

BIOLOGIA SUBTERRÂNEA

INTRODUÇÃO

Eleonora Trajano
Maria Elina Bichuette

BIOLOGIA SUBTERRÂNEA

INTRODUÇÃO

A Biologia Subterrânea é uma ciência bastante recente no Brasil, mas que vem progredindo em ritmo acelerado nas últimas décadas. Desde a publicação, em 1980, da primeira lista abrangente de animais cavernícolas de diferentes regiões do país, levantamentos extensivos têm sido realizados em diversas áreas cársticas, tais como o Alto Ribeira (SP), a Bodoquena (MS) e as dos grupos Bambuí (GO, MG, BA) e Una (BA). Paralelamente, vêm sendo conduzidos estudos sobre a taxonomia, biologia, ecologia, comportamento e evolução de grupos específicos, tais como peixes, crustáceos, aracnídeos, besouros e gastrópodes, incluindo troglóbios, troglófilos e troglógenos. Isto permite detectar padrões regionais e nacionais no que diz respeito à composição das comunidades subterrâneas brasileiras e às relações entre seus componentes. O presente livro tem por objetivo apresentar, em linguagem acessível, conceitos básicos de Biologia Subterrânea, incluindo uma descrição dos diferentes habitats subterrâneos, do tipo de fauna aí encontrada e das principais especializações desses organismos, assim como uma discussão acerca das principais hipóteses sobre sua evolução. É, ainda, feito um breve relato sobre a história da Bioespeleologia no Brasil e no mundo. É neste contexto que se insere a descrição da biodiversidade subterrânea nas cavernas brasileiras e a apresentação dos problemas de conservação que a afetam. Esta obra é apenas um primeiro passo para o entendimento do fascinante mundo dos seres subterrâneos.

**Eleonora Trajano
Maria Elina Bichuette**

MARIA ELINA BICHUETTE

BIOLOGIA SUBTERRÂNEA

INTRODUÇÃO

REDESPELEO BRASIL

REDESPELEO BRASIL

A Redespeleo Brasil é uma instituição sem fins econômicos, fundada em 22/11/2003 com a missão principal de “congregar pessoas e instituições interessadas na convivência em rede e contribuir para a descoberta, estudo, documentação e proteção das cavidades naturais subterrâneas, bem como o meio ambiente externo relacionado, através da utilização de todas as ciências, atividades e técnicas correlatas à espeleologia, visando a conservar o patrimônio espeleológico nacional.” A Redespeleo Brasil foi criada a partir da associação de diversos grupos e pessoas atuantes no cenário da espeleologia nacional. Sua estratégia básica de atuação centra-se na promoção do intercâmbio de informações referentes às cavidades naturais subterrâneas e ambientes cársticos, funcionando como elo de ligação entre seus sócios, o poder público e a sociedade brasileira.

A Redespeleo Brasil já organizou, desde a sua fundação, uma série de eventos técnicos e científicos nas diversas áreas da espeleologia. O CODEX, novo cadastro de cavernas, e a mapoteca digital constituem ferramentas poderosas na documentação das cavernas brasileiras. A Redespeleo Brasil também revolucionou a disseminação de informações espeleológicas no país ao lançar o boletim eletrônico “Conexão Subterrânea”, enviado para milhares de endereços no Brasil e no exterior. As listas de discussões mantidas pela Redespeleo Brasil são extremamente ativas e o portal (www.redespeleo.org) traz uma série de textos e informações das diversas ciências ligadas à espeleologia, além de todas as informações institucionais necessárias sobre a Redespeleo Brasil.

Entre os projetos aprovados da Redespeleo Brasil está a publicação de uma série de livros sobre as diversas ciências e técnicas que compõem a espeleologia. O primeiro livro, “Espeleologia – Noções Básicas” de Augusto Auler e Leda Zogbi, foi lançado em maio de 2005 e o segundo livro da série, “Mapeamento de Cavernas – Guia Prático” de Ezio Rubbioli e Vitor Moura, em novembro de 2005. Temos o prazer de apresentar aqui o terceiro número desta série.

Boa leitura!

Redespeleo Brasil

**Eleonora Trajano
Maria Elina Bichuette**

BIOLOGIA SUBTERRÂNEA

INTRODUÇÃO



REDESPELEO BRASIL

2006

Copyright desta edição © 2006 Redespeleo Brasil

Projeto Gráfico

Odair Temporin

Capa

Carlos Henrique Maldaner

Fotografia

Nicoletta Moracchioli e Marcos Philadelphi

Revisão

Pedro Lobo Martin

T688b

Trajano, Eleonora,

Biologia subterrânea : introdução / Eleonora Trajano, Maria Elina Bichuette. - São

Paulo : Redespeleo, 2006

92p. : il. ; 21 cm

Inclui bibliografia

ISBN 85-99244-03-5

1. Ecologia cavernal - Brasil. 2. Animais cavernais - Brasil.

3. Espeleologia - Brasil.

4. Espeleologia. 5. Cavernas. I. Bichuette, Maria Elina. II. Título. III. Série.

06-2064. CDD 551.4470981

CDU 551.44

Todos os direitos reservados por

REDESPELEO BRASIL

Caixa Postal 66191

São Paulo – SP

05311-970

redespeleo@redespeleo.org

www.redespeleo.org

Capa: *Crustáceo anfípode do gênero Megagidiella, o qual ocorre exclusivamente em cavernas do Mato Grosso do Sul (comprimento aproximado 15 mm). Autores: Nicoletta Moracchioli e Marcos Philadelphi.*

Contra capa (sentido horário a partir da fotografia superior esquerda): *Marcação e recaptura de bagres, Gruta do Salitre, Cordisburgo, MG. Foto: Maria Elina Bichuette. Coleta de bagrinhos epicársticos, Caverna São Mateus, São Domingos, GO. Foto: Flávio Dias Passos. Coleta de pequenos crustáceos Spelaeogriffacea, Gruta do Curupira, Rosário d'Oeste, MT. Foto: Marcos Philadelphi. Coleta de pseudoscorpião, Gruta do Alambari de Baixo, Iporanga, SP. Foto de João Marcelo Pereira Alves.*

AGRADECIMENTOS

A prática da Biologia Subterrânea, em todas as suas etapas, abrange dois componentes: o acadêmico e o técnico. Para o trabalho de campo em cavernas, acrescenta-se uma atitude de respeito, espírito de equipe e reconhecimento dos riscos dessa prática, tanto para os investigadores como para os ecossistemas aí estabelecidos. Assim, a formação de um biólogo subterrâneo é um processo longo e complexo, no qual interferem muitas pessoas, em diferentes níveis e áreas. Nomear todos que tiveram influência em minha vida acadêmica e de excursionista, na qual adquiri a experiência necessária para a formulação de uma síntese como a que apresentamos neste livro, seria muito difícil pelo risco de omitir nomes importantes.

Sem prejuízo de tantos outros, agradeço os colegas e amigos do Centro Excursionista Universitário - CEU, onde iniciei, entre as décadas de 1970 e 1980, minha formação como excursionista e espeleóloga. Sou igualmente grata aos meus orientadores de Mestrado e de Doutorado, que me iniciaram na pesquisa científica; aos colegas e amigos biólogos, pela companhia e discussões estimulantes, que fazem da vida acadêmica o que ela é; e aos meus alunos, herdeiros do meu legado, sem os quais não há continuidade.

Eleonora Trajano

Sou muito grata a diversas pessoas e instituições que muito contribuíram para minha formação como bióloga, e que despertaram meu interesse no estudo dos ecossistemas cavernícolas, culminando com a elaboração deste livro. À minha família, agradeço o acompanhamento do meu trabalho, sempre me incentivando; ao Flávio D. Passos, pelo apoio e entusiasmo; aos amigos estudiosos da fauna subterrânea, Nicoletta Moracchioli, Lília Senna-Horta, Flávio H. Santos, Flávia Pelegatti-Franco, Sandro Secutti, Regina B. Pascoaloto, Renata Andrade, Vanessa Felice e

Alexandre L. Camargo, pelo convívio e compartilhamento de idéias e descobertas. Agradeço especialmente Eleonora Trajano, por dividir comigo sua experiência e enorme conhecimento acumulados ao longo de sua vida acadêmica; seu incentivo e apoio têm sido fundamentais para mim. Enfim, a cada um de todos vocês: muito obrigada!

Maria Elina Bichuette

Ambas as autoras agradecem profundamente ao Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas – GBPE, pelo apoio em campo e tantas informações prestadas de forma generosa; às instituições financiadoras da pesquisa científica no Brasil, CNPq e FAPESP, cujo auxílio foi fundamental para realização de trabalhos que resultaram em publicações importantes; à Leda Zogbi pela diagramação da cadeia alimentar sobre a fauna subterrânea e dedicação e trabalho nas inúmeras revisões e diagramação final do presente; a Pedro Lobo pela revisão final; a Carlos H. Maldaner pela diagramação da capa; aos autores das fotos, sem as quais seria impossível ilustrar a vida subterrânea; e à Redespeleo pela edição do presente.

ÍNDICE

1. O que é Biologia Subterrânea?	9
2. Um breve histórico da Biologia Subterrânea	11
3. O ambiente subterrâneo	21
4. Os habitats subterrâneos	27
5. Os habitantes do meio subterrâneo – características gerais e classificação ecológico-evolutiva.....	31
6. As especializações dos troglóbios	47
7. Porque os troglóbios não têm olhos? Teorias da evolução regressiva dos caracteres	57
8. A biodiversidade subterrânea no Brasil	61
9. Conservação dos ecossistemas subterrâneos	81
10. O trabalho em Biologia Subterrânea	85
11. Referências para leitura e consulta	89
Anexo	91

1. O QUE É BIOLOGIA SUBTERRÂNEA?

Biologia Subterrânea, termo mais moderno e abrangente que **Bioespeleologia** ou **Espeleobiologia** (do grego *bios* – vida; *spelaiion* = caverna; *logos* = estudo), é o ramo da Biologia dedicado ao estudo dos organismos que vivem no meio subterrâneo (= hipógeo), sejam cavernas (daí o termo Bioespeleologia) ou outros habitats que também façam parte desse meio. A Biologia Subterrânea busca responder questões como: que organismos vivem no meio subterrâneo? Como conseguem sobreviver em condições tão diferentes das da superfície? Como interagem entre si? Quais são suas características mais comuns e importantes? De onde vieram e como evoluíram até chegarem ao que são atualmente? Como protegê-los?

Para responder a estas e muitas outras perguntas suscitadas pelas particularidades dos ecossistemas subterrâneos, é fundamental compreender as diferenças marcantes que existem entre o meio subterrâneo e a superfície da Terra, onde a vida teve início e que compartilhamos com a imensa maioria dos seres vivos.

2. UM BREVE HISTÓRICO DA BIOLOGIA SUBTERRÂNEA

2.1. A Biologia Subterrânea no mundo

A ênfase histórica dada às cavernas, compreensível por se tratarem dos componentes do meio subterrâneo passíveis de estudo direto pelos humanos, explica o uso tradicional do termo Bioespeleologia para se referir ao estudo dos organismos subterrâneos, estudo este que, até poucas décadas atrás, restringia-se efetivamente aos cavernícolas. O termo Bioespeleologia foi criado em 1904 pelo francês Armand Viré e é definido como o estudo das biocenoses (conjunto inter-relacionado de organismos vivendo num determinado ambiente, num determinado tempo) do ambiente subterrâneo.

A primeira representação de um animal cavernícola foi a de um grilo entalhado em um fragmento de um osso de bisão, datado em torno de 30.000 anos. Tal registro foi encontrado pelo arqueólogo Henri de Begouen durante uma expedição à “Grotte des Trois-Frères”, localizada em Ariège, França. O grau de detalhamento do desenho era tal que possibilitou a identificação do gênero pelo entomólogo Chopard como *Troglophilus*, atualmente distribuído em regiões mais quentes da Itália e Eslovênia. A ocorrência pretérita destes grilos na França ainda não foi esclarecida: ou estes insetos foram introduzidos pelo homem ou sua distribuição era mais ampla no passado, talvez relacionada com um clima mais quente na França.

A primeira referência escrita a um organismo cavernícola especializado consta de um artigo chinês publicado em 1541, relatando a existência de um peixe transparente e sem olhos em cavernas de Yunnan. Tal espécie foi descrita apenas em 1994, como *Synocyclocheilus diaphanus*.

Em 1689, o barão von Valvasor comenta, em seu livro “Die Ehre des Herzogthum Crain” (A Glória do Ducado da Carniola), a existência de um “tipo” de dragão habitando lagos subterrâneos próximos a Ljubljana, na Eslovênia. Segundo esse autor, tal entidade provocava enchentes repentinas com seus movimentos e, de tempos em tempos, a água era lançada para fora da caverna. Conta-se que um morador de um vilarejo dessa região, em perseguição a uma truta, deslocou um bloco rochoso, provocando uma

corrente d'água súbita que arrastou para fora um ser fantasmagórico, mas sem dúvida vivo. Este pequeno “dragão do inferno”, do comprimento de um palmo e forma de lagarto, era a prova incontestável da existência de adultos de sua espécie vivendo nas profundezas da terra. Em 1768, Laurenti, em um trabalho intitulado “Synopsis reptilium”, descreveu tal animal com o nome de *Proteus anguinus*. Este foi o primeiro troglóbio (organismo restrito ao meio subterrâneo, cego e despigmentado) descrito formalmente (Figura 1).

A primeira referência a um cavernícola na América do Sul foi a do naturalista alemão Alexander von Humboldt que, em 1799, descreveu o “guácharo”, *Steatornis caripensis*, ave aparentada aos curiangos e capaz de ecolocação (orientação através de um sistema biológico de sonar), da “Cueva Del Guácharo”, Venezuela.

A descrição dos primeiros vertebrados cavernícolas (*Proteus anguinus* e *Steatornis caripensis*) foi seguida pela descoberta do primeiro inseto cavernícola, um besouro bizarro, cego e despigmentado coletado por Cecin na famosa caverna Postojna, também na Eslovênia. O naturalista Schmidt o descreveu em 1832 como *Leptodirus hochenwarti*, em homenagem a von Hohenwarth, que

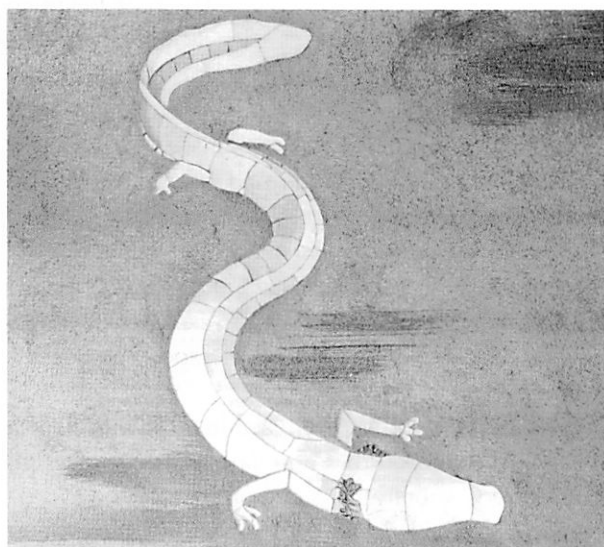


Figura 1. Mural no hall de entrada do Laboratório Subterrâneo de Moulis, sul da França, representando a salamandra *Proteus anguinus*, primeira espécie troglóbia descrita, em 1768. Original a cores.

encaminhou os exemplares (Figura 2). Após esta data, numerosas descobertas foram feitas na Península Balcânica, principalmente pelo zoólogo dinamarquês Schiödte, que explorou diferentes cavernas na Eslovênia e coletou várias amostras de fauna cavernícola. Em 1849, Schiödte publicou a obra “Specimen Faunae subterraneae”, com descrições e ilustrações detalhadas das espécies cavernícolas descobertas.

Na mesma época, importantes descobertas foram feitas na América do Norte. Em 1822, Rafinesque descreveu a salamandra cavernícola, *Eurycea lucifuga*, coletada em cavernas do Kentucky. Na maior caverna do mundo, a Mammoth Cave, foi descoberto o primeiro peixe cavernícola, descrito em 1842 por De Kay com o nome de *Amblyopsis spelaeus*. Entretanto, o bioespeleólogo mais constante foi Packard Jr., com numerosas publicações na área e autor da primeira monografia sobre fauna cavernícola da América do Norte. Este autor destaca-se por ter sido um ferrenho defensor da herança dos caracteres adquiridos como explicação para a perda de olhos nos troglóbios.

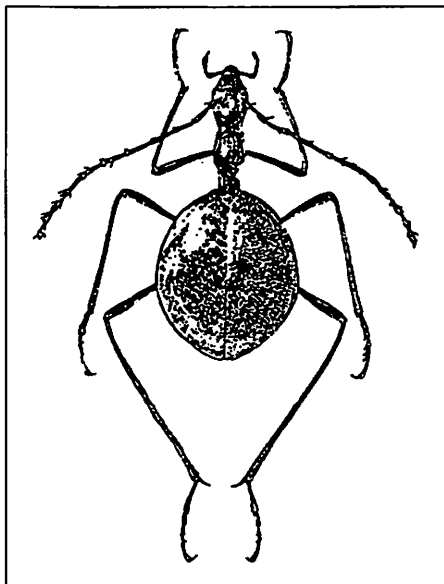


Figura 2. Primeiro invertebrado troglóbio descrito, o besouro altamente modificado, *Leptodirus hochenwarti*. Desenho modificado de Jeannel (1949).

Em um capítulo da obra clássica “Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas” (As Cavernas de Adelsberg, Lueg, Planina e Laas), publicado em 1854, Schiner propôs uma classificação para os organismos cavernícolas de acordo com o grau de dependência do ambiente subterrâneo. Tal classificação é utilizada até hoje, com poucas modificações, conforme será visto.

O início do século 20 foi dominado pelo zoólogo romeno Emil Racovitza (Figura 3), que, em 1907, publicou suas idéias em “Essai sur les problèmes biospéologiques” (Ensaio sobre os problemas bioespeleológicos), documento básico que representaria o nascimento da bioespeleologia moderna.

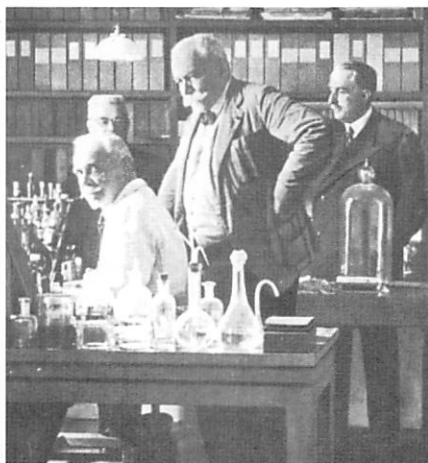


Figura 3. Busto em bronze na frente do Instituto E. Racovitza (a) e fotografia em laboratório (b) do romeno Emil Racovitza (1868-1947), considerado o Pai da Biotropeologia moderna.

Juntamente com o entomólogo francês Jeannel fundaram uma associação extremamente ativa, chamada “Biospeologia”, que viria a se tornar o “Instituto de Spéologie” em Cluj, Romênia (Figura 4). Mais de 1500 cavernas foram prospectadas biologicamente durante a atividade de sua associação, abrangendo regiões da Europa, África e América do Norte. Entre 1907 e 1962, 81 trabalhos resultantes destas expedições foram publicados, incluindo os grupos zoológicos (e fungos) com representantes cavernícolas. Estas contribuições estão na série “Biospeologia”, inserida no periódico francês “Archives de Zoologie Experimentale et Générale”.

Em contraste com a atividade biospeleológica em ebulição na Europa, os estudos na América do Norte foram



Figura 4. Fachada atual do Instituto Espeleológico “Emil Racovitza”, Cluj (Romênia).

escassos nessa época. Apenas duas publicações, que se tornaram clássicas, podem ser consideradas: uma monografia sobre as cavernas de Mayfield, Estados Unidos, publicada por Banta em 1907, e o livro sobre vertebrados cavernícolas de Eigenmann, de 1909.

Entre 1920 e 1930, Romane e Karaman documentaram a existência de uma fauna intersticial (espaços preenchidos por água em sedimentos não consolidados) em ambientes marinhos e de água doce, respectivamente no Mar do Norte e na Macedônia. A partir destes trabalhos pioneiros, os habitats intersticiais e outros habitats hipógeos foram incluídos no campo da pesquisa da bioespeleologia, ampliando ainda mais o escopo desta ciência.

A partir de meados do século 20, um progresso notável foi feito, sobretudo na Europa e Estados Unidos, nas áreas da taxonomia (classificação dos organismos), fisiologia e ecologia dos organismos cavernícolas, publicados em duas monografias-chave: o livro “Biospéologie”, do francês Vandel (1964), e o artigo “Cave ecology and the evolution of troglobites”, do americano Barr (1968). Em 1948, por instigação de Jeannel, Vandel fundou o laboratório subterrâneo de Moulis, França. Este, que foi o único laboratório subterrâneo realmente bem sucedido em todo o mundo, centrava suas atividades nos estudos biológicos realizados no interior da gruta homônima, mas contando com o apoio logístico e a infra-estrutura de um conjunto de prédios externos com laboratórios, escritórios e uma completa



Figura 5. Fachada do prédio externo do Laboratório Subterrâneo de Moulis (França), onde estão a biblioteca, as salas dos pesquisadores e laboratórios adicionais.

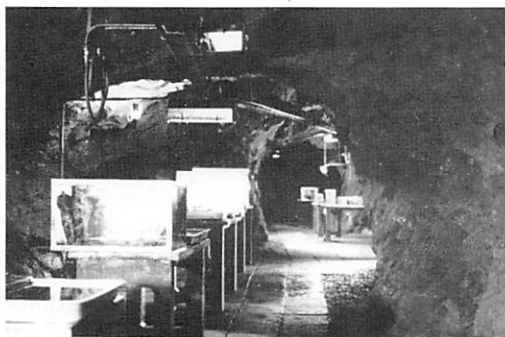


Figura 6. Aquários e equipamentos no interior da pequena caverna que constitui a parte subterrânea do Laboratório de Moulis.

biblioteca, além de um corpo próprio de pesquisadores e funcionários residentes (Figuras 5 e 6). As pesquisas realizadas em Moulis foram enormemente importantes para a ampliação das áreas de pesquisa em biologia subterrânea. Subseqüentemente, avanços maiores foram feitos nas áreas do comportamento, genética experimental e de populações, fisiologia, filogenia (estudo das relações de parentesco dos organismos) e biogeografia (estudo da distribuição dos organismos). A partir de estudos detalhados, padrões de distribuição e evolução da fauna cavernícola já são discutidos em uma gama enorme de trabalhos gerais (livros-texto, enciclopédias) e específicos, dos quais pesquisadores brasileiros têm participado.

