

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E BIOLOGIA EVOLUTIVA



TAMIRES ZEPON

COMPOSIÇÃO DA FAUNA AQUÁTICA SUBTERRÂNEA DA ÁREA
CÁRSTICA DO ALTO RIBEIRA: IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS E
PARA A CONSERVAÇÃO

SÃO CARLOS - SP

2020

Tamires Zepon

Composição da fauna aquática subterrânea da área cárstica do Alto
Ribeira: implicações ecológicas e para a conservação

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ciências.

Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientadora: Profa. Dra. Maria Elina Bichuette

SÃO CARLOS - SP

2020



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Defesa de Tese de Doutorado da candidata Tamires Zepon, realizada em 03/07/2020.

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Maria Elina Bichuette (UFSCar)

Prof. Dr. Gilmar Perbiche Neves (UFSCar)

Profa. Dra. Camile Sorbo Fernandes (UFSCar)

Prof. Dr. Abel Pérez González (MACN)

Profa. Dra. Lilian Casatti (UNESP)

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

*Esta tese é dedicada à minha família: Antonio Carlos, Eleodora,
Muriel, Guilherme, Alice e Gabriella*

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha orientadora, Profa. Dra. Maria Elina Bichuette, por quem tenho muito respeito e admiração pela sua dedicação ao ensino, pesquisa e conservação. Sou grata pelas críticas construtivas e por compartilhar seu conhecimento comigo, dentro e fora das cavernas. Agradeço todas as oportunidades, a chance de conhecer lugares lindos e compartilhar momentos especiais. Agradeço imensamente a confiança depositada em mim para o desenvolvimento desse e de tantos outros trabalhos.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Assim, agradeço à CAPES pela bolsa de estudos e pela verba PROAP concedida para o desenvolvimento das atividades de campo.

Agradeço aos funcionários e professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - UFSCar (PPG-ERN) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), pelo aprendizado ao longo desses anos e pela infraestrutura para o desenvolvimento do trabalho.

Agradeço ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio nº 28992-11) e Instituto Florestal do Estado de São Paulo (processo SMA nº 260108 – 002.120/2017) pelas autorizações de coleta, e à Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da UFSCar (nº 8246020517) pela permissão do uso de animais vertebrados na pesquisa.

Agradeço à administração do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), Rodrigo JS Aguiar e Juliana Conrado, e a todos os funcionários do parque pelo suporte, apoio e por sempre nos receberem tão bem.

Agradeço aos guias Jurandir A dos Santos, Gastão A Conceição, Ozeas Ferreira, João Paulo S Almeida e Joilson S Barbosa, pelo auxílio em campo e por compartilharem seus conhecimentos sobre o lugar incrível que é o PETAR. Agradeço ao Osmari F de Ramos pelo apoio e por permitir o acesso à Ressurgência das Areias de Água Quente, e ao Fábio Salvatori C Cruz pela recepção e apoio logístico.

Agradeço a todos aqueles que auxiliaram nas atividades de campo: Bruno G O do Monte, Camile S Fernandes, Cristina M Borges, Diego M von Schimonsky, Gabriella Damasceno, Jonas E Gallão, Jéssica S Gallo, Maria Elina Bichuette e Márcio P Bolfarini.

Agradeço aos grupos de espeleologia que disponibilizaram e permitiram o uso dos mapas das cavernas: Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME), União Paulista Espeleológica (UPE), Grupo da Geologia de Espeleologia – USP (GGEO) e Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas (GBPE).

Agradeço aos pesquisadores membros do exame de qualificação, Dr. Vitor S Saito, Dr. Marcel Tanaka e Dr. Jonas E Gallão, pelas críticas e contribuições ao manuscrito apresentado durante o exame.

