.g., KUNZ; REICHARD, 2010) e tratam-se espécies que hibernam, portanto de zonas temperadas, utilizando as poucas cavernas que apresentam condições ideais para tal; morcegos tropicais não apresentam este requerimento ecofisiológico. O ponto central não é comprovar que há indivíduos utilizando habitats subterrâneos e sim encontrar evidências de que nenhum indivíduo da espécie pode completar seu ciclo de vida sem utilizar recursos desse ambiente.



Figura 9. Indivíduo de *Anoura caudifer* (morcego Phyllostomidae nectarívoro) em pouso misto com exemplar de *Carollia perspicillata* (à frente; Phyllostomidae predominantemente frugívoro), em casa abandonada. No detahe: *A. caudifer*. Foto: Wilson Uieda.

Concluindo, se já é difícil confirmar a condição de troglóxeno, pois isso depende da demonstração de que cada indivíduo que utiliza o meio subterrâneo desloca-se regularmente para a superfície, a determinação do status de troglóxeno obrigatório é muito mais trabalhosa, pois implica na comprovação de que cada indivíduo da espécie também depende do meio subterrâneo para completar seu ciclo de vida. Ou seja, o troglóxeno obrigatório é tão dependente da integridade do meio

subterrâneo quanto o troglóbio para sua sobrevivência.

Enfim, dada sua importância para a conservação, a detecção de troglóxenos obrigatórios deve ser encarada com grande responsabilidade. Evidência dessa condição, que não pode em hipótese alguma ser considerada como conclusiva e sim como indicação da necessidade de estudos populacionais de longo prazo, é a distribuição da espécie restrita a áreas cársticas, desde que áreas não cársticas com potencial para ocorrência da mesma tenham sido devidamente prospectadas.

Indivíduos isolados encontrados em cavernas frequentemente são considerados troglóxenos em função da noção equivocada de que troglóxenos são raros enquanto troglófilos são comuns nesse ambiente. Na realidade, densidade populacional não é critério de aplicação do sistema Schiner-Racovitza, uma vez que este parâmetro depende de condições ecológicas locais, apresentando a mesma amplitude de variação dentro de cada uma das três categorias, pois variações no tamanho e densidade populacionais podem ocorrer dentro da mesma espécie, como observado para o cascudo troglóbio de Goiás, *Ancistrus cryptophthalmus* (TRAJANO, 2001).

Provavelmente devido à pressão de competição interespecífica reduzida em relação ao exterior, densidades de populações troglófilas podem ser bem superiores às das epígeas. É o caso da aranha errante, *Ctenus fasciatus*, um troglófilo comum em cavernas do Alto Ribeira, porém raramente encontrada na superfície. A espécie foi descrita em 1943 com base em um exemplar fêmea, aparentemente coletada em caverna; o macho da espécie (Fig. 2) só foi conhecido na década de 1970 (também coletado em caverna) e exemplares epígeos só vieram a ser encontrados nos anos 2000, quando dois exemplares foram observados, um a aproximadamente 20 metros e o outro a menos de cinco metros da entrada da mesma caverna (F. Pellegatti-Franco obs pess., 2004). Este é um exemplo ilustrativo da necessidade de esforços de amostragem no meio epígeo que podem ser bem superiores aos empreendidos em cavernas quando o objetivo é classificar organismos subterrâneos de acordo com o sistema Schiner-Racovitza.

5. O CASO DAS CAVERNAS EM ROCHAS FERRUGINOSAS

O conhecimento sobre cavernas em rochas ferríferas é novo e promissor para a espeleobiologia, à medida que milhares dessas cavernas vêm sendo descobertas e prospectadas em estudos ambientais

para licenciamento de empreendimentos na última década e meia (por exemplo, PILÓ et al. 2015).