2.2. A Biologia Subterrânea no Brasil

No Brasil, entre o final do século 19 e o início do século 20, o topógrafo alemão Krone, conhecido por realizar as primeiras explorações sistemáticas de cavernas do Alto Ribeira, sul de São Paulo, publicando uma lista de 41 cavernas que constituiu o germe do atual cadastro de cavidades naturais brasileiras, encontrou o primeiro troglóbio sul-americano conhecido, a bagre cego de Iporanga. Esta espécie foi descrita em 1907 pelo renomado ictiólogo (especialista no estudo de peixes) Miranda-Ribeiro como *Typhlobagrus kroneri* (atualmente *Pimelodella kroneri*) (Figura 7).

Durante a primeira metade do século 20, a biologia subterrânea na América do Sul esteve basicamente restrita a descrições ocasionais de táxons espalhados pelo continente. Os estudos começaram a intensificar-se nas décadas de 1950 -1960, com expedições estrangeiras a vários países, em adição aos esforços de alguns biólogos nativos, especialmente na Venezuela e, posteriormente, no Brasil

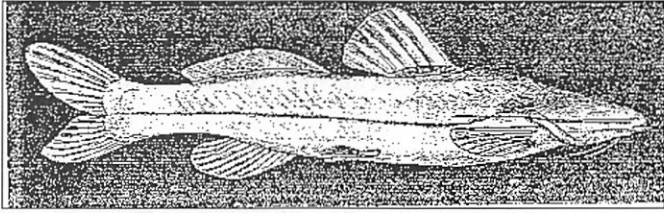


Figura 7. Parte da primeira página da publicação do renomado ictiólogo A. Miranda Ribeiro, descrevendo o primeiro troglóbio sul-americano conhecido, o bagre cego de Iporanga, *Typhlobagrus kroniei* (atualmente *Pimelodella kroniei*).

No Brasil, entre a descrição de *P. kroniei* e o início da década de 1980, os estudos foram restritos principalmente a levantamentos faunísticos e à descrição de táxons isolados provenientes de cavernas esparsamente distribuídas no país. Os principais trabalhos desta fase incluem os de Mello-Leitão (publicado em 1937), sobre grilos; Costa-Lima (em 1940), sobre grilos e dípteros; Schubart (publicações de 1946, 1956 e 1957), sobre piolhos-de-cobra, destacando-se a descrição do primeiro invertebrado troglóbico brasileiro, *Alocodesmus yporangae* (atualmente *Leodesmus yporangae*); Soares (em 1966), sobre opiliões; Wygodzinsky (em 1950), sobre percevejos; Christoffersen (em 1976), sobre minhocas e Eickstedt (em 1975), sobre aranhas. A única exceção foi a tese de Doutorado de Pavan (1945) – Figura 8, que



Figura 8. C. Pavan, primeiro pesquisador brasileiro que estudou em detalhe o bagre-cego, *Pimelodella kroniei*, em meados da década de 1950.



Figura 9. P. Strinati, bioespeleólogo suíço famoso por suas expedições de coleta em cavernas de todo o mundo, incluindo o Brasil, autor das primeiras listas faunísticas de cavernas brasileiras (*Areias de Cima e Tapagem, Alto Ribeira, SP*), baseadas no trabalho de especialistas.

consistiu em um estudo detalhado e comparativo sobre a morfologia e o comportamento de diferentes populações do bagre-cego, *Pimelodella kroniei*, levantando hipóteses sobre a evolução destes peixes no ambiente subterrâneo.

Um marco importante da biologia subterrânea brasileira foi a vinda do bioespeleólogo suíço Strinati (Figura 9) que, em 1968, visitou por alguns dias as cavernas Areias e Tapagem (= Diabo), no Vale do Ribeira. Nessa ocasião, ele coletou exemplares de vários grupos

animais, os quais foram encaminhados a diversos especialistas, resultando em um conjunto significativo de descrições. Strinati publicou os resultados de sua visita em 1971 e 1975, proporcionando as primeiras listagens faunísticas compreendendo conjuntos de espécies de uma mesma caverna, dando uma idéia, ainda que bastante preliminar, de exemplos da composição de comunidades cavernícolas brasileiras.

Outro marco importante foi a publicação, por Dessen e colaboradoras, do primeiro trabalho abrangendo um conjunto de levantamentos faunísticos em cavernas de diferentes áreas cársticas do Brasil, publicado em 1980 na revista *Ciência e Cultura*. Este trabalho resultou da reunião de dados obtidos por vários espeleólogos de diferentes associações espeleológicas e organizados por cinco biólogas do Centro Excursionista Universitário – CEU, grupo de grande atividade nessa área na época. Fazendo um paralelo com o que aconteceu mundialmente em 1907, quando da publicação da obra clássica de Racovitza, podemos dizer que a bioespeleologia moderna brasileira teve início nesta data. A partir daí, os estudos tornaram-se mais detalhados e abrangentes, envolvendo não apenas levantamentos faunísticos em diferentes regiões como também estudos de caso enfocando a biologia de diferentes grupos taxonômicos. Nesse sentido, destacam-se a Dissertação de Mestrado sobre morcegos cavernícolas do Alto Ribeira (concluída em 1981) e a Tese de Doutorado, abrangendo vários aspectos da morfologia, ecologia e comportamento de *P. kromei* (concluída em 1987), feitas por E. Trajano, uma das autoras da publicação de 1980 e a única a dar continuidade aos estudos na área de Biologia Subterrânea.

Ao longo dos últimos 25 anos, o grupo de pesquisa liderado por E. Trajano, docente do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, consolidou-se através da publicação de uma série de levantamentos faunísticos adicionais e mais detalhados em cavernas de um conjunto significativo de áreas cársticas brasileiras, e da realização e orientação de vários estudos em diferentes áreas do conhecimento (biologia, ecologia, comportamento, morfologia e evolução) e enfocando diversos grupos taxonômicos (mamíferos, peixes, crustáceos, aranhas, gastrópodes), com ênfase nos aquáticos. A prova de que trabalhos em biologia subterrânea vêm se firmando é a ampliação desta linha de pesquisa em outras instituições brasileiras (Maria Elina Bichuette, docente da Universidade Federal de São Carlos; Leila A. Souza, docente da Universidade Regional do Cariri e Nicoletta Moracchioli, docente da Universidade Federal do Ceará). Este grupo vem

participando ativamente de ações voltadas para a conservação do ambiente subterrâneo no Brasil e mantendo estreitas relações com bioespeleólogos estrangeiros através da presença constante em reuniões científicas internacionais e de projetos de cooperação científica.

À consolidação do grupo de pesquisa de Trajano, seguiu-se a formação de alguns outros grupos igualmente ativos, como os de P. Gnaspini, também docente do Departamento de Zoologia do IBUSP, e de R.L.Ferreira, formado pela Universidade Federal de Minas Gerais, atualmente na Universidade Federal de Lavras. Há, ainda, alguns bioespeleólogos trabalhando de forma mais ou menos isolada em outras instituições de pesquisa no país.

O esforço conjunto dos pesquisadores brasileiros resultou em um corpo de conhecimento bastante sólido sobre os ecossistemas cavernícolas brasileiros, embora ainda haja muito por fazer em vista da extensão de nossas áreas cársticas e da diversidade de nossa fauna subterrânea. A partir dos estudos já efetuados, emergiram padrões sobre a composição dessas comunidades, mais consistentes para áreas intensivamente investigadas como é o caso do Alto Ribeira, assim como sobre a evolução de diversos grupos animais subterrâneos. Em contraste com a maioria dos países da América Latina, desenvolvemos uma biologia subterrânea autóctone consolidada, de alto nível e respeitada internacionalmente. Esta característica autóctone da bioespeleologia brasileira, onde a cooperação internacional é bem-vinda e tem sido muito bem aproveitada, porém sempre sob o controle de nossos pesquisadores e levando em conta nossos interesses, tem possibilitado a formação de pesquisadores nativos trabalhando em diferentes áreas (sistemática, ecologia, comportamento), abrindo campo para áreas mais específicas, como a fisiologia e a biologia molecular, extremamente importantes para o entendimento da evolução dos organismos subterrâneos. Este livro representa o resultado de mais de duas décadas de estudos realizados no país, principalmente por pesquisadores brasileiros, aliados à experiência internacional adquirida.

3. O AMBIENTE SUBTERRÂNEO

O **meio subterrâneo**, ou *hipógeo* (são sinônimos; *hypos* – sob, embaixo; *geos* = terra), compreende os conjuntos de espaços interconectados do subsolo, de tamanhos variáveis (desde fissuras diminutas até grandes galerias e salões), formando grandes redes de espaços heterogêneos, que podem ser preenchidos por água ou ar. Estas redes de espaços contínuos podem se formar tanto em rocha maciça, especialmente aquelas solúveis, como os calcários, quanto em depósitos relativamente profundos de sedimentos, como aqueles encontrados nas margens e sob rios e lagos (meio intersticial).

Os espaços em rochas podem ser extremamente variáveis em tamanho, sobretudo nos calcários, pois algumas poucas fissuras tendem a ser muito mais alargadas que as demais pela ação da água. Aquelas que foram ampliadas a ponto de permitir que os humanos as adentrem, possibilitando o acesso direto ao meio subterrâneo, são as chamadas **cavernas**. As cavernas são nossas “janelas” para esse intrigante mundo, que é tão diferente do nosso. No entanto, é importante compreender que elas constituem apenas uma pequena parte no meio subterrâneo, o qual se continua através de fendas menores que podem ser penetradas por organismos de menor porte que os humanos (ou seja, todos os invertebrados e a maioria dos vertebrados, incluindo os peixes). Estes organismos transitam livremente entre as “cavernas” no sentido humano (ou macro-cavernas) e os espaços menores (meso e micro-cavernas). Em outras palavras, “caverna” é um conceito antropocêntrico, diretamente ligado às dimensões de nossa espécie, biologicamente artificial – afinal, para cada espécie, dependendo de seu tamanho, as cavernas, ou seja, o habitat acessível corresponde a um conjunto diferente de espaços. As cavernas não estão, assim, isoladas, mas conectadas com outros habitats subterrâneos, constituindo um sistema funcional único.

A unidade subterrânea biológica corresponde à unidade de habitat contínuo, seja um sistema cárstico (conjunto de cavidades entre o(s) ponto(s) de entrada e o(s) de saída da água no meio subterrâneo), para a fauna aquática, seja o maciço rochoso, para a terrestre, independentemente da presença ou

não de cavernas. De fato, é bem conhecida a existência de importantes comunidades subterrâneas altamente especializadas vivendo em locais onde não existem cavernas. Geralmente, tais comunidades tornam-se acessíveis ao homem quando da abertura de poços.

Do ponto de vista ambiental, o meio subterrâneo contrasta enormemente com o meio superficial, ou epígeo (*epi* = sobre), que inclui a vegetação e os corpos d'água superficiais, como rios, lagos e oceanos. Suas características mais marcantes são a ausência permanente de luz (exceto próximo aos contactos com o exterior, as "entradas" das cavernas) e a tendência à estabilidade ambiental, devida ao efeito-tampão da rocha circundante. Como não existe luz, não é possível a realização da fotossíntese. Portanto, os organismos clorofilados, plantas verdes e algas, que dependem da energia solar para viver, não conseguem se estabelecer no meio subterrâneo. Ora, estes organismos, chamados produtores, constituem a base das pirâmides alimentares no meio epígeo, o que não ocorre no hipógeo. Neste, a produção está restrita a bactérias quimiossintetizantes, que utilizam a energia química de ligação de moléculas simples de ferro, enxofre, nitrogênio etc., existentes na maioria das cavernas (ferrobactérias, tiobactérias, nitrobactérias), para sobreviver. No entanto, são muito raros os casos em que a quantidade desse tipo de bactérias no meio subterrâneo é suficiente para sustentar um número expressivo de outros organismos. Assim sendo, os seres vivos encontrados no meio subterrâneo (animais, fungos, protistas, bactérias não quimiossintetizantes) são basicamente sustentados por recursos alimentares importados do meio epígeo, que servem como fontes de energia e carbono.

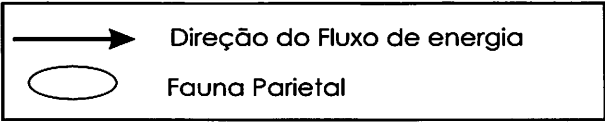
As principais fontes de energia para os organismos subterrâneos compreendem:

- Detritos vegetais, restos de animais e plantas, matéria orgânica dissolvida e animais vivos carreados por rios e enxurradas que penetram nas cavernas. Também a água de percolação que goteja através de fendas e espeleotemas transporta matéria orgânica dissolvida e pequenos organismos que vivem no solo e subsolo acima do teto da caverna;
- Animais que entram e saem regularmente de cavernas (trogloxenos - ver abaixo), tais como os morcegos, alimentando-se fora e depositando suas fezes no interior das mesmas. Os corpos desses

animais que venham a morrer, e de outros que aí caíam por acidente, também constituem fonte de alimento para os cavernícolas;

- Esporos, pólen, bactérias, os quais podem ser carregados por correntes de ar (“aeroplâncton”). A contribuição deste modo de importação de energia é bem menor que a dos dois anteriores;
- Raízes que penetram em grutas superficiais.

Mesmo tomadas em conjunto, raramente estas fontes alimentares disponíveis no meio subterrâneo proporcionam uma quantidade de alimento semelhante à que existe no meio epígeo, onde a grande biomassa de organismos fotossintetizantes sustenta comunidades animais consideráveis. A única exceção no Brasil são as chamadas “bat caves”, onde existem grandes colônias estáveis de morcegos, os quais permanecem na caverna por tempo prolongado, depositando grandes quantidades de guano (acúmulos de fezes), disponíveis como fonte de energia para outros organismos subterrâneos, basicamente invertebrados. “Bat caves” são incomuns, de modo que geralmente o meio subterrâneo se caracteriza pela escassez alimentar, com fontes de alimento de origem e tipos variados. A disponibilidade de alguns tipos de alimento é previsível, como é o caso dos detritos e restos vegetais e animais carregados por chuvas para o meio subterrâneo – prevê-se que tal disponibilidade será maior durante e logo após a época de chuvas. Outras fontes alimentares são imprevisíveis – não se pode prever, por exemplo, quando um organismo cairá por uma abertura superior ou morrerá no interior de uma caverna por outras causas (Figura 10).



AMBIENTE T

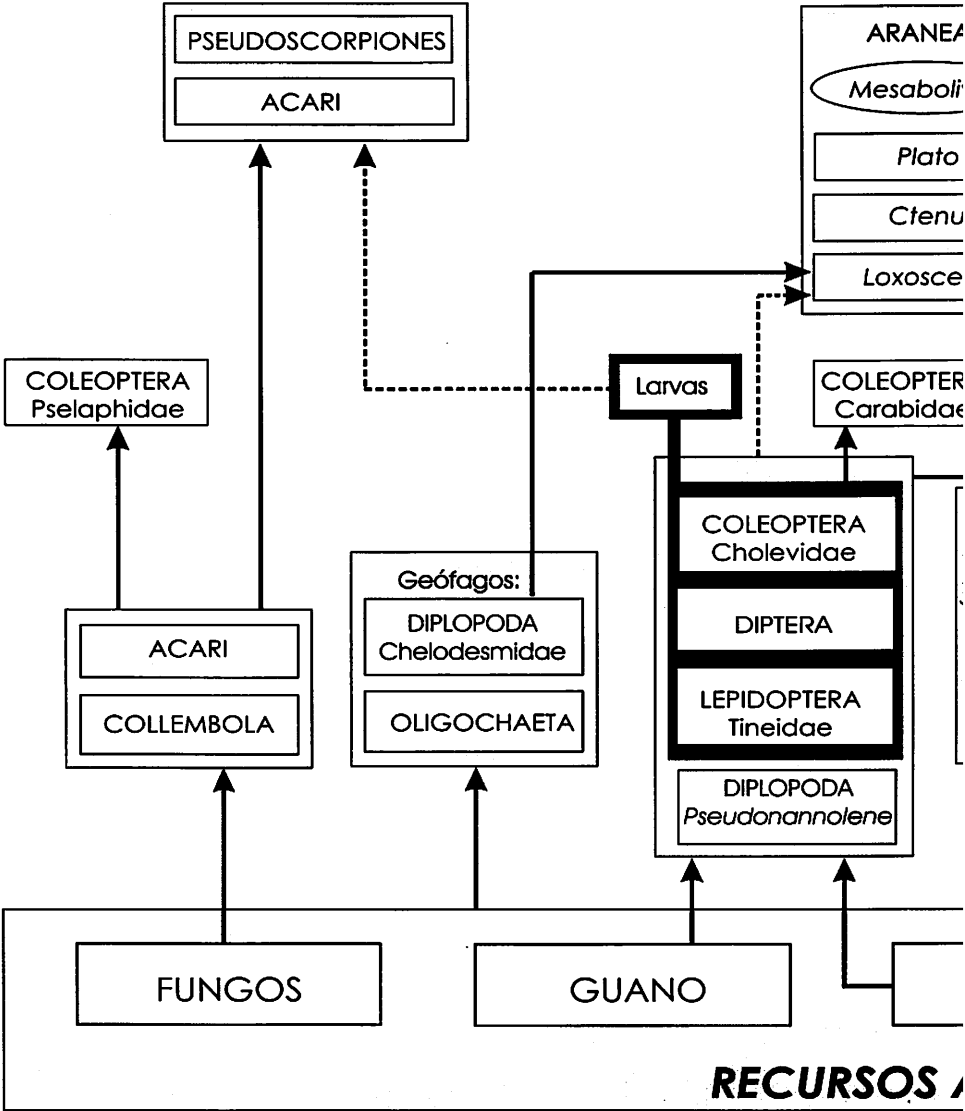
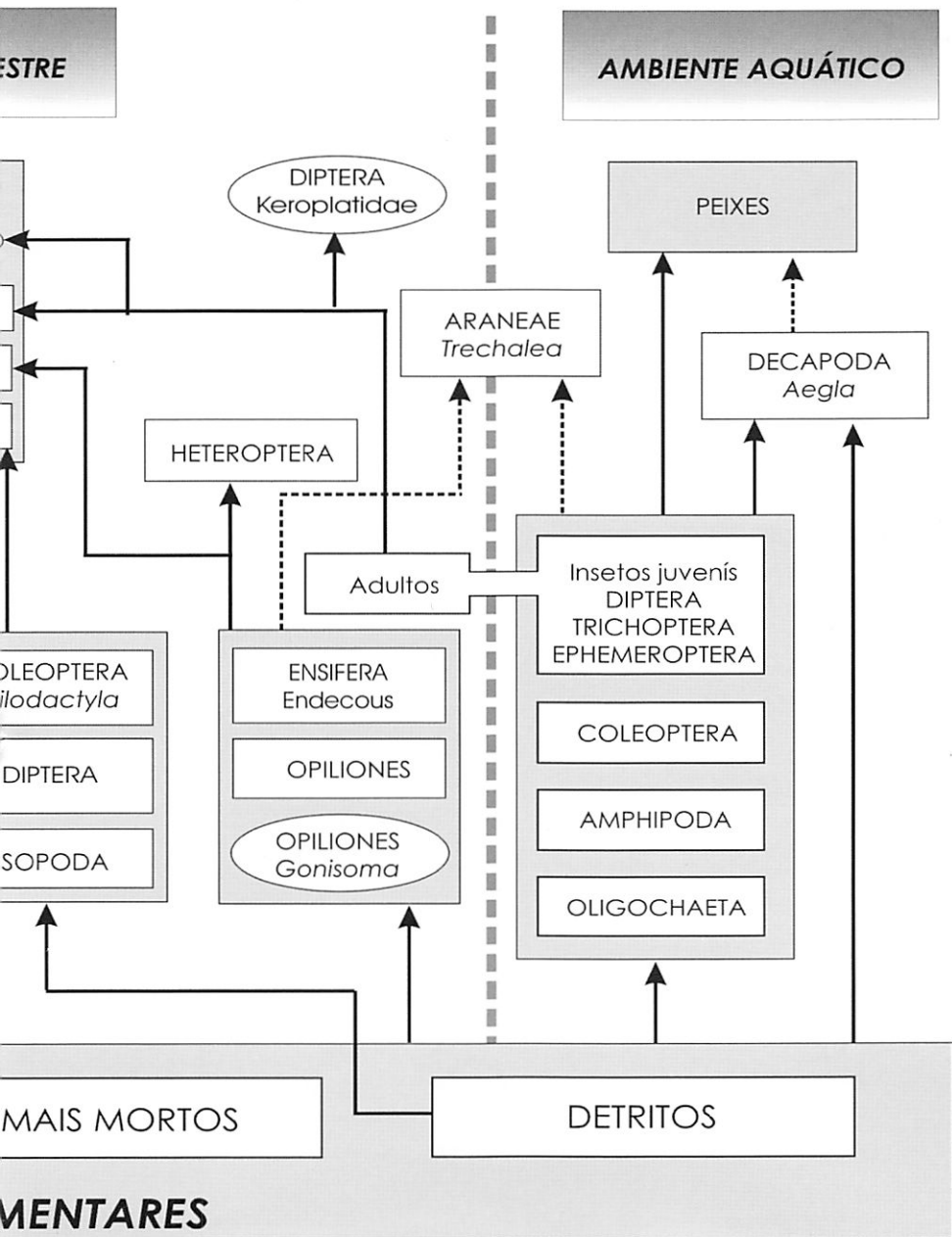


Figura 10. Cadeia alimentar hipotética de um ecossistema cavernícola da área cárstica do Alto Ribeira, São Paulo (ver Glossário no Anexo).