Agradeço a todos pesquisadores que identificaram o material zoológico: Amazonas Chagas Jr, Ana M Leal-Zanchet, Camile S Fernandes, Cristina M Borges, Diego M von Schimonsky, Facundo M Labarque, Jéssica S Gallo, Jonas E Gallão, Karin Reis, Letícia M Vieira, Ludmila R Penoni, Marcel S Araújo, Márcio P Bolfarini, Maria Elina Bichuette, Matheus Duarte, Odete Rocha, Rayssa KF Borges, Régia M Pacheco, Rhainer Guillermo-Ferreira, Roberta Freitas, Susana Trivinho-Strixino, Tainá Ribeiro e Thais G Pellegrini. Agradeço à Gabriella Damasceno pelo auxílio nas análises estatísticas.

Agradeço aos que gentilmente cederam de fotografias para serem utilizadas no trabalho: Adriano Gambarini, Jonas E Gallão, Jéssica S Gallo, Maria E Bichuette e Márcio P Bolfarini. Agradeço à Luciana BR Fernandes por fotografar diversos espécimes e editar fotografias e pranchas para ilustrar a tese.

Agradeço à Profa. Dra. Angélica MP Martins-Dias, coordenadora do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitoides da Região Sudeste Brasileira (INCT Hympar Sudeste – Processo FAPESP 2008/57949-4 e CNPq 573802/2008-4) pela disponibilidade do uso do estereomicroscópio.

Agradeço a todos membros e ex-membros do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES/UFSCar) pela ajuda, parceria e participação durante as diversas etapas desse processo. Agradeço às técnicas Karla V Chávez, Luciana BR Fernandes e Carolina V Moraes por toda ajuda. Agradeço à Dayana F Torres, Gabriela C Rabello, Cristina M Borges, Leonardo de Assis, Marcel S Araújo, Vinícius F Sperandei, por compartilharem artigos, discussões e bons momentos. Agradeço ao Jonas E Gallão e Diego M von Schimonsky, com quem desde que entrei no LES tive a oportunidade de compartilhar muitos aprendizados em laboratório, em campo e fora da academia. Agradeço também ao Diego pela confecção do mapa do terceiro capítulo. Agradeço à Camile S Fernandes e Bianca Rantin pela amizade e por estarem sempre disponíveis para me ajudar. Agradeço à Jéssica S Gallo, por toda ajuda com a leitura, sugestões, edição de pranchas, por sempre me incentivar a perseverar e por ser uma grande amiga.

Agradeço à Helena RM Ribeiro e Karla P Tepedino que sempre se fazem presente mesmo longe fisicamente, seja me ajudando com o inglês, seja me incentivando em todos os aspectos.

Agradeço aos meus amigos Bruno Barnabé, Bruno Sant'Anna, Carlos Alcausa, Danilo Janczur, Luma Magalhães, Josiane Freitas, Murilo Ciarlo e Renata Mathias, que estão sempre a postos para me ajudar com palavras e carinho.

Agradeço à minha família estendida, Raquel de Faria e Isabella Damasceno, por todo suporte e apoio.

Agradeço aos meus pais Antonio Carlos e Eleodora, meus irmãos Muriel e Guilherme e meus cunhados Felipe e Cibele, pelo suporte, apoio e incansável incentivo. Agradeço à pequena Alice que chegou há pouco para alegrar ainda mais nossas vidas.

Agradeço à grande companheira da minha vida, Gabriella, que nunca mediu esforços em me ajudar, tanto nos estudos, quanto no dia-a-dia, por todo amor, paciência e parceria.