Um pouco da geologia física das formações ferríferas no Brasil é necessária para compreender o ambiente subterrâneo característico que nelas se formam. Essas formações estão geralmente dispostas em serras e planaltos protegidos de processos erosivos por rocha mais resistente (canga) no topo e, às vezes, nas encostas (canga ou ferricrete) (PILÓ et al., 2015). Estes autores caracterizaram a ocorrência de cavidades em rocha ferrífera no Brasil como “em grande profusão no substrato rochoso”, sendo que a maior parte delas é encontrada no contato entre tais rochas resistentes e a formação ferrífera localizada logo abaixo. Mencionam, ainda, que as conexões entre os vazios são ampliadas na porção superficial da rocha exposta a intemperismo, ocorrendo também conexões entre os vazios superficiais e a superfície.

A existência de aquíferos em rochas ferríferas e itabiritos (por exemplo, MOURÃO, 2007; MOURÃO et al., 2006) seria outra característica física a ser agregada ao ambiente subterrâneo das rochas ferríferas. Beato et al. (2006) cita profundidades de poços entre 50 e 120 m em formação ferrífera e entre 68 e 349 m para itabirito, e níveis piezométricos variando de surgentes a 190 m para aquíferos itabiríticos no Quadrilátero Ferrífero.

Dada a existência de conexões entre os espaços maiores (cavernas) nas rochas ferríferas (PILÓ et al., 2015), a descrição de Howarth (1983) para ambiente subterrâneo em rochas carbonáticas, com micro-, meso- e macro-cavidades conectadas no interior da rocha, cabe também para o encontrado nas rochas ferríferas, uma vez que os animais que percorrem tanto uma como outra rocha seriam os mesmos. De fato, há relatos de ocorrência de artrópodes no interior de canalículos na rocha ferrífera (ANDRADE; SABACK, 2015; SOARES et al., 2016). Com essas descobertas, formou-se a percepção de existência de ambiente subterrâneo superficial nas formações ferríferas (BICHUETTE et al., 2015).

Contudo, cabe indagar onde estaria o ambiente subterrâneo nessas rochas, se somente na porção mais superficial ou também na porção mais profunda dessas formações (a princípio, com discontinuidades mais estreitas), assim como indagar se se estende em conexões com outras litologias adjacentes com potencial espeleogenético. Conhecer os limites do ambiente subterrâneo justifica-se por ter, como importante consequência prática, em qualquer litologia, assegurar a coleta epígea longe das conexões do ambiente subterrâneo. Caso não sejam prospectados esses limites, faz-se

necessário conhecimento da geomorfologia local para tentar não sobrepor a busca por espécies subterrâneas e epígeas.

Expandindo um pouco mais sobre tais limites, além de conexões entre os vazios da rocha ferrífera, deve ser considerada a possibilidade da existência de habitats subterrâneos nas litologias adjacentes e destes estarem conectados com o meio subterrâneo da rocha ferrífera. Litologias com potencial espeleogenético, como dolomitos e quartzitos, podem estar estratificados e ter afloramentos adjacentes à rocha ferrífera (por exemplo, BEATO et al., 2006, para o Quadrilátero Ferrífero). O trânsito de troglóbios entre diferentes litologias através do MSS – Meio Subterrâneo Superficial foi registrado por JUBERTHIE et al. (1980). De fato, a ocorrência de opilião troglomórfico da família Cryptogeobiidae (*aff. Spinopilar*) em diferentes cavernas em rocha ferrífera e também em caverna no quartzito adjacente no Quadrilátero Ferrífero (COELHO et al., 2010) sugere unidade do meio subterrâneo entre as litologias, se tal espécie for realmente troglóbia. Porém, não se descarta a dispersão por superfície, uma vez que a família é tipicamente de solo, existindo espécies de outros gêneros com regressões semelhantes amostradas fora de cavidades (KURY, 2014), o que demonstra, mais uma vez, a importância fundamental de estudos taxonômicos comparativos. Há vários outros grupos de solo com estados regressivos de caracteres amostrados em cavernas ferruginosas que se encontram nessa situação duvidosa, como aranhas Prodidomidae e Ochyroceratidae.