4. OS HABITATS SUBTERRÂNEOS

Espaços abrigando ecossistemas subterrâneos podem ser formados em rocha ou no sedimento (meio intersticial), tanto em áreas cársticas como não-cársticas. Os espaços em rocha são mais importantes nas áreas cársticas, tanto em termos de volume total (volume da rede de espaços) como das maiores dimensões atingidas (maiores cavernas). Já o desenvolvimento do meio intersticial depende da extensão das drenagens, já que os interstícios estão associados a corpos d'água e a depósitos de sedimentos clásticos. O habitat terrestre abrange cavernas, fissuras, fendas, tocas, minas (exemplo de habitat artificial) etc., e a zona limítrofe entre o ambiente hipógeo e o solo. Existe uma zonação do ambiente cavernícola determinada pela sua distância em relação aos contactos com o meio epígeo, tanto mais evidente quanto maiores forem esses contactos ("entradas" das cavernas). Estas zonas caracterizam-se pela diminuição gradativa da luminosidade e das flutuações de temperatura, e pela distribuição diferenciada dos seres vivos. As três zonas principais são:

- **zona de entrada**, caracterizada pela incidência direta de luz e flutuações relativamente acentuadas de temperatura (embora sempre menores que as observadas no exterior) devidas à influência do meio epígeo. Esta zona geralmente apresenta uma alta diversidade biológica, pois representa um ecótono (transição ecológica), onde se superpõem faunas epígeas e subterrâneas;
- **zona de penumbra**, com incidência indireta de luz e flutuações de temperatura menores do que na zona de entrada. A diminuição gradativa da luminosidade é acompanhada pelo desaparecimento progressivo das plantas verdes, das mais complexas (plantas com flores), até as menos complexas (musgos e algas, que são as últimas a desaparecer). A extensão desta zona pode variar de acordo com a época do ano e a posição da entrada em relação ao sol, determinando o quanto a luz penetra na caverna. A ocorrência frequente de algas

unicelulares, formando uma película verde nas paredes da caverna, delimita a extensão máxima desta zona;

- **zona afótica**, onde a escuridão é total e há freqüentemente tendência à estabilidade ambiental. Nesta zona, distingue-se a zona de temperatura variável, onde há flutuações de temperatura, mesmo que pequenas; e a zona de temperatura constante, onde a temperatura mantém-se em torno da média anual externa da região, e a umidade relativa do ar geralmente está próxima à saturação (100%).

Além desta zonação, observa-se uma estratificação, ou seja, uma distribuição diferencial dos organismos vivos de acordo com os substratos encontrados nas cavernas: substratos rochosos (paredes, tetos, blocos abatidos), bancos de sedimento, acúmulos de detritos vegetais, guano de morcegos e fezes de outros animais. Como é de se esperar, os acúmulos de matéria orgânica (detritos, guano) abrigam as comunidades mais ricas e diversificadas.

O ambiente aquático subterrâneo é mais diversificado do que o terrestre, distinguindo-se três tipos de horizontes: 1. o horizonte superior da zona freática, que pode se conectar com a superfície através de fissuras inacessíveis (neste caso, os ecossistemas que ocorrem no lençol freático tornam-se acessíveis apenas quando são abertos poços), por ressurgências, sumidouros, poços naturais ou através de cavernas; 2. a zona de oscilação sazonal do lençol freático, correspondendo, por exemplo, a riachos que secam durante determinadas épocas do ano; e 3. os riachos permanentes em condutos “abertos” (não totalmente preenchidos por água), incluindo riachos no nível de base (topo da zona freática) e tributários na zona vadosa (zona aerada, acima do lençol freático), situados nos níveis superiores da caverna e onde a circulação de água se dá por gravidade.

Do ponto de vista ecológico, os habitats subterrâneos enquadram-se em duas grandes categorias: lóticos (riachos) e lânticos, incluindo poças e lagos aflorando em cavernas. Os primeiros caracterizam-se pelo fluxo rápido de água, altos teores de oxigênio dissolvido, fundo predominantemente rochoso (matações, seixos e cascalho misturado com areia, ocasionalmente rocha-mãe exposta), com trechos de corredeiras alternados com poções de fluxo mais lento. Os habitats lânticos apresentam fluxo de água lento, teores de oxigênio dissolvido em geral mais baixos e fundo freqüentemente de sedimento fino (silte, argila), por vezes com exposição da rocha-mãe. Existem,

ainda, as cavernas inundadas – cavidades que chegaram a apresentar uma zona vadosa durante a sua formação (o que é provado pela existência de espeleotemas submersos), mas que foram inundadas posteriormente, seja por elevação do lençol freático e/ou por rebaixamento do terreno –, as quais podem ter características lóticicas ou lânticas dependendo do tipo de fluxo de água.

Nas camadas superficiais das rochas carstificáveis (rochas solúveis, sujeitas à ampliação de fissuras pela ação da água) forma-se uma feição particular, o epicarste, onde existe um sistema heterogêneo de fendas nas quais é retida a água proveniente da chuva por tempos variáveis (que podem chegar a anos). Forma-se, assim, um aquífero suspenso, acima da zona vadosa (aérea) das cavernas. É este aquífero que alimenta o gotejamento do teto das cavernas, o qual se mantém mesmo durante a seca e que é em grande parte responsável pela formação de espeleotemas, sendo também responsável pela alimentação de muitos tributários vadosos. Organismos vivendo tanto na porção não saturada (aérea) como na saturada (aquífero) do epicarste são ocasionalmente arrastados pela água de gotejamento para o interior de cavernas. É o encontro desses organismos, arrastados por acidente até nossas janelas para o meio subterrâneo que são as cavernas, que revelou a existência de uma rica e diversificada fauna, em grande parte formada por troglóbios, vivendo no epicarste, escondido aos nossos olhos.

5. OS HABITANTES DO MEIO SUBTERRÂNEO – CARACTERÍSTICAS GERAIS E CLASSIFICAÇÃO ECOLÓGICO-EVOLUTIVA

O meio subterrâneo, existente praticamente em todas as regiões do planeta, constitui um espaço disponível à colonização pelos seres vivos que vivem no meio epígeo contíguo ao mesmo. Ora, sabe-se que praticamente não existe espaço na Terra, por mais difíceis que sejam as condições, onde não se tenham estabelecido pelo menos alguns organismos – desertos, por mais áridos que sejam, lagoas hiper-salinas, fontes termais, profundidades marinhas abissais.

As características do ambiente subterrâneo (p.ex., ausência permanente de luz, escassez alimentar) resultam em condições de vida bem distintas das do meio epígeo, impondo dificuldades consideráveis, de modo que nem todos os organismos epígeos vivendo em uma determinada região com meio hipógeo desenvolvido são capazes de colonizá-lo efetivamente, ou seja, aí viver e reproduzir-se por muitas gerações, formando populações bem estabelecidas. Assim, têm maior probabilidade de colonizar com sucesso o meio hipógeo animais epígeos com atividade noturna ou que vivem em ambientes permanentemente obscuros (seja em fendas, sob rochas, em meio ao folhicho ou sob troncos, onde são encontrados os chamados animais criptobióticos, que passam a vida escondidos; seja enterrados no solo, os chamados organismos endógeos; ou ainda organismos encontrados em águas turvas), conseqüentemente não estritamente dependentes da visão para orientação, tanto topográfica (deslocar-se livremente, evitando obstáculos) como para encontrar alimento e parceiros para reprodução. Uma dieta generalista, ou seja, incluindo grande variedade de itens alimentares (onívoros, detritívoros ou carnívoros não especializados em determinados tipos de presas) também traz vantagens para a colonização do meio subterrâneo. Essas características, presentes em espécies epígeas e que favorecem a colonização do meio subterrâneo (orientação não visual, dieta generalista etc.), são freqüentemente chamadas, na literatura bioespeleológica, de pré-adaptações (ver tópico 6.1). São exemplos de animais “pré-adaptados” os bagres, peixes carnívoros generalistas, basicamente noturnos e que utilizam a

quimiorrecepção (olfato e gustação) para se orientar, os grilos, que são noturnos e onívoros, altamente oportunistas (capazes de utilizar qualquer item alimentar que esteja disponível), os diplópodes (piolhos-de-cobra), miriápodes detritívoros que vivem geralmente escondidos no folhicho ou sob troncos, aranhas como *Ctenus* (parente da armadeira) e *Loxosceles* (aranha-marrom), predadoras generalistas que não dependem da visão para localizar suas presas.

Em resumo, o meio subterrâneo serve como um filtro das comunidades epígeas, sendo colonizado por apenas uma parcela das espécies que vivem (ou viveram no passado) na região. As comunidades subterrâneas são, assim, uma sub-amostra viciada das epígeas adjacentes, onde alguns grupos estão bem representados e outros são pouco representados ou mesmo ausentes (organismos clorofilados, animais com orientação fortemente visual e/ou com dieta muito especializada, dependente de itens alimentares que não existem no meio subterrâneo, como é o caso dos herbívoros estritos).

Os organismos subterrâneos propriamente ditos, isto é, organismos regularmente encontrados no meio subterrâneo, que constitui pelo menos parte de seu habitat natural, são usualmente classificados em categorias de cunho ecológico-evolutivo (independentes da classificação zoológica taxonômica, em espécies, gêneros, família, etc., até filo e reino), propostas inicialmente por Schiner em 1854, com algumas modificações do romeno Racovitza (considerado o Pai da Bioespeleologia moderna), em 1907. Esta é, então, conhecida como classificação de Schiner-Racovitza, compreendendo três categorias:

- **trogloxenos** – organismos encontrados regularmente no meio subterrâneo, mas que necessitam retornar periodicamente à superfície para completar seu ciclo de vida (esta é a categoria mais complicada, que mais sofreu, e vem sofrendo, redefinições; a definição aqui adotada segue a escola norte-americana de Biologia Subterrânea, sendo excluídos os “acidentais” – ver abaixo). Geralmente, a limitação que obriga os troglóxenos a sair periodicamente para o meio epígeo é o alimento que, no meio hipógeo, não é suficiente para as necessidades de espécie. Os troglóxenos mais conhecidos são os morcegos, que saem diariamente das cavernas para se alimentar fora, mas existem outros

vertebrados (p.ex., outros mamíferos como lontras, guaxicas, ratos d'água, e aves capazes de ecolocação, como os guácharos, do noroeste da América do Sul), e também invertebrados (grilos na Europa e Estados Unidos, certos opiliões no Brasil), que se enquadram nesta categoria. Estão aqui, também, organismos que hibernam (morcegos, mariposas) ou estivam (sapos, mosquitos) no meio subterrâneo, passando as outras estações no meio epígeo, ou ainda os que passam apenas parte do seu ciclo de vida no meio hipógeo, geralmente as fases juvenis (larvas, no caso de insetos, como alguns mosquitos e besouros), que são mais vulneráveis e se beneficiam das condições de maior proteção em cavernas;

- **troglófilos** – chamados de cavernícolas facultativos, são capazes de completar seu ciclo de vida tanto no meio subterrâneo quanto no epígeo, portanto incluindo tanto populações subterrâneas quanto epígeas da mesma espécie. Compreendem a maioria dos invertebrados encontrados em cavernas brasileiras;
- **troglobios** – espécies restritas ao meio subterrâneo, em geral com modificações associadas ao isolamento neste ambiente, denominadas **troglo morfismos**. Há exemplos de espécies troglóbias em praticamente todos os grupos animais com representantes terrestres e de água doce. Modernamente, muitos autores referem-se às espécies aquáticas troglóbias como estigóbias (correspondentemente, os troglófilos aquáticos seriam estigófilos, e os trogloxenos, estigoxenos).

Vários autores referem-se aos troglóbios como cavernícolas “verdadeiros”. Esta é uma noção questionável, pois troglófilos e trogloxenos são igualmente adaptados às condições do meio hipógeo (caso contrário não seriam aí encontrados regularmente), desempenhando um papel ecológico definido e correlacionado com as características que definem o táxon (muda a espécie, muda o papel, mudam as relações, muda a história).

Além dos organismos que se enquadram nessas categorias, podem ser encontrados, no meio subterrâneo, os ditos “acidentais”, que penetraram nesse meio, p.ex., em busca de um ambiente mais ameno, ou que caíram em cavernas através de aberturas superiores, ou ainda que foram arrastados

pela água, os quais são incapazes de aí se orientar, não conseguindo obter alimento suficiente e acabando por morrer. Estes não seriam organismos verdadeiramente subterrâneos, pois não têm um papel ecológico definido e correlacionado com a taxonomia (muda a espécie, o papel ecológico principal continua o mesmo – servir de alimento para os animais subterrâneos). Uma diferença com relação, por exemplo, aos troglófilos é que estes últimos, mesmo que inicialmente tenham penetrado no meio hipógeo por acidente, conseguem sobreviver durante todo o ciclo de vida, reproduzindo-se e originando populações reprodutivas bem estabelecidas – as chamadas “**populações-fonte**” (“source populations”). Estas populações-fonte podem ter se originado tanto por colonização passiva (caso acima mencionado) como ativa (dispersando ativamente do meio epígeo para o hipógeo subjacente). Em resumo, o requisito básico para que um organismo seja um subterrâneo verdadeiro é a capacidade de orientar-se no meio hipógeo, pelo menos topograficamente (para que possa sair, caso as condições de vida sejam incompatíveis com seus requisitos biológicos – caso dos troglóxenos).

As populações troglófilas mantêm contato com as epígeas através de indivíduos que entram e saem do meio subterrâneo, mantendo o fluxo genético entre essas populações. Estas pertencem, assim, à mesma espécie, sendo morfológicamente indistinguíveis entre si. O mesmo ocorre com os troglóxenos, por isso é muito difícil saber a qual dessas categorias pertence um determinado organismo encontrado no meio subterrâneo simplesmente olhando para ele e examinando sua morfologia. É preciso, em primeiro lugar, procurar evidências de que o organismo ocorre regularmente nesse ambiente (sendo um subterrâneo verdadeiro). Em caso positivo, busca-se descobrir se cada um dos indivíduos deve sair com uma dada periodicidade, a qual depende da espécie e fase da vida (troglóxenos), ou se esta saída não é obrigatória para nenhum dos indivíduos (troglófilos). Note-se que também no caso dos troglóbios podem ser observados indivíduos saindo e entrando no meio subterrâneo. A diferença é que os troglóxenos DEVEM sair ao passo que os troglófilos PODEM sair, o que não é fácil demonstrar na prática.

Outro aspecto interessante é que há casos de espécies troglóxenas cujos indivíduos necessitam não apenas passar parte da vida no meio epígeo, mas que dependem também da permanência por certo tempo (pode ser uma fase do ciclo reprodutivo, por exemplo) no meio subterrâneo. São os

chamados troglóxenos obrigatórios. Reconhecer um troglóxeno obrigatório é duplamente complicado, pois se deve demonstrar não apenas que todos os indivíduos saem do meio subterrâneo durante algum momento de sua vida, mas também que todos utilizam este ambiente em algum outro momento. Os casos conhecidos de troglóxenos obrigatórios referem-se a animais que dependem da permanência em cavernas por certo tempo para se reproduzir (seja para amadurecer as gônadas, seja para colocar os ovos e cuidar da prole – caso de alguns invertebrados), ou ainda que necessariamente hibernam em cavernas, como ocorre com certos morcegos de regiões temperadas.

Para dificultar ainda mais sua classificação, há organismos subterrâneos que são troglóxenos sob condições de escassez alimentar, mas que podem tornar-se troglófilos caso o alimento deixe de ser limitante, o que acontece, por exemplo, em cavernas com grandes quantidades de guano depositado continuamente por colônias numerosas de morcegos. Ou seja, indivíduos de uma espécie podem ser troglóxenos em uma determinada caverna ou região e troglófilos em outra, pois a diferença entre ser troglóxeno ou troglófilo reside nas condições ecológicas de cada localidade ocupada. Isto justifica a qualificação “ecológico” quando se refere à classificação ecológico-evolutiva de Schiner-Racovitza.

Outra maneira de se compreender as diferenças entre troglófilos e troglóxenos diz respeito ao isolamento no meio subterrâneo: se uma população troglóxena for isolada neste ambiente, por exemplo porque as condições no meio epígeo tornaram-se insustentáveis para a espécie, esses indivíduos perecerão sem deixar populações descendentes. Já uma população troglófila, sendo independente da saída de seus indivíduos para o meio externo, pode sobreviver por gerações a fio se isoladas no meio hipógeo.

Existem várias maneiras de se isolar uma população troglófila no meio hipógeo. A mais comum e melhor documentada é o isolamento devido à extinção das populações epígeas na mesma região. Isto pode acontecer, por exemplo, como consequência de mudanças climáticas ocorrendo ao longo de milhares a milhões de anos, tais como as grandes flutuações cíclicas, alternando-se longos períodos secos e úmidos, que vêm acontecendo nos últimos dois milhões de anos – são os conhecidos ciclos glaciais do Quaternário, muito bem documentados no Hemisfério Norte, mas que só agora começam a ser estudados em detalhe no Brasil. Note-se que flutuações paleoclimáticas anteriores ao Quaternário, assim como eventos geológicos

mais antigos, podem ser evocados para explicar a origem de espécies troglóbias filogeneticamente antigas.

De um modo geral, os organismos subterrâneos terrestres provêm de linhagens higrófilas (com preferência por ambientes úmidos) que ocorrem no meio epígeo principalmente nas épocas úmidas dos ciclos paleoclimáticos, colonizando então o meio hipógeo e podendo estabelecer populações troglófilas. Em épocas secas subseqüentes, o meio epígeo torna-se impróprio à vida desses organismos, que então desaparecem da região, podendo extinguir-se apenas localmente, se sobreviverem em outras áreas que tenham permanecido úmidas. No entanto, as cavidades subterrâneas sempre retêm alguma umidade, de modo a possibilitar a sobrevivência de populações que não dependam da saída ao exterior (ou seja, troglófilas). Também populações subterrâneas aquáticas podem ficar isoladas nas épocas secas devido à interrupção da drenagem que antes conectava os meios epígeo e hipógeo. Se nas épocas secas dos ciclos paleoclimáticos sobrarem, no meio hipógeo, poças permanentes, porém sem drenagem epígea para o exterior, então comunidades aquáticas inteiras ficarão isoladas.

Outros processos também podem levar ao isolamento. Populações subterrâneas aquáticas podem ser fragmentadas pela presença de cachoeiras intransponíveis pelos organismos em questão (dependendo da capacidade locomotora da espécie), as quais representam barreiras separando geograficamente tanto populações hipógeas das epígeas, como diferentes populações hipógeas entre si. Este é um exemplo de isolamento topográfico, completamente independente dos ciclos climáticos. Existem, ainda, hipóteses de isolamento genético sem isolamento geográfico, ou seja, sem separação física de populações, mas que se aplicariam a poucos casos e que dependem de mecanismos genéticos próprios de cada espécie.

Caso haja interrupção do fluxo gênico com as populações epígeas, seja devido ao isolamento geográfico seja como conseqüência de processos genéticos intrínsecos à espécie, populações subterrâneas tendem a divergir de seus parentes epígeos. Isto porque, enquanto existem indivíduos que transitam entre o meio epígeo e o hipógeo, garantindo o fluxo gênico entre as populações, as pressões seletivas que atuam na superfície, moldando as características dos organismos epígeos, atuam também, indiretamente, nos hipógeos, mantendo todos semelhantes. Olhos e pigmentação melânica, por exemplo, são importantes no meio epígeo, sendo aí mantidos por seleção natural; mesmo não sendo funcionais no meio subterrâneo, onde perdem

EXEMPLOS DE ANIMAIS CAVERNÍCOLAS BRASILEIROS

Entre parênteses o nome comum, quando existente, seguido da classificação; entre colchetes, o nome do(a) autor(a) da foto. As fotos estão em escalas bem diferentes. As espécies troglomórficas estão assinaladas com um asterisco



Carollia perspicillata (morcego frugívoro; Chiroptera: Phyllostomidae) [L. Zogbi]



Morcego insetívoro em voo. *Lonchorhina aurita* (Phyllostomidae) [N. Moracchioli & M. Philadelphí]



Chrotopterus auritus (morcego carnívoro; Chiroptera: Phyllostomidae) [N. Moracchioli]



Colônia mista de morcegos frugívoros (com folha nasal) e insetívoros em caverna de Rondônia [L. Zogbi]



Desmodus rotundus (vampiro comum; Chiroptera: Desmodontinae) [I. Sazima]



Grilos alimentando-se de morcego vampiro morto. [L. Zogbi]



Stygichthys typhlops (piaba branca; Teleostei: Characiformes) [C. Moreira]



*Phreatobius cisternarum** (Teleostei: Siluriformes: Heptapteridae) [J. Cunha]



*Pimelodella kronei** (bagre cego de Iporanga; Teleostei: Siluriformes: Heptapteridae) [I. Sazima]



Trichomycterus sp.* da Serra da Bodoquena (bagre; Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae) [M. E. Bichuette]



*Rhamdia enfernada** (bagre; Teleostei: Siluriformes: Heptapteridae) [M. E. Bichuette]



*Ituglanis epikarsticus** (begrinho; Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae) [J. Allievi]



Gênero novo da Chapada Diamantina* (begrinho; Teleostei: Siluriformes: Heptapteridae) [M. E. Bichuette]



*Ancistrus formoso** (cascudo; Teleostei: Siluriformes: Loricariidae) [J. Sabino]



*A. cryptophthalmus** (cascudo; Teleostei: Siluriformes: Loricariidae) [E. Trajano]



Aegla marginata (Crustacea: Decapoda) [A. Camargo]



*Aegla microphthalmus**
(Crustacea:
Decapoda) [E.
Trajano]



Megagidiella sp. em guano submerso na Gruta Ricardo Franco, MS ("camaçãozinho"; Crustacea: Amphipoda) [N. Moracchioli & M. Philadelpho]



*Pottooara brasiliensis** (Crustacea: Spelaeogriphacea) [N. Moracchioli]



Pectenoniscus sp.* (isópode terrestre; Crustacea: Isopoda: Oniscidea) [R. Pinto-da-Rocha]



*Troglorhopalurus translucidus** (escorpião; Arachnida: Scorpiones) [R. L. C. Baptista]



Geophilidae indeterminado (Chilopoda: Geophilomorpha) [A. Camargo]



Heterophrynus sp. (Arachnida: Amblypygi) [N. Moracchiolli]



Pseudonannolene strinatii (Diplopoda: Pseudonannolenida) [J. Allievi]