A todos aqueles que contribuíram para que essa tese fosse possível: muito obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO GERAL.....	1
GENERAL ABSTRACT.....	3
INTRODUÇÃO GERAL.....	5
1. O ambiente subterrâneo e seus horizontes aquáticos.....	5
2. O Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR).....	10
3. Estruturação da tese e objetivos.....	15
4. Referências.....	16

CAPÍTULO 1

Influência de fatores ecológicos, hidrogeológicos e históricos na substituição de espécies em comunidades aquáticas subterrâneas.....	19
Resumo.....	20
Abstract.....	21
1. Introdução.....	22
2. Material e Métodos.....	25
3. Resultados.....	30
4. Discussão.....	37
5. Conclusão.....	42
6. Agradecimentos.....	43
7. Referências.....	44
Apêndice.....	49

CAPÍTULO 2

Heterogeneidade ambiental, variabilidade temporal e dimensional de cavernas: estratégias para avaliar a fauna aquática subterrânea.....	54
Resumo.....	55
Abstract.....	56
1. Introdução.....	57
2. Material e Métodos.....	59
3. Resultados.....	66
4. Discussão.....	72
5. Conclusão.....	76
6. Agradecimentos.....	76
7. Referências.....	77
Apêndice.....	82

CAPÍTULO 3

Fragilidade da fauna de cavernas da área cárstica do Alto Ribeira, sudeste do Brasil: propostas de manejo e conservação.....	89
Resumo.....	90
Abstract.....	91
1. Introdução.....	92
2. Material e Métodos.....	95
3. Resultados.....	102
4. Discussão.....	108
5. Considerações finais.....	116
6. Agradecimentos.....	117
7. Referências.....	118
Apêndice.....	123
CONCLUSÕES.....	143
APÊNDICE GERAL.....	145

RESUMO GERAL

A composição da fauna subterrânea aquática é influenciada por diferentes fatores, como história evolutiva, heterogeneidade de habitat, gradientes ambientais, interações interespecíficas e dispersão de espécies. O presente estudo foi realizado na área cárstica do Alto Ribeira, estado de São Paulo, Brasil, em cavernas inseridas no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e no seu entorno. Apesar da implementação da unidade de conservação, nem todas cavernas estão protegidas, pois bacias de captação, cavernas e parte de sistemas subterrâneos localizam-se fora dos limites do parque. Ainda, algumas de suas cavernas apresentam impactos causados pela visitação turística e contaminação de águas. Assim, este estudo buscou compreender a composição e a distribuição da fauna aquática subterrânea da área cárstica do Alto Ribeira. O primeiro capítulo teve como objetivos comparar a distribuição e composição da comunidade em riachos de cavernas pertencentes às três sub-bacias do Alto Ribeira (rios Iporanga, Betari e Pilões); verificar a distribuição da fauna em relação a características abióticas e a contribuição dos componentes da diversidade beta (substituição e aninhamento) para a dissimilaridade das comunidades das cavernas. A composição das comunidades diferiu entre cavernas inseridas nas diferentes sub-bacias e entre cavernas da mesma sub-bacia, pois muitas espécies endêmicas e/ou com distribuição restrita foram encontradas. Comunidades de diferentes cavernas foram influenciadas por diferentes variáveis físicas e químicas, de acordo com as características ecológicas de cada espécie. A dissimilaridade entre as comunidades das cavernas estudadas deveu-se principalmente à substituição espacial de espécies, a qual é influenciada por fatores ecológicos, hidrogeológicos e históricos. No segundo capítulo, foi investigada a composição da fauna em diferentes habitats aquáticos (gotejamentos, poças e rios) presentes nas cavernas e verificada a suficiência amostral de amostragens sistematizadas realizadas ao longo de diferentes ciclos anuais. Além disso, foi verificada se a riqueza da fauna aquática está relacionada à extensão das cavernas e à diversidade filogenética. Espécies exclusivas foram encontradas nos diferentes tipos de habitats. A ocorrência de espécies raras e endêmicas é comum em cavernas e, por isso, não foi possível acessar a riqueza total mesmo após cinco amostragens. Cavernas maiores não apresentaram maior riqueza, a qual é influenciada por outros fatores (como disponibilidade de recursos, influência de variáveis abióticas e fatores históricos). As cavernas que apresentaram maior diversidade filogenética são aquelas com mais troglóbios (*i.e.*, animais restritos ao ambiente subterrâneo) ou táxons não troglóbios filogeneticamente distintos, e não aquelas com maior riqueza de espécies. O terceiro e último capítulo teve como objetivo determinar o grau de fragilidade