Assim, a classificação ecológico-evolutiva das espécies subterrâneas de formações ferríferas parece ter um complicador a mais em relação àquelas de litologias com sistemas subterrâneos apresentando menos conexões com a superfície, como as rochas calcárias. Tal complicador é consequência da natureza altamente porosa da rocha, que facilita o trânsito da fauna tanto em seu interior como para dentro e para fora de suas discontinuidades ao longo de toda sua superfície, adicionando-se ainda a possibilidade de conexão com discontinuidades de litologias anexas.

A fim de se contornar tais problemas, devem ser efetuados estudos adicionais com foco na dispersão, para verificar se superficial, subterrânea ou ambas, e estudos de preferência de habitat no perfil edáfico, estes com o objetivo de evitar que espécies epígeas endêmicas do planalto ferrífero sejam confundidas com espécies subterrâneas. Para exemplificar, JUBERTHIE et al. (1980) empregaram método para detecção de dispersão subsuperficial, enquanto GERS (1998) usou método para

caracterização da distribuição da fauna ao longo do perfil edáfico. Dispositivos para captura no interior de formações ferríferas foram utilizados, por exemplo, por HUMPHREYS et al. (2006); descrições podem ser encontradas em EPA-WA (2016a; 2016b).

Em resumo, levantamentos faunísticos subterrâneos em formações ferríferas devem compreender, além da serra ou do planalto em rocha ferrífera, também partes mais profundas da rocha e os aquíferos, com o objetivo de se evitar negligenciar espécies por serem de mais difícil coleta e, adicionalmente, cavidades de litologias adjacentes e acúmulos clásticos ao longo das encostas.

6. IMPLICAÇÕES PARA CONSERVAÇÃO

Troglóbios são altamente singulares em virtude de seu elevado grau de diversidade genética, expresso através do acúmulo de autapomorfias (características exclusivas) morfológicas, fisiológicas, ecológicas e comportamentais relacionadas ao modo de vida subterrâneo; conseqüentemente, essas espécies contribuem significativamente para a biodiversidade global (TRAJANO et al., 2016). Troglófilos e troglóxenos são também singulares em sua grande flexibilidade ecológica, necessária à vida em ambientes tão contrastantes como o epígeo e o hipógeo. Na grande maioria de modelos de evolução subterrânea é proposta a origem de troglóbios a partir de populações troglófilas isoladas no meio subterrâneo, o que justifica a proteção destas como ancestrais potenciais de futuros troglóbios. Além disso, troglófilos abundantes em cavernas porém raros no meio epígeo podem ser recolonizadores importantes deste último, especialmente após longos períodos de clima adverso, tornando-se elemento-chave para a sobrevivência dessa meta-população ou mesmo da espécie.

A fragilidade ecológica e vulnerabilidade dos troglóbios, consequência do alto grau de endemismo, raridade e turnover populacional lento é bem conhecida e reconhecida tanto por espeleólogos como pelos órgãos ambientais responsáveis pelas políticas de conservação das cavernas brasileiras. Por outro lado, troglóxenos obrigatórios podem ser tão ou mais vulneráveis em virtude da dependência da integridade tanto do meio subterrâneo como do superficial, porém não recebem o mesmo tipo de reconhecimento. Essa incoerência fica muito clara no Decreto 6640: enquanto a presença de troglóbios raros (categoria em que se poderia incluir praticamente todos, dependendo do critério de

raridade aplicado) confere à caverna o status de relevância máxima - o único que garante algum tipo de proteção, e nem sempre completa -, a de troglóxenos obrigatórios, muito mais raros, portanto mais singulares, é apenas critério para relevância alta, o que equivale a proteção nenhuma, pois a legislação permite supressão de cavernas assim classificadas.