Lasiodora sp. (caranguejeira; Arachnida: Araneae: Theraphosidae) [M. E. Bichuette]



*Leodesmus yporangae** (Diplopoda: Polydesmida) [J. Allievi]



Ctenus fasciatus (Arachnida: Araneae: Ctenidae) [R. Nunes]



Loxosceles sp. (aranha-marrom; Arachnida: Araneae: Loxosclidae) [A. Camargo]



*Spelaeobochica muchmorei** (Arachnida: Pseudoscorpiones: Bochicidae) [R. de Andrade]



Plato sp. sobre saco de ovos (Arachnida: Araneae: Theridiosomatidae) [A. Camargo]



Maxxbernes iporangae (Arachnida: Pseudoscorpiones: Chernetidae) [R. de Andrade]



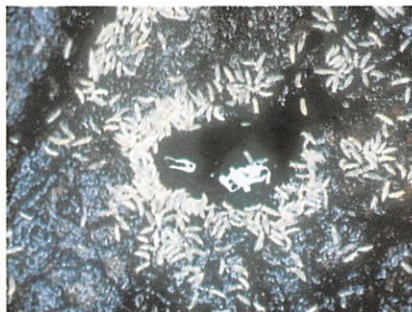
Mesabolivar sp. (Arachnida: Araneae: Pholcidae) [R. Nunes]



*Pachylospeleus strinatii** (Arachnida: Opiliones) [R. Pinto-da-Rocha]



Daguerreia inermis (Arachnida: Opiliones) [R. Pinto-da-Rocha]



*Acherontides eleonorae** (Insecta: Collembola) [R. Pinto-da-Rocha]



Goniosoma spelaum, fêmea com ovos (Arachnida: Opiliones) [R. Nunes]



Endecons sp. (grilo; Insecta: Ensifera) [M.E. Bichuette]



Pselliodes sp. (centopéia; Chilopoda: Scutigromorpha) [A. Camargo]



Strinatia brevipennis (grilo pintado; Insecta: Ensifera) [R. Nunes]



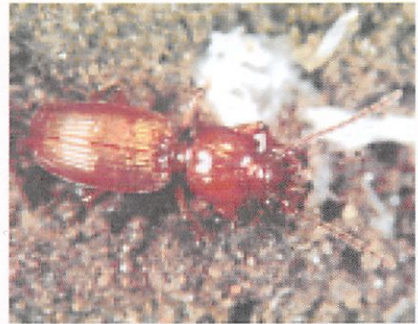
Blaberidae indet., ninfa (barata; Insecta: Blattaria)
[L. Zogbi]



Ptilodactyla sp. (besouro; Insecta: Coleoptera:
Ptilodactylidae) [A. Camargo]



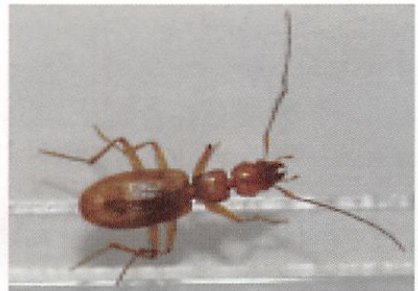
*Litoblatta camargoi** (barata troglóbia; Insecta:
Blattaria) [A. Camargo]



*Schizogenius ocellatus** (besouro; Insecta: Coleoptera:
Carabidae) [A. Camargo]



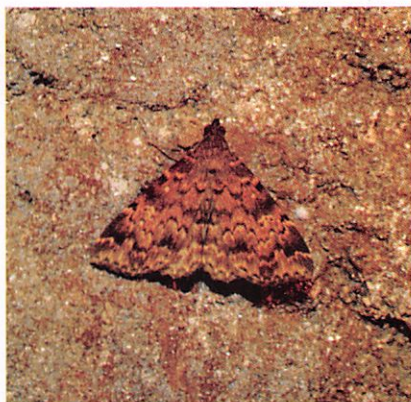
Zelus strinatii (Insecta: Heteroptera: Reduviidae)
[A. Camargo]



*Coarazuphium cessaima** (besouro; Insecta: Co-
leoptera: Carabidae) [M. E. Bichuette]



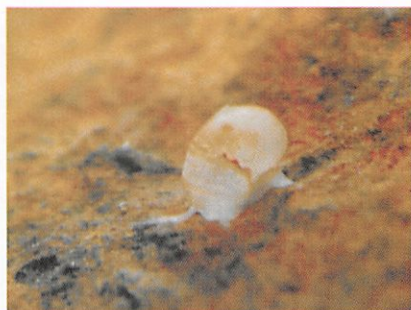
Besouro Cholevidae (Insecta: Coleoptera) [J. Allievi]



Noctuidae (mariposa; Insecta: Lepidoptera) [R. Nunes]



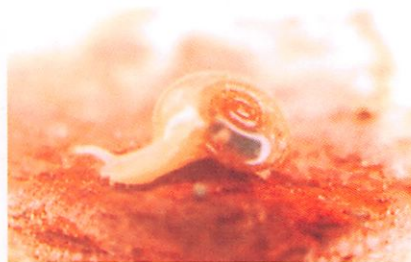
Neoditomyia sp., larva (Insecta: Diptera) [A. Camargo]



*Potamolithus troglobius** (caramujo aquático; Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae) [M. E. Bichuette]



Trichoptera (Insecta) [E. Trajano]



Endodontidae (caramujo terrestre; Mollusca: Gastropoda) [N. Moracchioli]

sua função devido à ausência permanente de luz, eles se mantêm nas populações troglófilas como resultado do fluxo gênico. Se este fluxo for interrompido, então o regime seletivo próprio do meio hipógeo é o único a atuar, levando ao acúmulo progressivo, ao longo de gerações, de diferenças em relação à população epígea aparentada, até que a subterrânea atinja um grau de diferenciação tal que impede sua sobrevivência na superfície, mesmo que o ambiente se torne novamente propício. Em termos gerais, desta maneira podem ser originadas as espécies troglóbias.

Note-se que a definição de espécie troglóbia baseia-se essencialmente na sua não ocorrência no meio epígeo. Ora, a prova da negativa é logicamente impossível. Um preceito da Ciência é que hipóteses podem, por um lado, ser rejeitadas ou, por outro, corroboradas, porém nunca provadas, estando permanentemente sujeitas a cair. Em regiões bem estudadas do Hemisfério Norte, onde há levantamentos exaustivos da fauna epígea, pode-se até chegar muito perto da certeza de que uma determinada espécie registrada no meio subterrâneo não ocorre na superfície, sendo muito provavelmente um troglóbio. Isto está muito longe da realidade de países tropicais de megadiversidade biológica, como o Brasil, onde levantamentos faunísticos estão muito aquém do necessário para se ter uma noção minimamente realista desta biodiversidade. Portanto, o critério geográfico, de exclusão do meio epígeo, para o reconhecimento de espécies troglóbias é de aplicação praticamente impossível no Brasil, exceto no caso de peixes de algumas áreas cársticas muito bem estudadas. Felizmente, há critérios alternativos que, se não são o ideal, podem ajudar bastante.

Como resultado da diferenciação genética, normalmente espécies restritas ao meio subterrâneo são caracterizadas por um conjunto de modificações morfológicas, fisiológicas, ecológicas e comportamentais, as quais podem ser utilizadas para se reconhecer seu *status* de troglóbios – são os chamados “troglomorfismos”. Os troglomorfismos mais comuns e conspícuos, de ampla ocorrência nos troglóbios, independentemente do grupo taxonômico a que pertençam, são os olhos e a pigmentação reduzidos, chegando à ausência total. Por serem caracteres morfológicos de fácil observação e aqueles de ocorrência mais geral, são os mais utilizados para se deduzir que uma determinada espécie amostrada no meio subterrâneo é troglóbia. No entanto, também neste caso existe uma dificuldade de classificação, pois estes troglomorfismos não são exclusivos dos troglóbios:

espécies vivendo em outros ambientes igualmente escuros, como o solo profundo, o fundo de grandes corpos d'água, tais como grandes rios (como os da Bacia Amazônica), lagos e mares, e até o interior de outros organismos (caso dos endoparasitas), também podem apresentar olhos e pigmentação reduzidos ou ausentes. Portanto, a aplicação do critério morfológico deve estar necessariamente associada a um estudo comparativo, que inclua as espécies epígeas do mesmo grupo, a fim de se verificar se a redução dos olhos e da pigmentação, e outras possíveis modificações, são realmente exclusivas dos subterrâneos. Este estudo deve ser feito por ou em associação com taxonomistas. Em resumo, o uso de troglomorfismos para se deduzir o *status* de troglóbio é útil, frequentemente o único disponível, mas não constitui um critério absoluto e definitivo, devendo ser tomado com muito cuidado e somente com o apoio de especialistas. Outro aspecto a se considerar é que podem existir espécies exclusivamente subterrâneas, portanto legitimamente troglóbias, que não apresentam os troglomorfismos clássicos.

O acima exposto demonstra claramente que a categorização de organismos encontrados no meio subterrâneo de acordo com a classificação de Schiner-Racovitza é uma tarefa complicada, a qual exige muita experiência e conhecimento, devendo ser deixada a cargo de especialistas.

6. AS ESPECIALIZAÇÕES DOS TROGLÓBIOS

6.1. Algumas noções sobre evolução

Para um entendimento claro e preciso do que sejam “especializações”, como e porque aparecem, é oportuno esclarecer alguns conceitos evolutivos, que não são de modo algum intuitivos para nós. Com raras exceções, o ser humano vive e pensa a partir de noções de progresso, melhoria, superioridade *versus* inferioridade, que são traços meramente culturais, aparentemente específicos de nossa espécie, sem qualquer base biológica mais ampla. Nesse contexto cultural, o termo evolução equivale a progresso, concepção abraçada inclusive por biólogos no passado, e mesmo por pesquisadores não-biólogos ainda no presente, os quais insistem em falar em seres superiores e inferiores, dentro da noção, totalmente ultrapassada, de escala evolutiva.

Dentro da Biologia moderna, evolução é simplesmente transformação ao longo do tempo, sem qualquer conotação de valor. A direção da transformação normalmente é no sentido de adaptar os organismos às condições bióticas e abióticas prevalentes em um dado habitat, em um dado momento. Ou seja, não existem espécies mais ou menos adaptadas, ponto, e sim espécies ou populações adaptadas a determinados modos de vida. Como o planeta está em constante mudança, o que é adaptativo para certas condições em um dado momento, pode deixar de sê-lo no momento seguinte. Ou seja, dado o dinamismo ambiental, não existe um estado final de perfeição, ao qual os organismos ditos superiores estariam mais próximos, e sim uma sucessão de populações que vão se adaptando às modificações ambientais, cada qual dentro do seu modo de vida particular.

É igualmente importante enfatizar que são os caracteres, ou conjuntos integrados de caracteres, que sofrem transformação, ou seja, que evoluem. São caracteres, por exemplo, os olhos, a pigmentação, as antenas, as asas, as pernas (nos artrópodes), as nadadeiras ou patas (nos vertebrados), os barbilhões de peixes, o tamanho corpóreo e assim por diante. Os caracteres normalmente apresentam diferentes estados, ou condições, que caracterizam

as diferentes espécies. O olho, que é um caráter, pode estar presente ou ausente em uma dada espécie: se presente, pode ser grande ou pequeno, localizar-se lateralmente ou dorsalmente na cabeça, ter essa ou aquela cor e assim por diante. Presença ou ausência, tamanho grande ou pequeno, localização na cabeça, cor etc., são os estados do caráter “olho”. Ao longo da evolução, os estados dos caracteres modificam-se, formando uma “série de transformação”. Um exemplo de série de transformação seria olho grande, olho pequeno e olho ausente. Nesta série, em cada dupla o estado anterior, observado na espécie ancestral, é chamado estado “primitivo”, ou plesiomórfico (termo técnico mais preciso, cunhado dentro da cladística, a escola mais moderna da área de Sistemática), e o estado posterior, modificado na espécie descendente, é o estado derivado, ou apomórfico. Por exemplo, olhos presentes, relativamente grandes, é o estado primitivo para os bagres epígeos do gênero *Pimelodella* (os mandis), que o herdaram de seus ancestrais siluriformes; olhos reduzidos ou ausentes são estados derivados observados, respectivamente, nos bagres cavernícolas *P. spelaea* e *P. kronoi*.

O que chamamos aqui de especializações dos troglóbios são os estados apomórficos de caracteres que só se modificaram após o isolamento genético no meio subterrâneo, e que podem ser relacionados ao novo modo de vida; a grosso modo, são sinônimo de troglomorfismos (embora certos “troglomorfismos”, como os clássicos redução de olhos e de pigmentação, possam ser observados em organismos epígeos, como acima mencionado). Torna-se clara, portanto, a necessidade de comparação com as espécies epígeas o mais proximamente aparentadas possível a fim de se distinguirem as verdadeiras especializações (apomorfias) dos troglóbios dos estados de caráter que são adaptativos no meio subterrâneo mas que já estavam presentes no ancestral epígeo (portanto, plesiomórficos para os troglóbios). Tais estados são freqüentemente chamados de “pré-adaptações”: estados de caráter presentes no ancestral, os quais foram selecionados em regime seletivo típico de habitats epígeos mas que, por certa semelhança (meramente coincidente) com o regime seletivo característico do meio hipógeo, favorecem a colonização deste ambiente. Conforme acima mencionado, são exemplos de pré-adaptações o hábito alimentar onívoro, oportunista, e a orientação não baseada primariamente na visão. Neste tópico, restringir-nos-emos às ditas especializações dos troglóbios.

Note-se que cada espécie é caracterizada por um mosaico de estados plesiomórficos e apomórficos relativos aos diferentes caracteres. Portanto,

não existem espécies mais ou menos evoluídas, mais ou menos adaptadas, superiores ou inferiores, e sim caracteres mais ou menos modificados, mais ou menos adaptados para um modo de vida particular. A compreensão desta irrefutável realidade biológica invalida qualquer pensamento de natureza discriminatória, baseado na noção falaciosa de superioridade de espécies, raças, povos ou sexos, que vem justificando visões antropocêntricas do mundo assim como ideologias como o racismo, o nazismo e o sexismo.

6.2. Regressão dos olhos e da pigmentação melânica cutânea: os troglomorfismos clássicos

As características mais marcantes dos troglóbios são a regressão, chegando até à ausência total, dos olhos e da pigmentação melânica cutânea. Modificações evolutivas desta natureza, que implicam na redução de características não funcionais biologicamente, têm sido chamadas por diferentes cientistas de evolução regressiva, evolução degenerativa, rudimentação ou redução estrutural. Dos termos propostos, o mais amplamente utilizado é o de evolução regressiva. É importante ressaltar que estes termos aplicam-se aos caracteres isoladamente (olhos, pigmentação, asas de insetos etc.), e não ao organismo como um todo, no qual podem conviver caracteres que sofreram regressão com caracteres que não a sofreram, podendo, ao contrário, até desenvolver-se mais. É o caso de insetos troglóbios que possuem, ao mesmo tempo, olhos reduzidos e antenas mais desenvolvidas que as de seus parentes epígeos.

Na prática, o que se observa entre as espécies troglóbias é uma grande variação no que diz respeito ao grau de redução dos olhos e da pigmentação, isto para falar apenas dos caracteres mais conspícuos. Assim, em quase todos os grupos animais com representantes troglóbios, temos desde populações totalmente despigmentadas e sem olhos até populações com olhos e pigmentação apenas ligeiramente reduzidos em comparação com seus parentes epígeos, passando por populações com todos os graus intermediários de regressão. Isto é particularmente evidente entre os peixes subterrâneos, que incluem tanto espécies que qualquer pessoa reconhece imediatamente como troglóbias, pois todos os indivíduos são claros e desprovidos de olhos visíveis externamente, como espécies com olhos e pigmentação visíveis, as quais, somente após a comparação com aparentados

epígeos, incluindo medições cuidadosas, são reconhecidas como troglomórficas. É ainda freqüente encontrarem-se populações com indivíduos que variam muito entre si no que diz respeito ao grau de redução de olhos e pigmentação. Estes podem, inclusive, apresentar-se na forma de mosaicos, seja dentro da mesma população, onde há indivíduos mais pigmentados porém com olhos menores e outros menos pigmentados mas com olhos maiores, seja entre populações. Um exemplo interessante deste último caso é *Ancistrus cryptophthalmus*, cascudo troglóbio da área cárstica de São Domingos, com populações em diferentes cavernas: enquanto a população da caverna Passa Três (parte da Caverna São Vicente) tem olhos ausentes nos indivíduos adultos mas apresenta pigmentação apenas um pouco mais clara que a dos cascudos epígeos, a população da Caverna Angélica caracteriza-se pela pigmentação bem mais reduzida que na da Passa Três, porém praticamente todos os indivíduos possuem olhos visíveis, ainda que um pouco reduzidos em relação aos dos epígeos.

Como a evolução geralmente é gradual, espera-se que populações isoladas há mais tempo no meio subterrâneo apresentem graus mais avançados de modificação naqueles caracteres que são afetados pelo novo modo de vida. Assim, é comum utilizar-se o grau de troglomorfismo observado em populações subterrâneas, sobretudo aquele relativo a olhos e pigmentação melânica, como uma medida da “idade filogenética”, ou seja, do tempo total de isolamento genético no meio hipógeo. Isto, no entanto, deve ser visto com muito cuidado, pois parte do princípio, bastante questionável, de que a velocidade de transformação dos caracteres é a mesma para todos os organismos e caracteres considerados. De fato, além de fatores genéticos intrínsecos aos diferentes grupos, fatores ecológicos, como o tamanho das populações, podem influenciar as taxas de evolução dos caracteres – de modo geral, populações pequenas se modificam mais rapidamente que populações grandes, inclusive entre aquelas pertencentes a grupos proximamente aparentados. Na falta de dados robustos sobre as taxas de transformação dos diferentes caracteres nos diferentes grupos, é prudente tomar o grau de troglomorfismo como uma medida grosseira da idade filogenética relativa apenas em animais de mesmo grupo (ordem, família ou mesmo gênero), e, mesmo assim, a ocorrência de mosaicos nos estados de caracteres troglomórficos, que não é incomum, pode ser um fator complicador. Mesmo com todas essas restrições e cuidados, é razoável supor que, entre os bagres da família Heptapteridae (bagres comuns e mandis

– ver tópico 8.2), populações homogêneas de indivíduos despigmentados e anoftálmicos (sem olhos visíveis externamente), como as observadas em diferentes áreas cársticas da Bahia (*Taunayia* sp., em Campo Formoso; os bagrinhos da Chapada Diamantina, pertencentes a espécie ainda não descrita) são troglóbios mais antigos que os bagres cegos de Iporanga, *Pimelodella kronei*, os quais exibem variabilidade na pigmentação, sendo que alguns indivíduos apresentam olhos vestigiais visíveis externamente, e muito mais que *p. spelaea*, de São Domingos, apenas ligeiramente troglomórfica. O caso dos bagres da Serra do Ramalho, *Rhamdia enfernada*, que apresenta alta variabilidade populacional no que diz respeito a olhos e pigmentação, é mais difícil de julgar, pois a população é muito numerosa, o que pode retardar o processo de fixação dos genes responsáveis pela regressão desses caracteres na população como um todo.

Quando se pensa na evolução como um processo contínuo, que continua ocorrendo neste exato momento, o encontro de populações em diferentes estágios de redução dos olhos e da pigmentação e de transformação em outros caracteres é plenamente esperado. Mesmo a ocorrência de casos-limite, onde é difícil saber se as modificações observadas são suficientes para se caracterizar uma nova espécie, troglóbia, está dentro do previsto. O que vemos é um corte instantâneo em processos com idades e velocidades diferentes dependendo do táxon. Esta é a beleza dos troglóbios: como poucos grupos, eles nos mostram claramente a evolução em progresso.

6.3. Outras especializações dos troglóbios

No mosaico de estados de caracteres das espécies troglóbias, nem tudo é regressão. Existem vários exemplos dos ditos caracteres construtivos, ou seja, caracteres cujo estado nos troglóbios representa um maior desenvolvimento ou aperfeiçoamento de função em comparação com o observado nos parentes epígeos. Nestes casos, não há muita dúvida de que essas transformações são resultado da seleção natural, no sentido de tornar os organismos mais aptos a viver nas condições altamente limitantes do meio subterrâneo.

Os exemplos mais evidentes e bem conhecidos de caracteres construtivos referem-se aos sistemas sensoriais não-visuais (quimiorrecepção,

mecanorrecepção, eletrorrecepção), que tendem a desenvolver-se nos troglóbios, em um fenômeno classicamente conhecido por **compensação sensorial**. Este maior desenvolvimento pode ser obtido através do incremento no número das unidades sensoriais e/ou na sensibilidade dessas unidades. Para que o número de unidades sensoriais possa aumentar, em geral é necessário um aumento das superfícies onde tais unidades se inserem. No caso dos artrópodes, há sensilas (“pelos” sensoriais) localizados em apêndices como as antenas (exceto em aracnídeos, que não têm antenas) e pernas, que tendem a alongar-se nos troglóbios durante o processo de compensação sensorial. Desse modo, o número de unidades sensoriais pode aumentar, tornando esses animais capazes de perceber estímulos químicos e mecânicos mais fracos e a maiores distâncias. O alongamento de apêndices é visível em muitos troglóbios, sobretudo entre os besouros, crustáceos como a nossa *Aegla*, e aracnídeos tais como pseudoscorpídeos e opiliões. Frequentemente tal alongamento é acompanhado pela diminuição do tamanho e adelgaçamento do corpo. Assim, é comum artrópodes troglóbios terem uma aparência mais delicada que a dos epígeos aparentados.