da fauna aquática e terrestre de cavernas do PETAR e de seu entorno, a fim de propor estratégias de manejo e conservação. A fauna de todas as cavernas estudadas apresentou fragilidade máxima ou alta, de acordo com critérios que levaram em consideração a riqueza de espécies, além da ocorrência de espécies com distribuição restrita, novas, troglóbias e/ou em listas de fauna ameaçada e, no caso da fauna aquática, de espécies indicadoras de boa qualidade da água. A fragilidade desta fauna associada à ocorrência de espécies raras e endêmicas, à alta dissimilaridade e à elevada distinção taxonômica observada nas cavernas estudadas, reforça a importância em manter as cavernas dentro de unidades de conservação e proteger toda sua área de influência ampliando os limites do PETAR. Ainda, estratégias de manejo devem ser implementadas, como a restrição do caminhar dos visitantes nas cavernas, o monitoramento da fauna, a fiscalização das atividades, e a educação ambiental e patrimonial. Tais ações são necessárias pois impactos nas cavernas e em sua área de influência podem levar à perda dessa biodiversidade única.

Palavras-chave: cavernas, diversidade beta, diversidade filogenética, grau de fragilidade, PETAR, manejo.

GENERAL ABSTRACT

The composition of aquatic subterranean fauna is influenced by different factors, such as evolutionary history, habitat heterogeneity, environmental gradients, interspecific interactions, and species dispersion. The present study was carried out in the karst area of Alto Ribeira, state of São Paulo, Brazil, in caves located at the Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) and its surroundings. Despite the implementation of the conservation unit, not all caves are protected, as catchment basins, caves and part of subterranean systems are located outside the park boundaries. Moreover, some of its caves have impacts caused by local tourism and water contamination. Thereby, this study intended to understand the composition and distribution of subterranean aquatic fauna of the Alto Ribeira karst area. The first chapter aimed to compare the distribution and composition of the community in cave streams belonging to the three sub-basins of the Alto Ribeira (Iporanga, Betari and Pilões streams); to verify the distribution of fauna in relation to abiotic characteristics and the contribution of components of beta diversity (turnover and nestedness) to the dissimilarity of cave communities. The composition of the communities differed between caves in the different sub-basins and between caves in the same sub-basin, as many endemic species and/or species with restricted distribution were found. Communities from different caves were influenced by different physical and chemical variables, according to the ecological characteristics of each species. The dissimilarity between the studied cave communities was mainly due to turnover, which is influenced by ecological, hydrogeological, and historical factors. In the second chapter, the composition of fauna in different aquatic habitats (drips, puddles, and streams) present in the caves was investigated and the sampling sufficiency of systematic samplings performed over different annual cycles was verified. In addition, it was verified whether the richness of the aquatic fauna is related to the extension of the caves and to the phylogenetic diversity. Unique species were found in different types of habitats. The occurrence of rare and endemic species is common in caves and, therefore, it was not possible to access the total richness even after five samplings. Larger caves did not have higher richness, which is influenced by other factors (such as availability of resources, influence of abiotic variables and historical factors). The caves that had the highest phylogenetic diversity are those with more troglobites (*i.e.*, animals restricted to the subterranean environment) or phylogenetically distinct non-troglobic taxa, and not those with higher species richness. The third and last chapter aimed to determine the fragility degree of the aquatic and terrestrial fauna from PETAR caves and their surroundings, in order to propose management and conservation strategies. The fauna of all the caves studied had maximum or high fragility, according to criteria that

took into account species richness, occurrence of species with restricted distribution, new species, troglobitic species and/or species in threatened fauna lists, and in the case of aquatic fauna, indicator species of good quality water. The fragility of this fauna associated with the occurrence of rare and endemic species, and the high dissimilarity and the high taxonomic distinctness observed in the caves studied, reinforces the importance of maintaining the caves within conservation units and protecting their entire area of influence, expanding the PETAR boundaries. In addition, management strategies must be implemented, such as restricting the walk of visitors in the caves, monitoring fauna, inspection activities, and environmental and patrimonial education. These actions are necessary because impacts on the caves and their area of influence can lead to the loss of this unique biodiversity.