O fato é que a "compensação" por impactos irreversíveis chegando à supressão de cavernas de alta relevância, representada pela preservação de duas outras de "mesmo tipo", prevista no referido Decreto (Art. 4º, § 1º No caso de empreendimento que ocasione impacto negativo irreversível em cavidade ... com grau de relevância alto, o empreendedor deverá adotar ... medidas e ações para assegurar a preservação ... de duas cavidades ..., com o mesmo grau de relevância, de mesma litologia e com atributos similares ...), é uma falácia - além de a unidade de habitat não ser a caverna e sim o sistema subterrâneo ou o afloramento rochoso contínuo, não existem duas cavernas ou unidades de habitat iguais. Tal impossibilidade já está prevista no próprio Decreto: § 3º Não havendo, na área do empreendimento, outras cavidades representativas que possam ser preservadas sob a forma de cavidades testemunho, o Instituto Chico Mendes poderá definir, de comum acordo com o empreendedor, outras formas de compensação. A própria tentativa de justificar a destruição do que deveria ser preservado por se deixar de destruir algo que não se pretende tocar já é, por si, ilógica do ponto de vista da conservação. Tal raciocínio, encontrado na legislação brasileira, abre brecha para que a escolha da área a ser conservada seja baseada em valores estratégicos para a economia e não em valores da fauna subterrânea, que pode ser insubstituível.

Vê-se, portanto, que uma classificação criteriosa e minimamente confiável de qualquer organismo subterrâneo de acordo com o sistema de Schiner-Racovitza, apoiada em uma base teórico-conceitual lógica e coerente, derivada da teoria evolutiva e utilizando o método comparativo, assim como em empíricos robustos e suficientes, tem interesse não apenas acadêmico, como também é o primeiro passo para a elaboração de políticas ambientais eficientes para preservação dos sistemas subterrâneos e biodiversidade associada.

Os principais desafios para se classificar organismos encontrados em habitats subterrâneos dentro das categorias do sistema Schiner-Racovitza são: 1. Distinguir acidentais, que não tem qualquer significado para conservação, dos organismos subterrâneos propriamente ditos, sobretudo aqueles

com baixas densidade populacionais, os quais requerem amplas áreas geográficas para manutenção de populações efetivas minimamente viáveis; 2. separar troglóbios de populações troglófilas pertencendo a táxons epígeos com estados troglomórficos de caracteres; 3. reconhecer troglóxenos, identificando os obrigatórios, que são prioridade para conservação, juntamente com troglóbios (independentemente de serem raros ou não).

Para muitas populações subterrâneas, cavernas são apenas parte, por vezes bastante pequena, do habitat natural. Esses animais podem migrar entre elas e a rede contígua de pequenos espaços em torno das mesmas, tanto em uma base cíclica, sazonal, como não cíclica (GIACHINO; VAILATI, 2010). Variações infra-anuais, i.e. com período superior ao anual (12 meses), também podem ocorrer (TRAJANO, 2013). Assim sendo, uma classificação minimamente confiável de acordo com o sistema Schiner-Racovitza depende de estudos cujo desenho experimental satisfaça os seguintes critérios (TRAJANO, 2016): -

amostragens regularmente distribuídas em diferentes estações do ano e ao longo de pelo menos três ciclos anuais; - coletas em áreas epígeas adjacentes; - testes de suficiência amostral.

Uma classificação equivocada dos organismos subterrâneos compromete políticas de conservação do patrimônio espeleológico. Enquanto as condições mínimas necessárias não são atingidas, o princípio da precaução deve ser seguido. Contudo, a tomada de decisão só deve ser feita sobre a classificação considerada definitiva dentro do estado-da-arte do conhecimento e tendo em vista os objetivos do estudo em questão.