Entre os vertebrados, um caso clássico de compensação sensorial foi descrito por T. Poulson na década de 1930 para os ambliopsídeos, peixes norte-americanos que apresentam grande desenvolvimento do sistema da linha lateral nas espécies troglóbias (que incluem o primeiro peixe troglóbio descrito, *Amblyopsis spelaea*, em 1942). As unidades mecanorreceptoras deste sistema são os neuromastos, pequenos grupos de células formando botões recobertos por uma cápsula gelatinosa, os quais respondem a movimentos e vibrações na água, como aqueles provocados por presas vivas em movimento ou mesmo pela passagem de obstáculos. Parte dos neuromastos fica espalhada na superfície do corpo, mas a maioria situa-se no canal da linha lateral, o qual se abre por poros que geralmente formam uma fileira ao longo da lateral do peixe (a chamada linha lateral). Os ambliopsídeos troglóbios apresentam uma cabeça alargada, com um número aumentado de neuromastos livres, os quais apresentam cúpulas maiores, mais sensíveis. Estes peixes são muito mais eficientes que os epígeos aparentados na captura de presas vivas em baixa densidade, situação usual nas cavernas que habitam, porém perdem na competição com os epígeos quando a densidade de presas é alta. Esta maior eficiência alimentar em condições de escassez alimentar foi também observada para outras espécies troglóbias. Troglóbios vivem muito bem nas condições de aparente penúria (para nós) do meio

subterrâneo – ou seja, estão plenamente adaptados a tais condições. O grande perigo é a poluição por eutrofização (aumento de matéria orgânica), condição na qual os aparentados epígeos e mesmo troglófilos são superiores.

Nos lambaris troglóbios mexicanos do gênero *Astyanax*, as populações troglóbias apresentam botões gustativos mais numerosos que a epígea aparentada que vive na mesma região. [Observação: não se deve confundir botões gustativos, pequenos grupos sub-microscópicos de células quimiossensíveis, com as papilas gustativas, projeções visíveis da língua dos mamíferos onde os botões se localizam]. Nos peixes, os botões gustativos não se restringem à boca, ocorrendo também na superfície do corpo, sobretudo na cabeça. Nos lambaris mexicanos epígeos, os botões gustativos concentram-se nos lábios, ao passo que, nos troglóbios, eles são bem mais numerosos, distribuindo-se até a região do gular (“queixo”). Estes peixes também apresentam neuromastos com cúpulas mais altas, mais sensíveis que nos epígeos.

Outra modalidade de compensação sensorial é observada em salamandras troglóbias, como o conhecido *Proteus anguinus*, que tem um grande número de eletrorreceptores, os chamados órgãos ampulares (análogos às conhecidas Ampolas de Lorenzini dos tubarões e raias), concentrados no focinho. Esses receptores detectam os fracos campos eletromagnéticos provenientes na ação muscular de presas vivas, o que favorece sua localização e captura pelas salamandras.

Uma característica ecológica freqüentemente citada para troglóbios é o pequeno tamanho de suas populações, na maioria dos casos baseada em inferências tiradas a partir da noção de distribuição geográfica restrita, que se aplica a muitas, porém não todas as espécies, associada a baixas densidades populacionais. O tamanho das populações troglóbias é uma questão em aberto, à espera de mais informações que permitam detectar padrões e fazer previsões. Em alguns casos as populações são realmente pequenas (algumas centenas a poucos milhares de indivíduos), como ocorre em peixes de pequena distribuição geográfica (uma caverna ou porções desta) e/ou restritos a habitats muito especializados, tais como o bagre cego de Campo Formoso (BA), *Taunayia* sp., a população do cascudo *Anástrus cryptophthalmus* na Caverna Passa Três, e o bagre *Ituglanis epikarsticus*, restrito ao epicarste na Caverna São Mateus, ambas em São Domingos (GO), além do ambliopsídeo norte-americano, *Speoplatyrhinus poulsoni*, e do balitorídeo tailandês *Cryptotora thamicola*, restrito a

cachoeiras sobre escorrimentos calcíticos. Em vários outros casos, no entanto, as populações não são tão pequenas assim, ou porque a distribuição da espécie é bastante ampla (caso dos bagrinhos da Chapada Diamantina, amplamente distribuídos no meio subterrâneo por uma área de 60 km de raio) e/ou porque a densidade populacional é alta, mesmo que ocorrendo em uma única caverna (caso de *A. cryptophthalmus* na Caverna Angélica, em São Domingos, com população estimada em aproximadamente 20.000 indivíduos; de *Rhambdia enfurnada*, da Serra do Ramalho, com população estimada preliminarmente em dezenas de milhares; e dos guarus mexicanos, *Poecilia mexicana*, que atingem densidades de 100-200 indivíduos por metro quadrado na Cueva de las Sardinias = Cueva de Villa Luz).

Em relação às especializações ecológicas dos troglóbios associadas à economia de energia, que representam adaptações a condições de aporte de nutrientes baixo e muitas vezes imprevisível, podemos citar o ciclo de vida (desde o nascimento do indivíduo ou, mais propriamente, da fecundação do ovo que lhe deu origem, até sua morte, incluindo quando se reproduziu e quantos descendentes deixou) de muitos troglóbios, caracterizado pela produção de ovos grandes, porém pouco numerosos, a baixa fecundidade, a reprodução pouco freqüente, a maturidade tardia, o crescimento individual lento e a alta longevidade, quando comparados com espécies epígeas aparentadas. Isto é o que muitos autores denominam estratégia K. Os organismos troglóbios que apresentam este tipo de especialização completam seu ciclo de vida, que é mais lento, utilizando menos energia por unidade de tempo.

Outro exemplo de adaptação às condições de limitação de alimento no meio subterrâneo é a redução das taxas metabólicas (medidas através do consumo de oxigênio, que é proporcional à queima de nutrientes para produção da energia necessária à vida) registrada para troglóbios de diversos grupos. Vários crustáceos, tanto anfípodes como isópodes aquáticos, assim como aranhas e alguns peixes troglóbios apresentam consumo de oxigênio significativamente menor e maior resistência à hipóxia (baixas concentrações de oxigênio) que epígeos aparentados. Isto significa que são capazes de sobreviver por mais tempo com menos alimento, resistindo por mais tempo à inanição, a que podem ser submetidos em épocas de falta de nutrientes, como nos longos períodos de seca acentuada.

A comparação de aspectos comportamentais dos animais troglóbios com seus parentes que ocorrem na superfície possibilita uma visão das

modificações associadas ao isolamento e especiação no ambiente subterrâneo. Dentre os comportamentos que podem sofrer regressão em animais troglóbios, devido ao relaxamento da pressão de seleção relacionada aos fotoperíodos (ver tópico 7), estão a fotofobia (reação negativa à luz), os ritmos circadianos (ritmos biológicos com ciclos em torno de 24 h), sobretudo os locomotores, o hábito de formar cardumes em peixes e outros componentes comportamentais dependentes de contacto visual (e.g., interações de agressão e submissão).

Indiretamente relacionados à ausência de luz estão os caracteres associados à escassez alimentar e à ausência de predadores visualmente orientados. Nestas condições, comportamentos que aumentem a eficiência alimentar, como a utilização espacial estendida, são favorecidos, enquanto comportamentos de evitação de predadores podem sofrer regressão. Estes seriam outros exemplos de caracteres construtivos, adaptativos, resultados de seleção no meio hipógeo.

7. PORQUE OS TROGLÓBIOS NÃO TÊM OLHOS?

TEORIAS DA EVOLUÇÃO REGRESSIVA DOS CARACTERES

Os mecanismos pelos quais a evolução regressiva de caracteres ocorre têm sido discutidos desde a descoberta dos primeiros organismos cavernícolas sem olhos. As principais teorias modernas que explicam a regressão de estruturas e padrões comportamentais e fisiológicos em troglóbios incluem, por um lado, teorias adaptacionistas, baseadas na seleção natural, e, por outro, teorias neutralistas.

Uma teoria adaptacionista envolvendo seleção direta, popular em décadas passadas, considera a economia de energia como a força seletiva direcionadora da regressão de caracteres nos troglóbios. Segundo os advogados desta teoria, os olhos, e principalmente a retina, estão entre as estruturas que mais consomem energia. Ora, no ambiente subterrâneo típico, pobre em alimento, é um luxo manter estruturas inúteis energeticamente dispendiosas – a energia economizada de um olho que não se forma pode ser utilizada para a produção de um ovo (um descendente) a mais. Ou seja, os indivíduos que não formam olhos, pigmentação melânica e outras estruturas, e/ou não expressam funções e comportamentos que se tornaram inúteis no ambiente permanentemente escuro das cavernas, têm vantagens sobre os demais, pois dispõem de energia extra para a produção de mais descendentes. Estes herdam os caracteres regredidos, que se espalham na população. Argumentos contra a teoria da economia de energia: a regressão de caracteres como olhos e pigmentação também é observada em espécies que vivem em ambientes onde o alimento não é limitante (caso de animais que vivem no guano ou solo), podendo inclusive ser muito abundante (caso dos endoparasitas, como vermes do tubo digestivo, que vivem imersos no alimento ingerido pelo hospedeiro e que não têm olhos nem pigmentação); além disso, se tal teoria fosse universalmente aceita, espécies que ocupam níveis tróficos elevados apresentariam caracteres regressivos mais acentuados, o que não é observado. Atualmente, esta teoria foi praticamente abandonada.

A teoria neutralista, do acúmulo de mutações neutras, baseia-se na noção de que, embora sempre ocorram ao acaso, mutações têm mais

frequentemente o efeito de desorganizar do que de aperfeiçoar, principalmente estruturas e funções mais complexas. Ou seja, surgem mais mutações deletérias que construtivas afetando estruturas e funções, sobretudo no caso das complexas como os olhos. Se estas forem necessárias à boa performance do indivíduo e, conseqüentemente, à continuidade da espécie, então mutações deletérias, que sempre vão surgindo ao acaso, afetando tais estruturas, serão eliminadas da população, pois os indivíduos que as portam têm desvantagens em relação aos demais, deixando menos ou nenhum descendente. No entanto, se houver mudança no modo de vida da população, de tal forma que as estruturas e funções em questão deixam de ser necessárias (como ocorre com olhos e pigmentação quando da colonização do meio subterrâneo), então as mutações deletérias deixam de ser eliminadas, acumulando-se paulatinamente na população, já que são mais freqüentes que as construtivas. Assim, indivíduos com olhos menores, menos eficientes, que são eliminados por seleção natural no meio epígeo, passam a ter, no hipógeo, as mesmas chances de sobrevivência e a deixar tantos descendentes quanto aqueles com olhos “normais”, e aos poucos vão ultrapassando estes últimos em número. A diferença com relação à teoria anterior, da seleção por economia de energia (adaptacionista), é que, para esta última, indivíduos com olhos (e outras estruturas que perderam a função no meio subterrâneo) têm desvantagens em relação àqueles sem olhos, sendo objeto de seleção negativa (eliminação gradual da população), ao passo que, pela teoria do acúmulo das mutações neutras, indivíduos com e sem olhos têm a mesma aptidão, ou seja, os olhos passam a ser um caráter neutro, sem qualquer valor adaptativo, positivo ou negativo. Argumentos a favor da teoria do acúmulo de mutações neutras: esta é uma teoria geral, que se aplica a qualquer caso de regressão de caracteres que perderam sua função devido a mudanças no regime seletivo (ou modo de vida), incluindo não apenas as reduções observadas nos troglóbios como também uma vasta gama de exemplos encontrados entre os organismos epígeos.

Finalmente, há teorias modernas baseadas na noção de seleção indireta, às quais seus proponentes referem-se genericamente como Teoria da Pleiotropia (pleiotropia é o fenômeno da expressão de um gene em efeitos fenotípicos não relacionados). Segundo esta teoria, certos caracteres selecionados positivamente por algum motivo produziriam, por determinados mecanismos, efeitos negativos sobre outros caracteres, não relacionados aos primeiros. Um exemplo bem documentado desse possível

mecanismo de regressão dos olhos em troglóbios foi apresentado por Culver e colaboradores, que demonstraram uma relação inversa entre o comprimento da antena e o tamanho dos olhos em populações cavernícolas do crustáceo anfípode norte-americano, *Gammarus minor*: indivíduos com antenas maiores, mais eficientes no meio hipógeo, apresentam estatisticamente olhos menores e maior fecundidade (produzem mais ovos, portanto mais descendentes). Uma explicação seria que o necessário aumento na inervação das antenas provoca a diminuição na inervação dos olhos e, conseqüentemente, sua redução, devido à competição por conexões nervosas no pequeno gânglio cerebroides desses crustáceos (conexões associadas aos olhos nos epígeos passariam a inervar as antenas aumentadas dos troglóbios). Ou seja, a seleção de antenas maiores indiretamente implica em olhos menores. Outro exemplo similar bem recente vem de estudos de Jeffery sobre o desenvolvimento embriológico de lambaris troglóbios mexicanos do gênero *Astyanax*. Novamente, a seleção indireta relacionada à compensação sensorial, com competição por células que dão origem a estruturas nervosas e sensoriais, é a explicação-chave. Os lambaris cegos mexicanos apresentam um número aumentado de botões gustativos em comparação com seus parentes oculados epígeos. Ora, os botões gustativos originam-se de grupos (campos) de células do embrião regulados por um único gene, partes das quais também dão origem a partes dos olhos. Assim, o aumento no número de botões gustativos deixa menos células disponíveis nesses campos para os olhos, que diminuem. Como tal diminuição não é prejudicial no ambiente subterrâneo, o processo coevolutivo “aumento no número de botões gustativos/redução dos olhos” pode ocorrer sem prejuízo à aptidão dos indivíduos. Note-se que o estudo de Jeffery apresenta evidências moleculares contrárias à teoria neutralista.

Estudos sobre o desenvolvimento em troglóbios com enfoque biomolecular estão em plena ascensão e poderão mudar radicalmente nossa maneira de compreender a evolução regressiva, cujo estudo tem se baseado na genética clássica. No entanto, é necessário ampliar em muito a abrangência taxonômica desses estudos a fim de se verificar quão geral, em termos dos grupos animais a que se aplica, é o modelo pleiotrópico proposto por Culver e Jeffery. O problema é que este tem como condição básica a ocorrência de compensação sensorial, a qual não foi demonstrada para todos os troglóbios. Além disso, o modelo deixa em aberto a questão da redução da pigmentação melânica, que não se enquadra nas explicações propostas.

Por outro lado, existem várias teorias de evolução regressiva que foram abandonadas há décadas. Um caso interessante é a ortogênese (ou organicista) de Vandel e outros: espécies seriam como indivíduos, que nascem, crescem, envelhecem e morrem (extinguem-se), e a desorganização de estruturas como os olhos nos troglóbios é um sinal de senescência de espécies “velhas”, que sobrevivem por mais tempo ao encontrarem abrigo no ambiente estável e protegido das cavernas, caso contrário já teriam se extinguido. Esta teoria não se mantém, pois espécies não funcionam como indivíduos e, ademais, é conhecido um grande número de troglóbios que pertencem a linhagens recentes, às quais não se aplica a noção de senescência, ao mesmo tempo que há espécies epígeas bastante antigas, que mantêm olhos e outras estruturas normalmente perdidas nos troglóbios.

8. A BIODIVERSIDADE SUBTERRÂNEA NO BRASIL

A fauna cavernícola brasileira é atualmente a mais bem estudada da América do Sul, através de levantamentos faunísticos, estudos de comunidades e a investigação detalhada da biologia de diferentes táxons, que tiveram início na década de 1980. Estimamos que mais de 1.200 táxons de vertebrados e invertebrados terrestres e aquáticos (entre troglófilos, troglóbios e troglófilos – estes últimos correspondendo a cerca de 10%) foram registrados em trabalhos publicados até o momento, e muitos outros têm sido descobertos constantemente. Se considerarmos, ainda, os táxons registrados em trabalhos não-publicados (Monografias, Dissertações e Teses), este número pelo menos triplica. Note-se que a maioria desses táxons foram identificados em níveis taxonômicos superiores (gêneros, famílias, ou até mesmo ordens), podendo incluir mais de uma espécie, o que equivale a dizer que a diversidade em termos de espécies está subestimada. Por outro lado, consideramos imprudente proceder a estimativas baseadas no reconhecimento de morfoespécies (ou seja, espécies que “parecem” diferentes das demais) por não-especialistas, uma vez que somente o especialista em cada grupo em particular tem competência para tal reconhecimento, com um nível minimamente aceitável de confiabilidade. Ademais, muitos grupos com representantes subterrâneos carecem de estudos taxonômicos detalhados, bem embasados em métodos científicos confiáveis, de modo que qualquer tentativa para efetuar contagens de números de espécies para estimativa de biodiversidade subterrânea fica sujeita a erros grosseiros, que podem levar a interpretações e conclusões equivocadas.

Outra fonte de erros é a inclusão, no cômputo da diversidade subterrânea, de organismos acidentais nesse ambiente. Como qualquer organismo epígeo vivendo em uma área cárstica pode, em algum momento de sua existência, entrar por acidente em uma caverna e não conseguir sair, a diversidade de acidentais potenciais é igual à diversidade total de organismos epígeos da região, e a qualquer momento pode ser encontrado um conjunto diferente de acidentais em uma dada caverna. Portanto, não tem qualquer significado biológico incluir, para fins de determinação da diversidade

subterrânea de uma região, listas de espécies de ocorrência acidental nesse ambiente, registradas no momento de um dado levantamento. Ademais, se o pesquisador considerar, na sua avaliação da biodiversidade subterrânea, todas as espécies a que pertencem os inúmeros indivíduos encontrados em maços de detritos arrastados por enxurradas através de sumidouros ou aqueles vivendo exclusivamente em cones de dejeção sob clarabóias, certamente estará perdendo de vista o próprio significado de comunidade subterrânea, que implica em um conjunto relativamente estável de espécies com relações ecológicas bem definidas em função de características correlacionadas com sua história evolutiva, que é própria a cada táxon em particular.

Outra fonte de divergências consiste na inclusão, nas listagens faunísticas, de organismos vivendo exclusivamente na zona de entrada de cavernas. Conforme já comentado, esta, sendo um ecótono (transição entre ambientes), apresenta uma rica fauna, que inclui muitos organismos epígeos, cujo cômputo tende a produzir superestimativas da diversidade subterrânea propriamente dita. Se o autor não deixa claro em que zonas foram coletadas suas amostras, as comparações ficam prejudicadas.

Considerando todos os problemas acima expostos, optamos por adotar uma posição mais conservadora e segura, focando nos táxons repetida e consistentemente encontrados em cavernas brasileiras, o que é evidência de se tratarem de organismos verdadeiramente hipógeos.

Também devemos considerar que a categorização de um organismo subterrâneo na classificação de Schiner-Racovitza não é simples, sendo sempre necessário comparar com grupos epígeos os mais proximamente aparentados possível. Sendo assim, erros podem acontecer quando a fauna epígea próxima às cavernas coletadas não for amostrada adequadamente ou quando o animal amostrado no meio subterrâneo pertencer a um táxon já troglomórfico no meio epígeo, como é comum em vários grupos tipicamente endógeos (de solo). Tal erro pode resultar no aumento artificial do número de táxons considerados troglóbios, levando a superestimativas da riqueza de troglóbios em uma determinada região. No entanto, isto não afeta a estimativa da riqueza subterrânea total, já que tais organismos não deixarão de ser subterrâneos se ocorrerem regularmente neste ambiente – se for demonstrado que ocorrem também no meio epígeo, devem simplesmente passar da categoria de troglóbio para a de troglófilo ou troglóxeno. Porém, na dúvida, nossa posição é a favor da espécie – para fins de conservação, é mais prudente

considerar, *a priori*, qualquer espécie troglomórfica como um provável troglóbio, digno de todas as medidas de proteção a que fazem jus estes animais endêmicos altamente frágeis e vulneráveis.

8.1. Fauna subterrânea brasileira

Os morcegos do grupo dos microquirópteros (que excluem as raposas-voadoras – “flying foxes” – dos trópicos do Velho Mundo) são os mamíferos que melhor se orientam na ausência total de luz por serem capazes de ecolocação através de um sistema de sonar biológico. Conseqüentemente, muitas espécies utilizam cavernas freqüentemente como abrigo, sendo os troglótenos mais característicos e conhecidos. A quiropterofauna neotropical - região zoogeográfica que abrange a América do Sul e Central, Caribe e parte do México - é altamente diversificada, apenas igualando-se em termos de riqueza de espécies à do Sudeste Asiático, e *ultrapassando* esta última em termos de diversidade de hábitos alimentares.

No Brasil, algumas dezenas de espécies de morcegos, especialmente os da família Phyllostomidae (que possuem um apêndice nasal em forma de folha e apresentam os hábitos alimentares mais diversificados entre os quirópteros), foram registradas em cavernas de diferentes áreas cársticas. Entre os filostomídeos, destacam-se o hematófago *Desmodus rotundus* (vampiro-comum), muito abundante em regiões com criações de animais domésticos, sobretudo bovídeos, eqüídeos, suínos e galináceos, sendo a espécie dominante nas comunidades cavernícolas dessas regiões; o grande morcego especializado na predação de outros vertebrados, *Chrotopterus auritus*, e aparentados de menor porte, como *Tonatia bidens*, *Mimon bennettii*, *Trachops cirrhosus* e *Lonchorhina aurita*, que também podem preda vertebrados, além de invertebrados de grande porte, como grandes besouros, gafanhotos etc.; o frugívoro *Carollia perspicillata*, o morcego mais comum em áreas naturais pouco ou nada perturbadas, que apresenta grande plasticidade ecológica em termos de abrigos e alimentação (se necessário, pode complementar a alimentação com invertebrados, néctar e pólen), mas que é muito pouco tolerante à presença humana, desaparecendo de áreas com influência antrópica (o que mostra que plasticidade ecológica nem sempre significa tolerância a perturbações ambientais); os herbívoros estritos do grupo dos morcegos com faixas faciais, tais como *Platyrrhinus lineatus* e diferentes espécies de

Artibeus, que incluem os morcegos herbívoros de maior porte no Brasil; e os pequenos nectarívoros/polinívoros, *Glossophaga soricina*, diferentes espécies de *Anoura*, entre outros. Entre os pequenos insetívoros pertencentes a outras famílias, os quais se alimentam de insetos em vôo, podemos citar *Natalus stramineus*, *Myotis nigricans* e espécies de *Peropteryx*, estes últimos abrigando-se tipicamente em fendas da zona de entrada e penumbra. Cabe citar, ainda, os insetívoros aéreos de médio porte da família Mormoopidae, tais como espécies de *Pteronotus*, que podem formar grandes populações em cavernas quentes, como as da Amazônia. É ainda interessante mencionar que insetívoros da família Molossidae (morcegos-de-cauda), conhecidos por formar imensas populações com milhões de indivíduos nas cavernas do Novo México (EUA), como as de Carlsbad, nunca foram registrados em cavernas brasileiras.