AGRADECIMENTOS

Somos gratas a Flávia Pellegatti Franco e aos revisores anônimos designados pelo periódico Espeleo-Tema pela leitura crítica do manuscrito e sugestões que contribuíram para seu aprimoramento. Agradecemos também a Flávia e a Wilson Uieda, Alexandre Camargo, Danté Fenolio, Renata Nunes e Lubomir Kovac, pela disponibilização das fotos.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, R.; SABACK, L. Levantamento da fauna troglomórfica em meso e micro cavidades no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. In: I Simpósio Brasileiro de Biologia Subterrânea, 2015, Lavras. SBBS –**Resumos**. Lavras. 2015. v. 1.
- BARR, T.C.Jr. Observations on the ecology of caves. **American Naturalist**, v.101, p.475-491, 1967.
- BARR, T.C.Jr. Cave ecology and the evolution of troglobites. **Evolutionary Biology**, v.2, p. 35-102, 1968.
- BEATO, D.A.C.; MONSORES, A.M.; BERTACHINI, A.C. Potencial aquífero nos metassedimentos do Quadrilátero Ferrífero - Região da APA SUL RMBH - MG. **Congresso Brasileiro de Águas Subterrâneas**, 14, 2006, Curitiba. **Anais**. Curitiba, ABAS, 2006.
- BICHUETTE, M.E.; FONSECA-FERREIRA, R.; GALLÃO, J.E. Biota subterrânea associada às cavernas em formações ferríferas. In: RUCHKYS, U.A.; TRAVASSOS, L.E.P.; RASTEIRO, M.A.; FARIA, L.E. (Orgs.). **Patrimônio Espeleológico em Rochas Ferruginosas**. Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2015. p.174-191.
- BICHUETTE, M.E.; RANTIN, B.; HINGST-ZAHER, E.; TRAJANO, E. Geometric morphometrics throws light on evolution of the subterranean catfish *Rhamdiopsiskrugi* (Teleostei: Siluriformes: Heptapteridae) in eastern Brazil. **Biological Journal Linnean Society**, v.114, p. 136–151, 2015.
- CHRISTIANSEN, K. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Spelunca**, v.2, p.76-78, 1962.
- COELHO, A; PILÓ, L.B.; AULER, A.; BESSI, R. **Espeleologia da área do Projeto Apolo, Quadrilátero Ferrífero, MG**. Belo Horizonte: Carste Consultores Associados, 2010. 179p. Relatório não publicado.
- CULVER, D.C.; PIPAN, T. **The biology of caves and their subterranean habitats**. New York: Oxford University Press, 2009.

- EPA-WA (Environmental Protection Authority, Western Australia). **Subterranean fauna survey.** Environmental Assessment Guideline No. 12. June 2013. Technical Guidance. 2016a, 20p. Disponível em: http://www.epa.wa.gov.au/sites/default/files/Policies_and_Guidance/Technical%20Guidance-Subterranean%20fauna-Dec2016.pdf. Acesso em 13 dez. 2016.
- EPA-WA (Environmental Protection Authority, Western Australia). **Sampling methods and survey considerations for subterranean fauna in western Australia.** Guidance Statement n. 54a, August 2007. 2016b, 32p. Disponível em: http://www.epa.wa.gov.au/sites/default/files/Policies_and_Guidance/Tech%20guidance-%20Sampling-Subt-fauna-Dec-2016.pdf. Acesso em 13 dez. 2016.
- FONG, D.W. Intermittent pools at headwaters of subterranean drainage basins as sampling sites for epikarst fauna. In: JONES, W.K.; CULVER, D.C.; HERMAN, J.S. (Eds). **Epikarst.** Karst Waters Institute Special Publication 9, p.114-188, 2004.
- GERS, C. Diversity of energy fluxes and interactions between arthropod communities. **Acta Oecologia**, v.19, n.3, p.205-213, 1998.
- GIACHINO; VAILATI, D. **The subterranean environment. Hypogean life, concepts and collecting techniques.** Verona: WBA Handbooks 3, 2010.
- GNASPINI, P. Population ecology of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from south-eastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). **Journal of Zoology**, v.239, p.417-435, 1996.
- GUIMARÃES, M.M.; FERREIRA, R.L. Morcegos cavernícolas do Brasil: novos registros e desafios para conservação. **Revista Brasileira de Espeleologia**, v.2, n.4, 2014. 33p.
- HENRIQUES, A.L.; MENDES, L. *Zygentoma*. In: RAFAEL, J.A.; MELO, G.A.R.; CARVALHO, C.J.B.; CASARI, S.A.; CONSTANTINO, R. (Eds.). **Insetos do Brasil.** Ribeirão Preto: Holos, 2012. p.225-229.
- HOWARTH, F. G. Ecology of cave Arthropods. **Annual Review of Entomology**, v.28, p. 365-389, 1983.
- HOENEN, S.M.; MARQUES, M. Circadian patterns and migration of *Strinatia brevipennis* (Orthoptera: Phalangopsidae) inside a cave. **Biological Rhythm Research**, v.29, p.480-487, 1998.
- HOLSINGER, J.R.; CULVER, D.C. The invertebrate cave fauna of Virginia and a part of Eastern Tennessee: Zoogeography and ecology. **Brimleyana**, v.14, p.1-162, 1988.
- HUMPHRIES, G.; BLANDFORD, D.C.; BERRY, O.; HARVEY, M.; EDWARD, K.; MAIER, M. **Mesa A and Robe Valley Mesas Troglotic Fauna Survey.** Subterranean fauna assessment Report. North Perth (WA): Biota Environmental Science Pty Ltda. 2007.64 p + 2 appendices.
- JUBERTHIE, C.; DELAY, B.; BOUILLON, M. Extension du milieu souterrain zone non-calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les coleopterestroglobies. **Mémoires de Biospéologie**, v. 7, p. 19-52. 1980.
- KOOPMANN, K.F. Biogeography of the Bats of South America. In: Mars M. and Genoways, H.H. (Eds.). **Mammalian biology in South America. Special Publication of Pymatuning Laboratory of Ecology**, v.6, p.273-302, 1982.
- KOVARIK, P.W.; CATERINO, M.S. Histeridae Gyllenhal 1808. In: BERUTEL, R.G.; LESCHEN, R. et. al. (Eds.) **Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga Part 1).** Berlim: Walter de Gruyter GmbH & Co, 2005. p.190-222.