O guano (acúmulos de fezes) depositado pelos morcegos no interior das cavernas que constituem seus abrigos diurnos serve de substrato e alimento para vários invertebrados, tais como colêmbolos (insetos diminutos, sem asas, que pulam freqüentemente e são muito comuns no solo), isópodes terrestres Oniscidae (tatuzinhos-de-jardim), pequenos ácaros detritívoros (aracnídeos do grupo que inclui os carrapatos), larvas de besouros como os detritívoros da família Cholevidae (pequenos besouros escuros, semelhantes a uma “gota”), de dípteros Phoridae e Milichiidae (pequenas moscas escuras), Muscidae (moscas comuns), e *Drosophila* (as conhecidas “moscas-de-frutas”), estas em cavernas mais quentes, ao norte do Alto Ribeira, e das pequenas mariposas Tineidae (família da traça-de-roupa, larva que constrói um casulo com os materiais disponíveis no substrato). Estes pequenos invertebrados podem ser predados por pseudoscorpíões (pequenos aracnídeos semelhantes superficialmente a escorpíões sem cauda), besouros como os Pselaphidae e Carabidae, pequenas centopéias, ácaros predadores e aranhas que constroem suas teias próximas ou sobre o guano.

Alguns indivíduos, sobretudo os pequeninos, com pequena capacidade de locomoção, passam toda a sua vida no guano. Estes podem pertencer a espécies que não são normalmente encontradas em outros substratos, sendo, portanto, dependentes do guano para a sua manutenção – os chamados **guanóbios**, ou a espécies que podem completar o ciclo de vida tanto no guano como em outros substratos – os **guanófilos**. Outros, ainda, utilizam o guano em maior ou menor freqüência ao longo de sua vida, dependendo da espécie, geralmente como fonte de alimento – em alguns casos,

alimentando-se diretamente do guano, como fazem os grilos, diplópodes (piolhos-de-cobra), baratas em cavernas mais quentes, em outros, utilizando os guanófagos como suas presas (aranhas maiores). É ainda importante ressaltar que certos grupos animais são restritos ou apresentam forte preferência por determinados tipos de guano (de hematófagos, de frugívoros etc.), ao passo que outros são indiferentes, ocorrendo nos diversos tipos. Entre os animais típicos do guano de hematófagos temos larvas de moscas, como aquelas acima citadas, e colêmbolos da espécie troglomórfica, *Acherontides eleonora*, que se destaca por atingir densidades populacionais altíssimas (milhares de indivíduos por metro quadrado) em guano já ressecado. Entre as espécies de besouros Cholevidae, algumas preferem guano de hematófagos, outras, guano de carnívoros. Táxons típicos do guano de frugívoros incluem pequenos heterópteros (grupo dos percevejos) das famílias Cydnidae e Lygaeidae e predadores como pequenas centopéias Lithobiomorpha e certas espécies de pseudoscorpíões. Portanto, cada tipo de guano sustenta uma comunidade particular, constituída tanto por elementos restritos quanto por elementos não restritos a este.

Em cavernas onde não há rios permanentes ou temporários transportando nutrientes para seu interior, o guano pode ser uma das principais fontes de alimento para os organismos subterrâneos. Algumas cavernas brasileiras (p.ex. em áreas cársticas da Bahia e Ceará e cavernas areníticas do Pará) são típicas “bat caves” (cavernas de morcegos), i.e., cavernas abrigando colônias numerosas e estáveis de morcegos, os quais produzem grandes quantidades de guano que, por sua vez, sustentam importantes comunidades de invertebrados cavernícolas. A presença de um grande número de animais endotérmicos (“de sangue quente”) provoca um aumento da temperatura do ar, característica comum a várias “bat caves”, que constituem as chamadas “cuevas calientes”, bem estudadas no México e em Cuba, influenciando a distribuição dos organismos cavernícolas. Nestas “cuevas calientes”, a temperatura pode ultrapassar em até 10° C a temperatura esperada em vista da média anual externa (devido às propriedades de isolante térmico do solo e subsolo, a temperatura nas zonas profundas das cavernas tende a estabilizar-se em torno da média anual na região), constituindo um grande desconforto aos pesquisadores. No Brasil, não temos casos tão extremos: no máximo foram registrados aumentos de 3-4° C em relação à média externa em algumas cavernas com grandes colônias estáveis.

Além dos morcegos, vários outros mamíferos são encontrados em cavernas brasileiras, orientando-se através de pistas olfativas que deixam pelo caminho (urina, fezes), ou ainda seguindo rios para entrar e sair das cavernas (no caso dos semi-aquáticos). Mamíferos troglóxenos incluem a guaxica (*Philander opossum*) e cuíca-d'água (*Chironectes* sp.), ambos marsupiais didelídeos (animais aparentados ao gambá); carnívoros mustelídeos, como lontras (*Lontra longicaudis*), roedores como pacas (*Agouti paca*), mocós e ratos-d'água (*Nectomys squamipes*). No Alto Ribeira, foram observadas guaxicas construindo ninhos com folhas secas no interior das cavernas onde abrigam os filhotes. Lontras penetram regularmente em cavernas do Alto Ribeira, chegando a locais distantes das entradas, por vezes acompanhadas de filhotes, como mostra o registro de pegadas. Os mocós são troglóxenos comuns em cavernas de regiões semi-áridas, onde acúmulos consideráveis de fezes e de urina testemunham uma ocupação antiga do meio cavernícola. Aparentemente, as pacas utilizam cavernas como rota de fuga de predadores, o que parece ser comum em cavernas da Amazônia.

Há poucos casos de aves que se orientam bem nas zonas afólicas, utilizando para isso um sistema de emissão de sons realizados por estalos da língua, que se assemelha em função ao sonar dos morcegos: os guácharos, no noroeste da América do Sul (incluindo a divisa com região de Roraima, no Brasil), e os andorinhões (*Aerodramus* e *Collocalia*) do sudeste asiático (não confundir com as andorinhas verdadeiras, que pertencem ao grupo dos passarinhos propriamente ditos). Colônias de andorinhões foram encontradas em algumas cavernas de Minas Gerais, Goiás e Nordeste do Brasil, inclusive em regiões não-iluminadas. A coruja branca, ou suindara (*Tyto alba*), está entre as aves mais observadas e que penetram mais profundamente nas cavernas brasileiras, porém sempre em locais onde ainda se avista a luz da entrada. Suas bolotas de regurgitação (restos de presas, como ossos, pelos e penas) servem de alimento para os cavernícolas. Como as suindaras podem ocupar determinadas cavernas por grandes períodos de tempo, os ossos provenientes dessas bolotas de regurgitação e acumulados ao longo de centenas e até milhares de anos constituem importantes sítios paleontológicos para pequenos mamíferos e aves. Várias outras aves brasileiras utilizam a região da entrada e início da penumbra para abrigar-se e nidificar, como é o caso dos psitacídeos (papagaios, araras e periquitos), sobretudo no Brasil Central, do urubu comum (*Coragyps atratus*), em várias regiões do país, e de passarinhos como a tovaça.

Anuros (sapos, rãs e pererecas) são relativamente comuns em cavernas brasileiras, principalmente na região do semi-árido, onde várias cavernas têm corpos d'água e umidade relativa maior que a do meio superficial, propiciando um ambiente mais favorável para esses animais. São aí encontradas "rãs" *Leptodactylus* (Leptodactylidae) e sapos *Bufo* (Bufonidae), em alguns casos bem numerosos e aparentemente bem nutridos, o que pode indicar a condição de troglóxenos. No entanto, na maioria das vezes o que se vê em cavernas, sobretudo quando há entradas superiores como clarabóias, são animais isolados e emaciados, claramente subnutridos, o que indica tratarem-se de acidentais. Por outro lado, em algumas cavernas da Amazônia, como a Gruta do Maroaga, ao norte de Manaus, foram registradas populações aparentemente bem estabelecidas de anuros permanentemente aquáticos da família Pipidae, que podem estar predando os invertebrados aquáticos existentes nessas cavernas.

Há, ainda, registros da utilização de cavernas como abrigo temporário para vários outros vertebrados, tais como onças, tamanduás-bandeira e guaxinins, além de vários tipos de serpentes (jibóias, salamantas, caninanas, boipevas, jararacas), tartarugas aquáticas e mesmo jacarés, que podem ser avistados bem longe das entradas conhecidas. Em algumas cavernas da região da Chapada Diamantina, Bahia Central, há registros de grandes acúmulos de fezes de onças, em locais específicos de cavernas, já na região afótica.

Há poucos exemplos bem documentados de invertebrados troglóxenos no Brasil. Os mais estudados são os opiliões (aracnídeos semelhantes a aranhas, porém com corpo compacto e sem glândulas de veneno) do gênero *Goniosoma*, particularmente *G. spelaeum*, que forma populações troglóxenas obrigatórias no Alto Ribeira, reproduzindo-se próximos às entradas e deixando as cavernas periodicamente, sempre à noite, para se alimentar. Os estudos realizados pelo grupo liderado por P. Gnaspini demonstraram que os indivíduos jovens, cujas necessidades nutricionais são maiores, saem mais frequentemente que os adultos, localizando-se mais próximo das entradas que estes. Assim, as ninfas mais jovens saem quase diariamente, enquanto que os adultos podem permanecer no mesmo local, sem sair, por vários dias. Outro exemplo de troglóxeno no Alto Ribeira são as grandes aranhas errantes do gênero *Enoploctenus* (parentes das *Ctenus* – ver abaixo), geralmente observadas próximo a entradas e saindo à noite para se alimentar.

A maioria dos invertebrados terrestres regularmente encontrados em cavernas brasileiras é troglófila. Entre os detritívoros/onívoros, podemos citar grilos, baratas (sobretudo em cavernas com temperaturas acima de 22° C), opiliões (a maioria pertencente à família Gonyleptidae) e diplópodes. A grande maioria dos grilos encontrados em cavernas por todo o Brasil pertence ao gênero *Endecous*, o qual já apresenta, no meio epígeo, hábitos onívoros e noturnos, com olhos relativamente pequenos e antenas muito longas; os machos atraem as fêmeas através do “canto” (que se pode ouvir em muitas cavernas durante as épocas de reprodução), produzido pelo roçar das asas, que são reduzidas mas ainda capazes de produzir som. Este é um exemplo bem ilustrativo de grande potencial para adoção da vida subterrânea. Em cavernas das regiões mais altas do Alto Ribeira, como o núcleo Caboclos do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR, e o Parque Estadual Intervales, são os representantes de outro gênero, *Strinatia brevipennis*, que formam populações troglófilas (grilos *Endecous* não são encontrados nessas cavernas). Os machos adultos de *S. brevipennis* têm asas tão reduzidas que não são mais capazes de produzir som. Neste caso, a corte é química, através de uma substância nutritiva odorífera que o macho produz para atrair as fêmeas. Temos, aqui, dois exemplos de comportamentos reprodutivos não dependentes da visão, igualmente adaptados à vida na escuridão das cavernas, um sonoro (mecanorrecepção) e outro químico.

Os diplópodes são miriápodes detritívoros que vivem geralmente no solo, em meio ao folhicho. As cavernas brasileiras abrigam representantes de dois grupos principais: os Pseudonannolenida do gênero *Pseudonannolene*, troglófilos, amplamente distribuídos nas cavernas brasileiras, e os Polydesmida, com várias espécies troglóbias, sobretudo no sul do país (Mato Grosso do Sul, São Paulo, Paraná e Santa Catarina). Muitos Polydesmida subterrâneos são geófagos, ou seja, ingerem terra para extrair os nutrientes, sendo geralmente encontrados em bancos de sedimento. É o caso de *Leodesmus yporangae*, troglóbio que forma grandes populações no Alto Ribeira. Outros são detritívoros e/ou guanófagos, podendo atingir grandes densidades populacionais em acúmulos de guano. É o caso de uma espécie de *Crypturodesmus*, que chega a 500-1000 indivíduos por metro quadrado em acúmulos de guano de caverna do Mato Grosso do Sul.

Opiliões formam um grupo particularmente interessante, pois incluem tanto espécies troglófilas, como troglóbias e troglógenas, fornecendo boas

oportunidades para comparações. Espécies troglóbias foram encontradas em diversas áreas cársticas de São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Minas Gerais, Bahia e Goiás.

Os predadores de invertebrados cavernícolas são principalmente aranhas, as quais apresentam uma grande diversidade nas cavernas brasileiras (33 famílias das 54 registradas para a região Neotropical). As mais frequentes em todo o país são: as grandes aranhas errantes do gênero *Ctenus* (parentes da armadeira), capazes de capturar presas maiores e ágeis, como grilos, baratas e opiliões; as aranhas-marrons do gênero *Loxosceles* (de ampla ocorrência também no meio epígeo, inclusive em cidades, cuja picada provoca lesões sérias, sendo consideradas peçonhentas), que constroem suas teias em forma de lençol nos cantos, entre e sob blocos, capturando presas mais lentas, como diplópodes, pequenos besouros e moscas; e as diminutas *Plato*, que constroem delicadas teias penduradas no teto e paredes, onde capturam presas voadoras leves, como pequenos mosquitos e mariposas, podendo ser notadas pela presença de suas ootecas (sacos de ovos) em forma de losango. Na zona da entrada, é comum encontrar-se as delicadas aranhas Pholcidae, de pernas muito longas e finas e teia em plataforma, muitas vezes carregando seus sacos de ovos presos às quelíceras (peças bucais); trata-se de um exemplo de provável troglóxeno que utiliza cavernas para abrigar-se na época da reprodução.

Outros predadores compreendem os Amblypygi, aracnídeos geralmente grandes e dotados de palpos com espinhos, de aparência assustadora, mas inofensivos ao homem, cuja distribuição é restrita às regiões plenamente tropicais ao norte do Estado de São Paulo. Nas cavernas, esses aracnídeos utilizam o mesmo tipo de presa que *Ctenus*. Os amblypígeos registrados em cavernas brasileiras pertencem aos gêneros *Heterophrynus* (nos estados do Oeste – Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Goiás, Pará), *Trichodamon* (nos estados do Leste – Minas Gerais, Bahia, Ceará) e *Charinus*, gênero de menor porte que inclui duas espécies troglóbias, uma na Bahia e outra em Minas Gerais. Podem ainda ser citados os heterópteros reduviídeos (família do barbeiro) do gênero *Zelurus*, mais frequentes na zona de entrada e proximidades, também predadores errantes que se alimentam de opiliões como *Goniosoma*, grilos etc.; escorpiões, encontrados em poucas cavernas, principalmente em áreas mais secas, geralmente como indivíduos isolados, mas com registro de uma espécie troglóbia na Chapada Diamantina; e miriápodes quilópodes como os *Scutigleromorpha* (centopéias de pernas

muito longas e extremamente rápidas), bastante comuns em cavernas do Brasil Central.

Animais de solo são frequentemente encontrados em bancos de sedimento, concentrando-se em acúmulos de matéria vegetal e animal, abrigando uma rica fauna constituída por uma grande variedade de organismos diminutos. Dentre estes animais estão as minhocas, uma grande diversidade de colêmbolos e isópodes terrestres (tatuzinhos-de-jardim), adultos e larvas de besouros detritívoros, como os Ptilodactylidae. Seus predadores são: pseudoescorpiões, principalmente espécies de Chernetidae, troglófilos de ocorrência em diversas áreas cársticas brasileiras, e espécies troglomórficas pertencentes a outras famílias, como os Chthoniidae; ácaros (com populações numerosas em certas regiões brasileiras, p.ex. em cavernas da Chapada do Araripe); pequenas aranhas, incluindo espécies troglomórficas da família Ochyzeratidae; larvas e adultos de besouros predadores, tais como os Carabidae, que incluem espécies troglóbias como as do gênero *Coarazuphium*, altamente troglomórfico e encontrado exclusivamente em algumas cavernas de Minas Gerais, Bahia e Goiás; e quilópodes Geophilomorpha (pequenas centopéias filiformes, de pernas curtas).

Muitas famílias de dípteros foram registradas em cavernas brasileiras. Estes abrangem o grupo dos mosquitos, como os Chironomidae, mosquitos diminutos, esbranquiçados (porém não troglóbios) e de olhos esverdeados, cujas larvas vivem na água e cujos adultos podem tornar-se muito abundantes em galerias com rios, ao emergirem em grandes números em determinadas épocas do ano; os Psychodidae, que incluem os mosquitos-palha, Phlebotominae, transmissores de doenças como a leishmaniose, e que podem tornar-se extremamente incômodos aos espeleólogos em algumas cavernas do Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Bahia, Tocantins etc.; e os Keroplatidae. Existe, ainda, o grupo das moscas, que inclui os já mencionados Phoridae, Drosophilidae, Milichiidae, Fanniidae e Muscidae. As larvas dos grandes mosquitos da família Keroplatidae tecem numerosos fios de seda, freqüentemente vistos pendendo do teto na zona de entrada e proximidades, permanecendo penduradas entre os fios e alimentando-se dos insetos voadores presos nestes. Os adultos são raramente encontrados, e geralmente apenas no momento em que estão emergindo da pupa (que também fica pendurada nos fios). Não se sabe se os mesmos têm vida muito curta, reproduzindo-se nas cavernas e morrendo a seguir, ou se saem das cavernas, possivelmente para alimentar-se, voltando para a reprodução.

Em relação a outros insetos, podemos ainda citar os tricópteros, com larvas aquáticas e adultos voadores semelhantes a mariposas pequenas, que também podem atingir densidades consideráveis em determinadas épocas do ano; os já citados lepidópteros da família Tineidae, mariposas troglófilas cujas larvas fazem casulos com fios e outros detritos e podem ser vistas em acúmulos de matéria orgânica; e insetos sociais como cupins (geralmente do grupo dos nasutos – *Nasutitermes*) e formigas (vários grupos, dos grandes poneríneos predadores aos pequenos *Solenopsis*), que têm ninhos subterrâneos, podendo aparecer no interior de cavernas. No caso das formigas, por vezes são observados indivíduos forrageando, o que justificaria sua classificação como troglóxenos, que entrariam em cavernas para alimentar-se. Quanto aos cupins, o que mais freqüentemente se observa são túneis, em sua maioria abandonados. Muito raramente são encontrados cupins em atividade sugestiva de forrageio em cavernas. Assim, não sabemos exatamente qual a relação ecológica desses animais com as cavernas, se apenas se perdem ao construir os túneis, ou se utilizam regularmente algum recurso hipógeo.

Ainda entre os invertebrados, no ambiente aquático também são encontrados adultos e larvas de besouros (p.ex., das famílias Elminthidae e Dityscidae), heterópteros Veliidae (insetos escuros e de pernas longas, que nadam rapidamente na película de tensão superficial da água), caramujos Hydrobiidae, minhocas e planárias aquáticas (algumas troglomórficas), e uma grande diversidade de crustáceos, incluindo várias espécies de Amphipoda, Spelaeogriphacea, Isopoda Calabozoidea e Decapoda.

Os caramujos da família Hydrobiidae, que abrange a maior diversidade de moluscos subterrâneos em todo o mundo, são gastrópodes aquáticos detritívoros diminutos (em torno de 2 mm de comprimento de concha), utilizando pedras como substrato no leito dos rios. Doze espécies foram encontradas em cavernas do Alto Ribeira (SP), das quais cinco (5) são troglóbias, apresentando alto grau de endemismo, pois freqüentemente estão restritas a microbacias. Existe ainda o registro de uma espécie troglomórfica de cavernas de Bonito (MS) e outra de cavernas da Serra do Ramalho (BA). Como são animais diminutos, que preferem ficar sobre seixos e lascas de rochas, sendo facilmente confundidos com grãos de areia, é provável que esses gastrópodes passem largamente despercebidos, sendo muito mais comuns em cavernas brasileiras do que deixam transparecer os registros conhecidos até o momento.

Os anfípodes (pequenos “camarões”), grupo altamente diversificado no meio subterrâneo de todo o mundo, têm, nas cavernas brasileiras, representantes das famílias Bogidiellidae e Hyalellidae, com vários derivados troglóbios. Dentre os Bogidiellidae, destacam-se os gêneros *Megagidiella* (Mato Grosso do Sul) e *Spelaeogammarus* (Bahia), ambos exclusivamente subterrâneos e altamente especializados. É interessante notar que a espécie de *Megagidiella* da Gruta da Figueira, em Forte Coimbra (MS), atinge, em locais com acúmulos de guano submerso de hematófagos, densidades populacionais muito altas, da ordem de milhares de indivíduos por metro quadrado, em uma situação análoga à do colêmbolo guanóbio, *Acherontides eleonora*. Anfípodes da família Hyalellidae foram encontrados em algumas cavernas do Alto Ribeira, e incluem uma espécie troglomórfica pouco modificada.

Dois grupos de crustáceos subterrâneos de alto interesse científico por se tratarem de relictos (grupos de faunas amplamente distribuídas no passado e que sobreviveram em localidades restritas) altamente troglomórficos são os Spelaeogriphacea e os isópodes Calabozoa. O grupo dos Spelaeogriphacea constitui um exemplo de distribuição gonduânica (paleocontinente reunindo América do Sul, África, Índia, Austrália e Antártida, fragmentados nos últimos 70 milhões de anos por processos de deriva continental): a primeira espécie foi descrita de uma caverna da África do Sul, depois foram descobertos representantes do grupo em cavernas da região de Bonito (MS), e finalmente foram descobertas e descritas duas espécies da Austrália. Os Spelaeogriphacea brasileiros foram objeto de estudo detalhado por N. Moracchioli, que verificou que esses diminutos crustáceos têm uma ampla distribuição no lençol freático da região, ocorrendo inclusive em Forte Coimbra, na margem oposta do Rio Paraguai; além disso, foram também descobertos em cavernas do Mato Grosso. Os Calabozoa são outro exemplo de distribuição disjunta (fragmentada), pois há uma espécie em localidade da Venezuela (bacia do Rio Orenoco), outra em caverna de Campo Formoso, BA (bacia do São Francisco), e outra ainda em caverna do Mato Grosso (bacia do Paraguai), todas em águas freáticas. Uma possível explicação para este tipo de distribuição reside na possibilidade de dispersão desses crustáceos, também diminutos, através do hiporreico (meio subterrâneo sob o leito e margem de rios) da bacia do Amazonas, o que permitiria a conexão entre essas localidades tão distantes.

Entre os crustáceos decápodes (grupo dos camarões, lagostas, siris e caranguejos), destacam-se os tatuís-de-água-doce, gênero *Aegla*, de cavernas

do Alto Ribeira. Os Aeglidae são um grupo de crustáceos de águas temperadas, que se distribuem desde o sul da Argentina e Chile até o paralelo de Franca, no Estado de São Paulo. Daí sua não ocorrência em cavernas mais ao norte, já que são animais com alto potencial para adoção da vida subterrânea. As aeglas são bastante comuns tanto em rios epígeos como hipógeos do Alto Ribeira, formando populações troglófilas e troglóbias. Estas últimas ilustram bem características comuns nos crustáceos cavemícolas: têm antenas e pernas mais longas, e corpo e quelas (“pinças”) mais delicados que os dos troglófilos e epígeos aparentados. Entre as três espécies troglóbias de *Aegla* descritas, a mais modificada e interessante é (ou era) encontrada somente na Caverna Santana, no PETAR, a qual sofreu um declínio drástico na sua população a partir da década de 70, provavelmente provocado por poluição química causada pela ação de mineradora a montante do sistema. Atualmente está incluída na Lista Brasileira de Animais Ameaçados de Extinção, na categoria de Criticamente em Perigo.

A diversidade de microcrustáceos como copépodes, ostrácodes, syncáridos e cladóceros nas cavernas brasileiras está claramente subestimada, já que os métodos de amostragem que vêm sendo utilizados não são adequados à coleta desses animais. Esta demanda o uso de peneiras ou redes de malha muito fina, de preferência em habitats especiais como poças alimentadas por água de percolação para espécies do epicarste, triagem de sedimento para espécies intersticiais etc. O estudo da fauna intersticial em áreas cársticas e daquela vivendo no epicarste é um campo da Biologia Subterrânea totalmente em aberto no Brasil, e altamente promissor. Se por uma lado o estudo dos organismos intersticiais de aquíferos aluviais já tem uma longa tradição em países como os Estados Unidos e principalmente os da Europa, onde a fauna associada a grandes rios como o Reno e o Danúbio já vem sendo estudada há décadas, o reconhecimento da importância da fauna de epicarste é muito recente e representa uma das áreas de ponta da Biologia Subterrânea em todo o mundo.

A fauna de invertebrados cavernícolas brasileiros apresenta elementos amplamente distribuídos, tais como grilos *Endecous*, diplópodes *Pseudonannolene*, aranhas *Laxosceles*, *Plato* e *Ctenus*, pseudoscorpídeos *Spelaeochernes* (Chernetidae), mariposas Tineidae, mosquitos Chironomidae, moscas Phoridae (*Conicera*, *Dobrniphora*), heterópteros *Zelurus*, besouros *Dissochaetus* (Cholevidae; exceto nordeste); outros típicos (exclusivos ou mais freqüentes) de áreas cársticas mais quentes, plenamente tropicais (ao norte de São Paulo),

como amblipígeos, aranhas Mygalomorpha (caranguejeiras e parentes), centopéias Scutigeraomorpha, baratas e moscas *Drosophila*, e outros ainda são característicos de áreas subtropicais, como crustáceos *Aegla*, mosquitos Keroplatidae, diplópodes Cryptodesmidae (Polydesmida), opiliões *Goniosoma*. O Mato Grosso do Sul é intermediário nesse aspecto, com elementos claramente tropicais, tais como amblipígeos, e outros subtropicais, compartilhados com o Alto Ribeira, como os diplópodes *Crypturodesmus* (Polydesmida).

8.2. Peixes troglóbios brasileiros: uma das mais ricas ictiofaunas subterrâneas de todo o mundo

Peixes troglóbios ocorrem em quase todos os continentes (exceto Antártica e Europa – não há explicação para a ausência de peixes troglóbios nesta última, pois é aí encontrada uma enorme diversidade de troglóbios aquáticos, entre invertebrados e a salamandra *Proteus anguinus*), além de muitas ilhas (e.g., Cuba, Madagascar), entre as latitudes 39° N e 25° S. Até o momento, foram reportadas mais de 125 espécies, distribuídas em nove ordens (de um total de 42 ordens de peixes ósseos, exceto os pulmonados) e 18 famílias (do total de cerca de 430). Esta pode parecer uma diversidade moderada, mas o registro de vários gêneros monotípicos (com uma única espécie) e o elevado grau de endemismo, diferenciação morfológica e especialização ecológica dessas espécies justifica seu alto interesse científico e aplicado, na área de conservação.

A maioria das espécies de peixes troglóbios está incluída em duas ordens: Siluriformes (bagres e cascudos), ocorrendo nas Américas - principalmente nos trópicos, África e algumas espécies na Ásia, e Cypriniformes (carpas, barbos e aparentados), ocorrendo na Ásia tropical e África. As regiões de maior riqueza de espécies são China, Brasil, México e sudeste asiático, incluindo as ilhas. Esse número de espécies tende a crescer, já que muitas ainda não foram formalmente descritas e constantemente são encontradas novas espécies. É interessante notar que as áreas acima mencionadas não têm necessariamente uma alta diversidade de invertebrados troglóbios aquáticos. Na realidade, as áreas de maior diversidade conhecida de invertebrados estigóbios encontram-se na Europa, sobretudo no carste dinárico (antiga Iugoslávia), e em algumas regiões dos Estados Unidos. Portanto, por motivos ainda não bem compreendidos, não há uma

correspondência necessária entre a diversidade de invertebrados e a de vertebrados aquáticos troglóbios, sendo os peixes mais frequentes em zonas tropicais, e os invertebrados, nas temperadas quentes.

Assim, o Brasil distingue-se pela riqueza de sua ictiofauna subterrânea, com 19 espécies troglomórficas ocorrendo em várias áreas cársticas do país. Em sua maioria, trata-se de Siluriformes pertencentes às famílias Trichomycteridae (bagres em geral pequenos, alongados, conhecidos por cambevas, parentes dos candirus), gêneros *Ituglanis* e *Trichomycterus*, Heptapteridae (bagres típicos, mandis), gêneros *Pimelodella*, *Rhamdia*, *Rhamdiopsis*, *Taunayia* e *Phreatobius*, além de um gênero novo ainda não descrito formalmente, e Loricariidae (cascudos), gênero *Ancistrus*. Além destes, dois registros importantes e únicos, um de um peixe-elétrico (*Eigenmannia viventespelaea*) e outro de peixe da ordem Characiformes (peixes de escama, incluindo pias, lambaris, traíras, dourados, piranhas etc.), altamente modificado e cuja família ainda não pôde ser determinada (*Stygichthys typhlops*), tornam a ictiofauna subterrânea brasileira ainda mais interessante. Nossos peixes troglóbios diferem muito entre si quanto ao grau de troglomorfismo, desde espécies totalmente anoftálmicas e despigmentadas, como *Taunayia* sp., de Campo Formoso (BA), o novo gênero da Chapada Diamantina (BA), *Ancistrus formoso*, de Bonito (MS), e *S. typhlops*, da Jaíba (MG), até espécies mostrando variabilidade intra e interpopulacional nestes caracteres, como é o caso de *Ancistrus cryptophthalmus*, de São Domingos (GO), *Rhamdia enfernada*, da Serra do Ramalho (BA), e *Trichomycterus itacarambiensis*, de Itacarambi (MG). Este último destaca-se por apresentar um terço da única população conhecida constituído por indivíduos verdadeiramente albinos, sem qualquer traço de pigmento; entre estes, os exemplares que têm olhos os apresentam vermelhos por causa da irrigação sanguínea.

Cabe destacar a área cárstica de São Domingos, particularmente o Parque Estadual de Terra Ronca, onde são encontradas sete espécies troglóbias (quatro espécies de *Ituglanis*, uma de *Pimelodella*, uma de *Ancistrus* e a *Eigenmannia*), representando um dos maiores, se não o maior “hotspot” (local de grande concentração de espécies) de diversidade de peixes troglóbios em todo o mundo – não conhecemos nenhuma outra região com tantas espécies troglóbias em uma área geográfica restrita. No entanto, o grau de troglomorfismo destas espécies não é alto, tratando-se provavelmente de troglóbios recentes, isolados no meio subterrâneo por um tempo relativamente curto em termos geológicos.

Existe também uma grande diversidade quanto aos tipos de habitats ocupados por todas essas espécies. Algumas vivem em riachos correntes no nível de base, como *Pimelodella kroneri*, *Rhamdia enfsurnada*, *A. cryptophthalmus*, *T. itacarambiensis*, *Ituglanis passensis* (na Caverna Passa Três, em São Domingos), ou em riachos vadosos, acima do nível de base, como *Pimelodella spelaea* e *Ituglanis bambui*, ambos de São Domingos; outras vivem no lençol freático que aflora no interior das cavernas como lagos ou poças, como é o caso de *Taunayia* sp. e do novo gênero da Chapada Diamantina; outras, ainda, vivem em cavernas inundadas (cavernas que chegaram a formar zona vadosa, mas que foram inundadas posteriormente devido à elevação do lençol freático), como *A. formoso* e *Trichomycterus* sp., ambas da Serra da Bodoquena (MS). Existem ainda espécies que vivem em aquíferos subterrâneos sem formação de cavernas, tanto em áreas cársticas, caso de *S. typhlops*, como em áreas não cársticas, como é o caso do bagre heptapterídeo *Phreatobius cisternarum*, que vive em depósitos aluviais no delta do Amazonas. Tais espécies só se tornam acessíveis quando da abertura de poços artificiais e cacimbas chegando até o lençol freático. Portanto, algumas espécies estão adaptadas a águas correntes, bem oxigenadas, formando corredeiras ou mesmo cachoeiras, que exigem adaptações para evitar o arrastamento, mas onde o aporte de nutrientes em geral é relativamente alto, enquanto outras vivem em águas praticamente paradas, com baixo aporte de alimento e pequena oxigenação, apresentando adaptações para viver com teores muito baixos de oxigênio.

Além das espécies subterrâneas propriamente ditas, pelo menos 14 espécies epígeas com troglomorfismos (redução de olhos e pigmentação melânica) são conhecidas para a Bacia Amazônica brasileira, vivendo no fundo de rios barrentos ou em habitats especializados, enterrados no substrato (meio intersticial) ou sob rochas, ou mesmo em detritos ripários (na margem de rios) encharcados. Portanto, existe em nosso país um grande potencial para o estudo de peixes altamente especializados, com caracteres reducidos.

8.3. Biologia, ecologia e comportamento de peixes troglóbios brasileiros

Pimelodella kroneri, conhecido popularmente como o bagre cego de Iporanga, é um bagre de tamanho médio (até 20 centímetros de comprimento total), encontrado até agora em seis cavernas do Alto Ribeira

(sul de São Paulo). Em parte destas cavernas, *P. kronoi* convive com seu parente epígeo mais próximo, *Pimelodella transitoria* (o mandi), que tem olhos e pigmentação normais. Os pesquisadores acreditam que *Pimelodella transitoria* seja um descendente epígeo pouco modificado do ancestral do bagre cego de Iporanga: no passado, populações desse ancestral epígeo ficaram isoladas em cavernas, sofrendo uma série de modificações e diferenciando-se até constituírem uma nova espécie, no caso, *Pimelodella kronoi*.

Se compararmos o comportamento do *Pimelodella transitoria* com o de *P. kronoi*, veremos várias modificações. *P. transitoria* é um peixe tímido, que foge da luz e passa a maior parte do tempo em tocas. Na realidade, esquiva-se diante de quase todos os estímulos (por exemplo, movimentos na água) e, em geral, vive e alimenta-se junto ao fundo do rio. Os bagres cegos, ao contrário, não se incomodam com a luz e exploram ativamente todo o ambiente: o fundo, a coluna d'água e a superfície. Além disso, como vários outros troglóbios, em geral reagem a qualquer estímulo nadando na direção deste, aparentemente porque acham que, não havendo predadores, só pode ser sinal de alimento ou de parceiros para reprodução. Este comportamento desinibido aumenta a chance do animal sobreviver em ambientes com pouca comida. Esses peixes têm um hábito alimentar generalizado, comendo qualquer invertebrado que viva na água ou que nela caia por acidente (insetos, crustáceos, caramujos, minhocas e até aranhas) e, ocasionalmente, até detritos vegetais e excrementos de morcegos. Esse tipo de dieta oportunista favorece a vida nas cavernas.

Os bagres cegos de Iporanga têm um sistema complicado de comunicação: liberam substâncias na água e as percebem à distância, identificando a presença de outros indivíduos. Mas tais substâncias não informam o sexo do animal que liberou a substância, nem se ele é maior (e, portanto, provavelmente mais forte) ou menor que o indivíduo que está detectando tal substância. Esses peixes só se reconhecem individualmente quando muito próximos ou em contato. Ao que tudo indica, o reconhecimento individual baseia-se no olfato, e estudos mostram que poluentes como detergentes e alguns metais pesados na água destroem o epitélio olfativo de peixes. Assim, a poluição – já observada em algumas cavernas onde o bagre cego vive – pode desorganizar o sistema social da espécie, rompendo o frágil equilíbrio em que vive, em função das lutas que passam a ser mais freqüentes já que os peixes perdem a capacidade de reconhecer uns aos outros.

Por causa da pequena quantidade de alimento e da extensão reduzida do habitat, as populações de bagres cegos são pequenas: em meados da década de 1980, foi estimada uma população de apenas 900 – 1.200 indivíduos no conjunto das cavernas Areias de Cima e de Baixo. A densidade populacional estimada também foi baixa: 0,04 indivíduos por m², na média. No entanto, deve-se levar em conta o fato de que, na época desse estudo, a população ainda sofria os efeitos deletérios das coletas excessivas realizadas 10 anos antes, dentro da fracassada tentativa, por parte de amadores, de instalação de um “laboratório subterrâneo” na Ressurgência das Areias da Água Quente, o qual incluía, entre seus objetivos, a criação e reprodução *ex situ* (fora do habitat natural) dos bagres cegos. Dezenas de exemplares, transportados sem os cuidados mínimos necessários e mantidos no dito “laboratório” de forma totalmente inadequada do ponto de vista técnico e em desacordo com a biologia e o comportamento da espécie, acabaram por morrer em condições lamentáveis. Sabe-se que a população da Caverna Areias de Cima era anteriormente muito mais numerosa, de modo que este é um exemplo didático dos prejuízos que amadores, mesmo que bem intencionados, podem causar quando tomam iniciativas sem o conhecimento e a assessoria adequados. É possível que, na ausência de coletas intensivas posteriores, a população tenha conseguido recompor-se, mas a confirmação disto depende de novos estudos a serem realizados, com a mesma metodologia empregada na década de 1980.

Uma das explicações para os efeitos negativos tão prolongados das coletas excessivas reside no fato dos bagres cegos de Iporanga crescerem lentamente (menos de 1 mm por mês quando adultos, durante a estação seca), reproduzindo-se com baixa frequência e vivendo muito tempo (de 10 a 15 anos). O mesmo tipo de ciclo de vida, longo e resultando em um lento “turnover” populacional, foi observado para outras espécies troglóbias brasileiras. Conseqüentemente, qualquer diminuição no número de indivíduos causada por perturbações, tais como captura intensiva ou alteração na oferta de alimento (p.ex., por desmatamento em torno da caverna), pode levar ao declínio populacional, chegando até à extinção da espécie. Tal vulnerabilidade foi um dos principais critérios que justificou a inclusão de vários peixes troglóbios brasileiros na lista de espécies ameaçadas de extinção.

Os bagres do gênero *Taunayia*, que ocorrem em uma caverna inundada (Toca do Gonçalves) de Campo Formoso, norte da Bahia, apresentam densidade populacional ainda mais baixa, em torno de 0,010 - 0,015

indivíduos por m². Em contraste com os parentes epígeos, esses bagres cegos não são criptobióticos nem estritamente bentônicos, nadam freqüentemente no meio da coluna de água, têm os ritmos circadianos de atividade reduzidos e são indiferentes à luz. Por outro lado, eles mostram acentuado comportamento de evitação de estímulos mecânicos, provavelmente devido à predação por peixes epígeos arrastados para a caverna durante inundações, além de canibalismo.

Os bagres (ou, mais propriamente, cambevas, como são conhecidos os siluriformes não hematófagos da família Trichomycteridae) pertencentes à espécie *Trichomycterus itacarambiensis*, da Gruta Olhos d'Água (norte de Minas Gerais), reproduzem-se basicamente na estação chuvosa. O pronunciado estresse alimentar no período de seca provoca uma interrupção no crescimento individual e perda geral de peso. O crescimento aparentemente ocorre em pulsos, sendo acelerado na estação chuvosa. Sua longevidade média é estimada em sete anos, valor bastante elevado para uma espécie de porte pequeno. Como muitos troglóbios já estudados, o peixe de Olhos d'Água seria um K-estrategista. A densidade populacional de *T. itacarambiensis* é relativamente alta (0,15-0,20 indivíduos por m²), sobretudo se comparada à de outros peixes troglóbios. A população de Olhos d'Água foi estimada entre 1.500 e 2.000 indivíduos, o que é um valor bastante baixo se considerarmos que toda a espécie restringe-se a esta única população.

Trichomycterus itacarambiensis é uma espécie carnívora oportunista, como a maioria dos bagres, alimentando-se basicamente de invertebrados. Esses bagres utilizam uma variedade de táticas alimentares, semelhantes às observadas para os heptapterídeos troglóbios, *P. kronei*, *Taunayia* sp. e a nova espécie da Chapada Diamantina: tratam-se de predadores de pequenos organismos bentônicos, fossadores (exploram o substrato, empurrando o sedimento com o focinho) e catadores de superfície. O hábito fossador de *T. itacarambiensis* intensifica-se com o progressivo aumento da escassez alimentar ao longo da estação seca, o que demonstra a grande flexibilidade ecológica desses animais.

Por outro lado, os cascudos troglóbios pertencentes ao gênero *Aniistrus* (primitivamente de raspadores de algas e outros organismos que cobrem as rochas nos rios epígeos), *A. cryptophthalmus* e *A. formoso*, alimentam-se do filme de detritos finamente particulados que cobrem os substratos rochosos nas cavernas. Foram estudadas quatro populações de *A. cryptophthalmus*, que ocorrem respectivamente nas cavernas Angélica, Bezerra, São Vicente I e

Passa Três (esta se comunica com a São Vicente I, mas foi tratada separadamente), isoladas por altas e violentas cachoeiras. Essas quatro populações diferem morfológicamente quanto ao formato geral do corpo e o grau de redução dos olhos e da pigmentação, em um exemplar mosaico de caracteres. Apesar de todas apresentarem densidades populacionais que podem ser consideradas altas para peixes troglóbios (em torno de 0,6 indivíduos por m² na Passa Três e 1,0 indivíduo por m² nas demais cavernas), o tamanho total das populações estimado variou bastante em função do tamanho do habitat disponível: apenas 1.000 indivíduos no riacho que percorre a Passa Três, em contraste com os 20.000 estimados para o Rio Angélica – temos aqui exemplos de extremos de tamanhos populacionais estimadas para peixes troglóbios.

Resumindo, as especializações comportamentais comuns nos siluriformes troglóbios brasileiros estudados incluem a regressão total ou parcial dos hábitos criptobióticos, da fotofobia e dos ritmos locomotores circadianos, assim como a atividade freqüente na coluna d'água. No entanto, ao contrário do observado para algumas outras espécies de peixes troglóbios, como os lambaris cegos mexicanos do gênero *Astyanax*, não há casos bem documentados de redução do comportamento agonístico (agressivo e defensivo) entre as espécies brasileiras. De fato, algumas parecem ser ainda mais agressivas que seus parentes epígeos, como é o caso de *P. kronei*, que apresenta um comportamento de dominância baseado primariamente nas diferenças de tamanho; indivíduos de tamanho (e força) aproximados podem engajar-se em confrontos que duram horas, até que se defina o vencedor, ou seja, o indivíduo dominante.

9. CONSERVAÇÃO

É de amplo consenso que ecossistemas subterrâneos são frágeis, altamente vulneráveis a alterações ambientais, em virtude do elevado grau de endemismo de muitos de seus componentes (troglóbios), em geral pouco tolerantes a fatores de estresse (alteração de habitat, flutuações ambientais não-naturais, poluição química, eutrofização), da dependência de nutrientes importados do meio epígeo, e do fato das populações serem freqüentemente pequenas e com baixa capacidade de recuperação, como consequência de suas estratégias de ciclo de vida. Por tais motivos, todos os troglóbios, assim como os troglótenos obrigatórios, encaixar-se-iam, *a priori*, pelo menos na categoria vulnerável de espécies ameaçadas, proposta pela IUCN (International Union for Conservation of Nature).

As principais ameaças aos ecossistemas subterrâneos estão resumidas a seguir:

- degradação ambiental, por destruição do habitat (extração de calcário, mineração de chumbo, prata), inundação (construção de represas) e assoreamento devido a desmatamentos, o que leva também à diminuição do aporte de nutrientes;
- alterações no nível freático, seja o rebaixamento por retirada de água (para consumo humano ou irrigação), ou a elevação devida à instalação de grandes reservatórios de água nas proximidades do sistema;
- poluição química (por metais pesados, detergentes, fertilizantes, pesticidas) e orgânica, bacteriológica, por eutrofização (descarga de lixo em cavernas, dolinas e outras aberturas do sistema);
- introdução de espécies exóticas, desde microorganismos carregados por visitantes até colonização por espécies epígeas introduzidas na área;
- perturbações devidas a visitação (alteração do topoclima, pisoteamento etc.), vandalismo, coleta excessiva de exemplares;

Esses fatores vêm ameaçando ecossistemas subterrâneos em todo o mundo, com importâncias relativas que dependem da região – por exemplo, a retirada de água é particularmente grave nos países europeus, que dependem em grande parte de aquíferos subterrâneos para consumo humano, e onde é também comum o descarte de lixo em cavernas, enquanto a destruição da vegetação epígea é, no momento, um dos mais sérios problemas em muitos países tropicais, como Tailândia e Brasil. Aqui, o corte indiscriminado e em grande escala da vegetação nativa para o plantio de soja e algodão ameaça extensas áreas cársticas, sobretudo na Bahia e em Goiás, prevendo-se conseqüências catastróficas para os nossos ecossistemas subterrâneos. Do mesmo modo, a retirada de água também começa a ser um problema no Brasil, como constatado para Jaíba, onde o acelerado rebaixamento do lençol freático devido ao bombeamento d'água para irrigação constitui grave ameaça para importantes troglóbios, como o peixe *Stygichthys typhlops*. Conseqüentemente, muitos ecossistemas subterrâneos encontram-se criticamente ameaçados e várias populações troglóbias em risco de extinção ou quase extintas em todo o mundo.