- KUNZ, T.H.; REICHARD J.D. 2010. **Status review of the little brown myotis (*Myotis lucifugus*) and determination that immediate listing under the endangered species act is scientifically and legally warranted. Status Review.** Boston: Boston University's Center for Ecology and Conservation Biology.
- 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**, v. 172, p. 1-48, 2014.
- MARES, M.A.; WILLIG, M.R.; STREILEIN, K.E.; LACHER, T.E. Jr. The mammals of northeastern Brazil: a preliminary assessment. **Annual Carnegie Museum**, v.50, n.4, p.81-137, 1981.
- MATTOX, G.M.T.; BICHUETTE, M.E.; SECUTTI, S.; TRAJANO, E. Surface and subterranean ichthyofauna in the Serra do Ramalho karst area, northeastern Brazil, with updated lists of Brazilian troglobitic and troglophilic fishes. **Biota Neotropica**, v.8, p.145-152, 2008.
- MAYR, E. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York. 1942.
- MENNA-BARRETO, L.; TRAJANO, E. Biological Rhythmicity in Subterranean Animals: A Function Risking Extinction? In: AGUILAR-ROBLERO, R.; DÍAZ-MUÑOZ, M.; FANJUL-MOLES, M. (Eds.). **Mechanisms of circadian systems in animals and their clinical relevance.** Switzerland: Springer International Publishers, 2015. pp 55-68.
- MORAIS, J.W.; FIGUEIREDO, A.R.; ADIS, J.U. Diplura Borner, 1904. In: RAFAEL, J.A.; MELO, G.A.R.; CARVALHO, C.J.B.; CASARI, S.A.; CONSTANTINO, R. (Eds.). **Insetos do Brasil.** Ribeirão Preto: Holos, 2012. p. 214-218.
- MOORE, B.P. A synopsis of the New Zealand Anillini (Coleoptera: Carabidae: Bembidiinae), with descriptions of new genera and species. **New Zealand Journal of Zoology**, v. 7, n. 3, p. 399-406, 1980.
- MOURÃO, M.A.A. **Caracterização hidrogeológica do aquífero Cauê, Quadrilátero Ferrífero, MG.** 2007. 297 p. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Minas Gerais, Escola de Engenharia, Belo Horizonte.
- MOURÃO, M.A.A.; LOUREIRO, C.O.; ALKMIM, F.F. O aquífero Cauê na região metropolitana de Belo Horizonte, Quadrilátero Ferrífero, MG. Congresso Brasileiro de Águas Subterrâneas, 14, 2006, Curitiba. **Anais.** Curitiba, ABAS, 2006.
- NOWAK, R.M. 1994. **Walker's Bats of the World.** The Johns Hopkins University Press, 1994. 287 p.
- PACHECO, S.M.; SODRÉ, M.; GAMA, A.R.; BREDT, A.; CAVALLINI-SANCHES, E.M.; MARQUES, R.V.; GUIMARÃES, M.M.; BIANCONI, G. Morcegos urbanos: status do conhecimento e plano e ação para a conservação no Brasil. **Chiroptera Neotropical**, v.16, n.1, p.630-647, 2010.
- PEDRO, W.A.; TADEI, V.A. Taxonomic assemblage of bats from Panga Reserve, southeastern Brazil (Chiroptera): abundance patterns and trophic relations in the Phyllostomidae. **Boletim do Museu de Biologia Mello-Leitão (Nova Série)**, v.6, p.3-21, 1997.
- PILÓ, L.B.; COELHO, A.; REINO, J.C.R. Geoespeleologia em rochas ferríferas: cenário atual e conservação. In: CARMO, F.F.DO; KAMINO, L.H.Y. (ORG.) **Geossistema Ferruginosos: áreas prioritárias para conservação da diversidade geológica e biológica, patrimônio cultural e serviços ambientais.** Belo Horizonte: 3i Editora, 2015. p.125-148.
- RACOVITZA, E.G. Essai sur les problèmes biospéologiques. **Archives de Zoologie Expérimentale et Générale**, 4^a ser., v.6, p371-488, 1907. [Edición Facsímil. In: BELLÉS, X, (Ed.). 2004. Assaig sobre els problemes bioespeleològics. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona].