Por outro lado, a crescente conscientização da importância e fragilidade dos ecossistemas subterrâneos tem levado a ações que resultam na criação de unidades de conservação em áreas cársticas brasileiras. Este esforço, embora ainda incipiente em muitas regiões, representa um grande avanço em relação à situação de duas décadas atrás. Adicionalmente, e de forma reforçadora, tem sido implementada a inclusão, em listas de espécies ameaçadas, de várias entre aquelas com ocorrência no meio hipógeo, sobretudo troglóbios.

Idealmente, a seleção de áreas destinadas à proteção de ecossistemas subterrâneos deve basear-se em um ou mais dos seguintes critérios biológicos, que contemplam aspectos faunísticos, ecológicos, científicos (fenômenos de alto interesse científico), culturais e atrativos:

- Presença de espécies endêmicas;
- Ocorrência de táxons de grande interesse científico (relictos, táxons basais em filogenias, táxons muito especializados);
- Alta biodiversidade (incluindo troglóbios, troglófilos e troglógenos);
- Ocorrência de localidades-tipo para um número significativo de táxons;

- Presença de populações com variabilidade individual;
- Locais de abrigo, reprodução e/ou nidificação, onde se concentram populações (p.ex., colônias de morcegos);
- Ocorrência de comunidades particularmente diversificadas, com relações mútuas complexas (p. ex., comunidades associadas a guano);
- Localidade onde estudos relevantes tenham sido realizados, a qual deve ser preservada por razões científicas (oportunidade para monitoramento), históricas e/ou educacionais;
- Alto potencial para estudos futuros, revelados por indicadores tais como a presença de grandes corpos d'água subterrâneos descontínuos etc.;
- Localidade com atrativos educacionais (fauna evidente e outros aspectos didáticos);
- Ocorrência de fenômenos atrativos, tais como grandes colônias de aves e morcegos, grandes concentrações de peixes, crustáceos etc.

Para a aplicação da maioria desses critérios é necessário o conhecimento da biodiversidade local, não apenas através de levantamentos faunísticos como também de estudos taxonômicos visando, entre outros, a delimitação das espécies, fundamental ao próprio estabelecimento de endemismos (talvez o critério mais amplamente utilizado). A seguir, são necessários estudos ecológicos que forneçam informações sobre distribuição espacial e temporal, habitat, biologia e parâmetros populacionais (tamanho e densidade populacionais, áreas domiciliares) para estabelecer estratégias de conservação.

Várias cavernas têm o acesso proibido ou restrito legalmente, em parte devido à ocorrência de organismos troglóbios, vulneráveis a perturbações ambientais. Como exemplos, podemos citar:

- A Resolução nº 005, de 06/08/1987, do CONAMA, que recomenda a interdição da visitação sem fins científicos do Sistema das Areias no PETAR, devido à presença do bagre-cego. Trata-se, no entanto, de medida de baixa eficácia devido à falta de fiscalização, inclusive com guias locais levando turistas a essas cavernas. Além disso, a medida não tem sido aplicada, como devido, às outras cavernas do sistema (Ressurgência das Areias da Água Quente, também conhecida como Águas Quentes ou “Laboratório”, e Águas Quentes 2);

- A proibição do mergulho turístico em várias cavernas da área cárstica da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul. Um caso interessante e emblemático é o do Lago Azul: o mergulho foi proibido no início da década de 1990, justificado pela ocorrência do pequeno crustáceo *Spelaeogriffacea*, *Potiiocoara brasiliensis*. Trata-se este de um importante relictos subterrâneo brasileiro que só era conhecido, na época, da Gruta do Lago Azul (a única outra espécie vivente de *Spelaeogriffacea* então conhecida ocorre em uma caverna da África do Sul). Porém, estudo recente revelou que a espécie tem ampla distribuição em toda a área cárstica da Serra da Bodoquena, com densidades populacionais muito altas, não sendo mais motivo de preocupação a pequena população marginal que vive no Lago Azul. Portanto, em vista do conhecimento ampliado, do ponto de vista biológico tal proibição pode ser afrouxada. Isto demonstra que, ao contrário do que pensam muitos leigos, freqüentemente hostis ao trabalho dos biólogos, o acúmulo de dados provenientes de estudos sérios muitas vezes tem como resultado o afrouxamento de medidas de proteção, uma vez que a tendência é que, com o progresso dos trabalhos, seja ampliada a área de ocorrência de espécies. Ou seja, muitas vezes se verifica que a espécie não é tão endêmica, e conseqüentemente, não é tão vulnerável como se pensava anteriormente;

- A interdição de banhos na Caverna Poço Encantado, Chapada Diamantina, Bahia, em meados da década de 1990. Tal interdição foi baseada na ocorrência de bagres de uma nova espécie de gênero ainda não descrito da família Heptapteridae. Cabe aqui acrescentar que estudos posteriores (1997) e outros mais recentes (2004-2006) ampliaram a distribuição destes bagres para outras cavernas da Chapada Diamantina, inclusive em lente calcária disjunta daquela que compreende o Poço Encantado. Tal fato mostra novamente que o acúmulo de conhecimento pode afrouxar medidas de proteção. Entretanto, neste caso, a biologia possibilitou a proteção do lago, extremamente profundo (em torno de 60 m) e vulnerável, uma vez que a circulação de água é mínima, facilitando o acúmulo de lixo e detritos;

Finalmente, o que consideramos muito sério é o fato de habitantes locais fecharem o acesso a cavernas por conta própria, algumas vezes estimulados por funcionários de agências governamentais relacionadas ao Meio Ambiente. Esta ação ilegal, com a transferência de responsabilidade do manejo da caverna para particulares, traz grande prejuízo ao trabalho dos espeleólogos, sendo necessárias medidas urgentes para desestimular ou mesmo coibir ações desse tipo.

10. O TRABALHO EM BIOLOGIA SUBTERRÂNEA

Como todo trabalho científico, qualquer estudo em Biologia Subterrânea parte da definição de objetivos claros e viáveis de serem atingidos, correspondendo a questões que se pretende responder (nascidas de observações ou estudos anteriores, ou de previsões teóricas), a seguir a escolha dos métodos apropriados para respondê-las, tendo sempre em vista o estado-da-arte dessa ciência no momento do planejamento. Isto requer formação na área biológica, associada a treinamento específico e conhecimento atualizado da literatura pertinente.

Deve-se ter em conta que qualquer intervenção nos frágeis ecossistemas subterrâneos, mesmo a simples incursão de algumas pessoas em cavernas com o objetivo de realizar apenas observações, têm impactos sobre os mesmos. Assim, antes de se planejar qualquer estudo, deve-se pesar a relação custo-benefício. Em “custos”, são incluídos não apenas os riscos para os ecossistemas como também os gastos envolvidos nas atividades humanas, já que os trabalhos científicos sérios são geralmente custeados com verbas públicas. Por benefícios, entende-se a qualidade e confiabilidade dos resultados, que depende da experiência dos pesquisadores e seu domínio da especialidade, e a real contribuição para o avanço do conhecimento na área.

Isto se aplica a qualquer pesquisa científica, mas, no caso dos riscos, tanto humanos como para o patrimônio espeleológico, inerentes aos estudos do carste e da biologia subterrânea em geral, a aplicação de elevados critérios de qualidade e relevância da pesquisa deve ser levada especialmente a sério. Claro que a análise do enquadramento da pesquisa e dos pesquisadores nesses critérios exige elevada capacitação técnica e científica daquele que está julgando. No meio acadêmico, é indiscutível o conceito de “julgamento pelos pares”, ou seja, só podem julgar aqueles de nível igual ou superior ao dos julgados. É esse o patamar que separa o trabalho profissional do amador, sem demérito para este último, que também tem um importante papel a cumprir.

Note-se que, até 1980, quando muito pouco se sabia acerca da fauna cavernícola brasileira, ainda se justificava efetuar coletas oportunistas, ocasionais e sem método, pois, mesmo identificado em níveis taxonômicos

mais altos (ordem ou família), esse material trazia novidades. Conforme já enfatizado, nos últimos 25 anos a Biologia Subterrânea brasileira progrediu rapidamente, atingindo níveis qualitativos de excelência internacional (embora ainda limitada pelo impedimento taxonômico, isto é, pela impossibilidade de se chegar ao nível de espécie ou mesmo gênero em muitos casos). Nos dias de hoje não mais se justifica realizar levantamentos faunísticos nos moldes daqueles feitos no passado. Coletas e outros tipos de intervenção só são aceitáveis dentro de um planejamento cuidadoso, com objetivos bem definidos e exequíveis, justificáveis do ponto de vista do avanço científico e/ou das demandas relacionadas à proteção do patrimônio espeleológico.

Só devem efetuar coletas pessoas que compreendam bem esses objetivos e dominem a metodologia. Isto inclui as técnicas de captura e preservação (quando for o caso) dos espécimes, de modo a não haver perda devida à manipulação e/ou fixação inadequados, selecionando-se o que vale a pena coletar e o que não vale – para muitos táxons, machos adultos são necessários para a determinação da espécie, de modo que esforços devem ser voltados principalmente para estes, ao passo que, raras vezes, as fêmeas é que são a prioridade (caso da aranha-marrom, *Loxosceles*); freqüentemente os jovens não permitem identificações em níveis taxonômicos mais baixos, de modo que não adianta coletar muitos desses exemplares (uma pequena amostra ilustrando as diferentes fases do desenvolvimento geralmente é suficiente), o que exige competência para reconhecer tais fases. Outro requisito importante é o registro de todos os dados necessários (sempre com a manutenção de “back-ups”), a fim de evitar perda de informações preciosas, perda esta que pode chegar ao ponto de tornar o fruto da coleta totalmente não aproveitável. Desperdício é particularmente inaceitável no que diz respeito à fauna subterrânea.

Também é fundamental o conhecimento taxonômico básico, suficiente para se saber a que especialista recorrer visando à identificação mais precisa dos exemplares. Isto pode parecer trivial, mas não é: não são muitos os biólogos capazes de distinguir um inseto tricóptero de um lepidóptero, separar efeméridas e as duas subordens de libélulas entre si por suas ninfas aquáticas, distinguir um Diplura Japygidae de um Dermaptera (duas ordens distantes de insetos), ou mesmo um Diplura Campodeidae de um Zygentoma (as chamadas “tracinhas”), e há até quem confunda opilões com aranhas. Como consequência, freqüentemente o material é enviado para o especialista errado, o que leva a perda de tempo ou até mesmo a

extravio de material (outra possibilidade de desperdício). É importante enfatizar que o material coletado sempre deverá ser retido em coleções de instituições oficiais de pesquisa, devidamente divulgadas e abertas a pesquisadores com credenciais científicas, a fim de permitir o acesso ao material para estudos futuros e a própria checagem dos dados.

Finalmente, são mandatórios o conhecimento da legislação pertinente e, principalmente, da teoria subjacente ao estudo; no caso da Biologia Subterrânea, a real compreensão do sistema de classificação de Schiner-Racovitza é uma dos principais requisitos para uma pesquisa de qualidade.

Por exemplo, o acúmulo de experiências anteriores interpretadas através do pensamento científico e da teoria da cronobiologia mostra que a composição das comunidades subterrâneas freqüentemente varia de acordo com a estação do ano e também de ano para ano. A cobertura temporal mínima necessária para se compreender o funcionamento dos ecossistemas subterrâneos, de modo a permitir previsões (o objetivo último de toda ciência), é de três anos, período que permite testar matematicamente a validade dos eventuais padrões anuais detectados. Levantamentos rápidos e pontuais podem fornecer informações interessantes sobre os grupos que estão presentes em uma dada caverna em um determinado momento, mas não permitem dizer nada a respeito daqueles não amostrados (que podem estar lá e terem passado despercebidos, ou estar efetivamente ausentes), nem tampouco sobre a permanência dos grupos amostrados, se transitória ou constante. Ou seja, estudos ambientais que não cubram diferentes estações do ano, ao longo de pelo menos dois anos (três, se forem observadas discrepâncias entre esses dois anos, o que freqüentemente ocorre), são praticamente inúteis dentro do propósito de se avaliarem riscos e proporem ações efetivas de proteção, tendo sua validade restrita aos dados positivos (presenças).

Em outras palavras, um estudo de curta duração, se realizado seriamente e com critérios científicos, só poderá ter um resultado, que é a recomendação da proteção total do sistema subterrâneo, seja porque foram encontrados elementos, como a ocorrência de espécies endêmicas, que justificam sua intocabilidade, seja porque não foi possível provar, pela curta duração e conseqüente insuficiência da amostragem, que não há tais elementos. Na dúvida, sempre se deve decidir a favor de preservação, pois evitar o risco de perder um patrimônio precioso, mesmo que ainda não descoberto, deve prevalecer sobre quaisquer outros interesses. Considerar qualquer sistema

subterrâneo dispensável com base em estudos biológicos de curta duração é não apenas irresponsável, como um verdadeiro crime ambiental.

Em suma, a Bioespeleologia ou, mais propriamente, a Biologia Subterrânea, é um ramo da Biologia que, como todas as sub-áreas desta, compreende a integração entre teoria e dados empíricos, sendo, portanto, exercida primariamente por biólogos. Por outro lado, em geral o primeiro passo é o trabalho de equipe, em campo, e, dentro da perspectiva multidisciplinar da Espeleologia, só pode se enriquecer com a interação com pessoas de outras áreas. Biólogos são capacitados para o planejamento e a supervisão da pesquisa, mas sua execução pode se beneficiar grandemente com a colaboração de não-biólogos devidamente instruídos e com o intercâmbio de idéias com especialistas de outras áreas. É o caso da Geologia, que fornece informações fundamentais para se compreender de forma global o funcionamento dos ecossistemas subterrâneos e a evolução das linhagens aí encontradas.

11. REFERÊNCIAS PARA LEITURA E CONSULTA

- CULVER, D. C., 1982. *Cave life: evolution and ecology*. Harvard University Press, Cambridge, 189 p.
- CAMACHO, A. I. (ed.), 1992. *The natural history of biospeleology*. Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 680 p.
- CULVER, D.C., 1986. Cave faunas, p. 427-443. *In*: Soulé, M. E. (ed.). *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland.
- CULVER, D. C. & WHITE, W. B. (eds.), 2005. *The Encyclopedia of Caves*. Elsevier Academic Press, San Diego, 654 p. [ver: Trajano, E. Evolution of Lineages, p. 230-234]
- DESSEN, E. M. B., ESTON, V. R., SILVA, M. S., TEMPERINI-BECK, M. T. & TRAJANO, E., 1980. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. *Ciência & Cultura*, 32(6): 714-25.
- GNASPINI, P. & TRAJANO, E., 1994. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. *Revista Brasileira de Entomologia*, 38 (3/4): 549-584.
- GUNN, J. (ed.). 2004. *Encyclopedia of Caves and Karst Science*. Fitzroy Dearborn, New York & London, 902 p.
- PINTO-DA ROCHA, R., 1995. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). *Papéis avulsos de Zoologia*, 39(6): 61-173.
- SKET, B., 1992. Conservation of sites important for their hypogean fauna – a proposal. *Bulletin de liaison de la Société de Biospéologie*, Moulis, 19: 23-26.
- TRAJANO, E., 1987. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. *Revista Brasileira de Zoologia*, 3(8): 533-561.
- TRAJANO, E., 1997. Synopsis of Brazilian troglomorphic fishes. *Mémoires de Biospéologie*, 24: 119-126.
- TRAJANO, E., 2000. Cave faunas in the Atlantic tropical rain forest: Composition, ecology and conservation. *Biotropica*, 32(4):882-894.

- TRAJANO, E., 2001. Ecology of subterranean fishes: an overview. *Environmental Biology of Fishes*, 62(1-3): 133-160 [volume impresso como *The biology of hypogean fishes* (Romero, A., ed.). Kluwer Academic Publ.]
- TRAJANO, E., 2003. Ecology and ethology of subterranean catfishes, p. 601-635. In: Arratia, G., Kapoor, B. G., Chardon, M. & Diogo, R. (eds.). *Catfishes*, v. 2. Science Publishers, Enfield, 812 p.
- TRAJANO, E. & GNASPINI-NETTO, P., 1991. Composição da fauna cavernícola brasileira, com uma análise preliminar da distribuição dos táxons. *Revista Brasileira de Zoologia*, 7(3): 383-407.
- TRAJANO, E. & GNASPINI-NETTO, P., 1991. Notes on the food webs in caves from Southeastern Brazil. *Mémoires de Biospéologie*, 18: 75-9.
- WILKENS, H., CULVER, D.C. & HUMPHREYS, F. (eds.). 2000. *Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems*, Vol. 30, Capt. 13. Elsevier Science, Amsterdam. [ver Gnaspini, P. & Trajano, E. Guano communities in tropical caves, p. 251-269.]

Sites de interesse: <http://www.fi.cnr.it/sibios> (Société Internationale de Biospéologie); www.redespeleo.org (Redespeleo Brasil).

Para publicações sobre Biologia Subterrânea em periódicos especializados internacionais, aconselhamos procurar em: *Subterranean Biology* (continuação de *Mémoires de Biospéologie*) - Société Internationale de Biospéologie; *International Journal of Speleology* - Società Speleologica Italiana/Union Internationale de Spéléologie [disponível em CD-ROM]; *Journal of Cave and Karst Studies* (continuação de *The NSS Bulletin*) - National Speleological Society, USA.

Para publicações em periódicos brasileiros, ver: *O Carste* - Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas.

ANEXO

Glossário referente à cadeia alimentar (entre parênteses, a grafia do nome latino em Português)

Acari (ácaros): nome geral para o grupo de aracnídeos que incluem os carrapatos (ectoparasitas que se alimentam de sangue). Os Acari citados na figura são de vida livre.

Amphipoda (anfípodos): pequenos crustáceos aquáticos parecidos com camarões.

Aracnídeos: artrópodes sem antenas, com quelíceras, palpos e quatro pares de pernas.

Araneae: aranhas.

Collembola (colêmbolos): insetos de solo, minúsculos e sem asas, a maioria se desloca pulando.

Coleoptera: besouros.

Diptera: mosquitos (antenas longas, larvas aquáticas) e moscas (antenas curtas, larvas geralmente em locais úmidos).

Diplopoda (diplópodes): miriápodes com dois pares de pernas por segmento.

Decapoda (decápodes): camarões, lagostas, caranguejos e aparentados. Crustáceos geralmente de porte médio a grande, com cinco pares de pernas locomotoras (no caso das *Aegla* e parentes, o quinto par é reduzido e fica escondido).

Ephemeroptera (efemerópteros, efeméridas): insetos de quatro asas, delicados, com dois cercos (“caudas”) longos, formas juvenis aquáticas e adultos de vida curta.

Ensifera: grilos.

Isopoda Oniscidea: tatuzinhos-de-jardim. Crustáceos parentes dos Amphipoda, que se adaptaram secundariamente à vida terrestre, em ambientes úmidos, geralmente no solo.

Lepidoptera: mariposas e borboletas. Os Tineidae são pequenas mariposas que, no ambiente urbano, são as conhecidas traças-de-roupa.

Heteroptera (heterópteros): antigos hemípteros. Os Reduviidae incluem os percevejos (hematófagos); na figura, referem-se a espécies predadoras.

Miriápodes: nome geral para artrópodes alongados, com um par de antenas e muitos segmentos. Incluem os Diplopoda, os Chilopoda (um par de pernas por segmento; lacraias), e outros grupos mais raros.

Oligochaeta (oligoquetos): minhocas. Incluem espécies aquáticas e terrestres.

Pseudoscorpiones: pseudoscorpíões. Pequenos aracnídeos semelhantes a escorpíões minúsculos sem “cauda”.

Opiliones: opiliões. Aracnídeos de pernas longas e corpo globoso, sem a separação entre céfalotórax e abdômen (a qual ocorre nas aranhas).

Trichoptera (tricópteros): insetos semelhantes aos lepidópteros, porém sem a espirotromba, e pelos nas asas, no lugar de escamas (que são pelos achatados, característicos dos lepidópteros).

Nomes latinos terminados em *-idae* referem-se a famílias no sistema de classificação de Lineu; a terminação em Português é *-ídeos*, e a palavra começa com letra minúscula, exceto quando no início da frase (ao contrário do nome latino, iniciado por maiúscula).

Nomes latinos únicos em *itálico*, primeira letra maiúscula, correspondem a gêneros; nomes duplos em *itálico* (ou sublinhados), primeira palavra iniciada em maiúscula e segunda em minúscula, são nomes de espécies. Nenhuma outra categoria do sistema de Lineu (família, ordem, classe etc.) é grafada em *itálico* ou sublinhada.



Eleonora Trajano é Professora Titular do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP, onde é docente desde 1981. Co-

meçou a praticar a espeleologia em 1974, no Centro Excursionista Universitário - CEU. Há mais de 25 anos dedica sua vida acadêmica à Biologia Subterrânea. Em 1981, defendeu Mestrado sobre ecologia de morcegos cavernícolas, em 1987, obteve o título de Doutor com tese sobre o bagre-cego *Pimelodella kronei*. Ministra disciplinas sobre Biologia Subterrânea, tanto na Graduação como na Pós-Graduação do IBUSP, e coordena o projeto Temático "Fauna subterrânea aquática brasileira: biodiversidade, biologia, evolução, ecologia e conservação".



Maria Eline Bichuette é bióloga, pós doutora em ciências na área de zoologia pelo Instituto de Biociências da USP e professora da

Universidade Federal de São Carlos na área de zoologia de vertebrados. É especialista em fauna subterrânea, com ênfase em ecologia e comportamento de peixes. Publicou inúmeros artigos em revistas especializadas e contribuiu com capítulos em diversos livros. Participou do projeto de manejo ambiental da APA Cavernas do Peruaçu e do Parque Estadual de Ibitipoca, em Minas Gerais. Está na espeleologia desde 1988.



Rede  **peleo**
Brasil

www.redespeleo.org