- REIS, N.R.; PERACCHI, A.L. Quirópteros da região de Manaus, Amazonas, Brasil (Mammalia, Brasil). **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi**, série de Zoologia, v.3, n.3, p.161-182, 1987.
- REIS, N.R.; SCHUBART, H.O.R. Notas preliminares sobre os morcegos do Parque Nacional da Amazônia (Médio Tapajós). **Acta Amazônica**, v.8, n.3, p.507-515, 1979.
- SANTOS, F.H.S. **Estudo da atividade locomotora do opilião cavernícola *Goniosoma spelaeum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae)**. 1998. 77p. (Dissertação de Mestrado em Zoologia), Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- SCHAEFER, E. C.; CÂNDIDO, H.G.; CORRÊA, G.R. et al. In: CARMO, F.F.DO; KAMINO, L.H.Y. (Org.). **Geossistema Ferruginosos: áreas prioritárias para conservação da diversidade geológica e biológica, patrimônio cultural e serviços ambientais**. Belo Horizonte: 3i Editora, 2015. p.77-102.
- SIPINSKI, E.A.B.; REIS, N.R. Dados ecológicos dos quirópteros da Reserva Volta Velha, Itapoá, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v.12, n.3, p.519-528, 1995.
- SKET, B. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? **Journal Natural History**, v.42, p.1549-1563, 2008.
- SOARES, G.; ANDRADE, R.; PERRONI, G. Troglomorphic fauna sampling methods in canga formations, Minas Gerais State, Brazil. In: 2016 International Conference on Subterranean Biology, 2016, Fayetteville. ICSB -**Abstracts**. 2016. v.1. p.96.
- TADDEI, V.A., PEDRO, W. A. Morcegos (Chiroptera, Mammalia) do Vale do Ribeira, Estado de São Paulo: diversidade de espécies. Seminário Regional de Ecologia, VIII, 1996, São Carlos. **Anais**. 1996.
- THINÈS, G.; TERCAFS, R. **Atlas de la vie souterraine**. Bruxelles, Albert de Visscher Ed., 1972.
- TRAJANO, E. Ecologia de populações de morcegos cavernícolas em uma região cárstica do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v.2, n.5, p.255-320, 1985.
- TRAJANO, E. Habitat and population data of troglobitic armored cave catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987, from Central Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p.195-200, 2001.
- TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. In: WHITE, W.B.; CULVER, D.C. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. Academic Press, Waltham, 2012.
- TRAJANO, E. Variações anuais e infra-anuais em ecossistemas subterrâneos: implicações para estudos ambientais e preservação de cavernas. **Revista da Biologia**, São Paulo, v. 10, n. 2, p. 1-7, 2013. doi.org/10.7594/revbio.10.02.01
- TRAJANO, E. Biologia Subterrânea. In: LOBO, H.A.S.; SÁNCHEZ, L.E. (Org.). **Guia de Boas Práticas de Mineração de Calcário em Áreas Cársticas**. São Paulo: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2016.
- TRAJANO, E.; CARVALHO, M. 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. 21, p. 1-27, 2017. DOI 10.3897/subbiol.21.9759
- 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. DOI 10.1007/s10531-016-1151-5
- TRAJANO, E.; GNASPINI, P. Cavernas. In: LEONEL, C. (Org.). **Intervalos**. Fundação para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo, São Paulo, 2001.

- TRAJANO, E.; MOREIRA, J.R.A. Estudo da fauna de cavernas da Província Espeleológica Arenítica Altamira-Itaituba, PA. **Revista Brasileira Biologia**, v.51, p.13- 29, 1991.
- VANDEL, A. **Biospéologie**. Paris: Gauthier-Villars, 1964.
- ZEPPELINI, D. Collembola. In: RAFAEL, J.A.; MELO, G.A.R.; CARVALHO, C.J.B.; CASARI, S.A.; CONSTANTINO, R. (Eds.). *Insetos do Brasil*. Ribeirão Preto: Holos, 2012. p. 201-211.

Fluxo editorial:

Recebido em: 21.10.2016

Aprovado em: 24.01.2017



A revista *Espeleo-Tema* é uma publicação da Sociedade Brasileira de Espeleologia (SBE).
Para submissão de artigos ou consulta aos já publicados visite:

www.cavernas.org.br/espeleo-tema.asp

-
- ¹ Existe uma tendência atual em se utilizar este termo no lugar do tradicional Bioespeleologia para deixar claro que o estudo dos ecossistemas subterrâneos é uma área, ou especialidade, dentro da biologia e não uma especialidade da espeleologia. Ou seja, é necessário ser biólogo para estudar biologia subterrânea.
- ² Apomorfia é a condição mais recente em uma série de transformação, surgida por modificação de uma condição mais antiga [série de transformação: sequência de modificações que uma determinada estrutura sofreu, tornando-se sucessivamente mais derivada]. Autapomorfia seria o estado de caráter apomórfico para um único ramo terminal em um cladograma (árvore filogenética).