Keywords: beta diversity, caves, fragility degree, management, PETAR, phylogenetic diversity.

INTRODUÇÃO GERAL

1. O ambiente subterrâneo e seus horizontes aquáticos

O ambiente subterrâneo (= hipógeo) consiste em espaços interconectados do subsolo de diferentes dimensões, de fissuras milimétricas a cavernas (*i.e.*, cavidades naturais acessíveis ao ser humano) (JUBERTHIE, 2000). Estas se formam principalmente em rochas carstificáveis, isto é, rochas solúveis e com porosidade secundária bem desenvolvida, como o calcário e o dolomito (FORD; WILLIAMS, 2007; JUBERTHIE, 2000). O carste e seus habitats formam-se a partir da dissolução de interstícios pré-existentes, fornecendo um habitat heterogêneo de fissuras e drenagens interconectadas preenchidas por ar e/ou água (JUBERTHIE, 2000).

Duas zonas são reconhecidas no carste: a freática (= zona saturada) e a vadosa (= zona insaturada). A zona freática consiste na parte do sistema cárstico preenchida completamente por água. Ela se encontra abaixo dos rios das cavernas e contém grandes cavidades (CULVER; PIPAN, 2009; JUBERTHIE, 2000). Já a zona vadosa é onde está localizado o ambiente terrestre subterrâneo (CULVER; PIPAN, 2009; JUBERTHIE, 2000). Nesta zona é possível encontrar infiltrações rápidas por escoamento e infiltrações lentas e, assim, poças podem ser encontradas. Os habitats dessa zona podem ser aquáticos e/ou terrestres, dependendo da morfologia dos espaços, do período e da quantidade de chuva e do fato de que algumas fissuras são ativas enquanto outras não (JUBERTHIE, 2000) (Figura 1).

Outro tipo de habitat subterrâneo encontrado na zona vadosa é o epicarste, definido como o conjunto de fissuras localizado abaixo da superfície do carste, formado pelo intemperismo ou pela descompressão da superfície da rocha. Uma vez que a água entra no sistema cárstico subterrâneo pela interface solo-rocha (CULVER; PIPAN, 2009), o epicarste pode conter pequenas ou grandes reservas de águas permanentes (JUBERTHIE, 2000) (Figura 1).

Os rios correntes presentes nas cavernas podem ser exógenos (= superficiais), originados de rios epígeos que entram através de sumidouros, ou endógenos (= hipógeos), originados da captura de água da zona vadosa (CULVER; PIPAN, 2009; JUBERTHIE, 2000; POULSON; WHITE, 1969). O rio hipógeo pode ser alimentado pelo rio superficial e, eventualmente, pelo fluxo epicárstico (CULVER; PIPAN, 2009). Quando um rio conhecido emerge na superfície, é chamado de ressurgência (FORD; WILLIAMS, 2007) (Figura 1).

O meio intersticial também consiste em um tipo de habitat subterrâneo, e é definido como microespaços entre cascalhos, solo, argila, dentre outros, preenchidos por água. O meio intersticial presente no leito de rios subterrâneos é chamado de meio hiporreico (JUBERTHIE, 2000).

O sistema cárstico também inclui habitats que não são originários do processo de carstificação, como o meio subterrâneo superficial (MSS), o qual consiste na rede de fissuras conectadas na interface entre o solo e a rocha (JUBERTHIE, 2000).

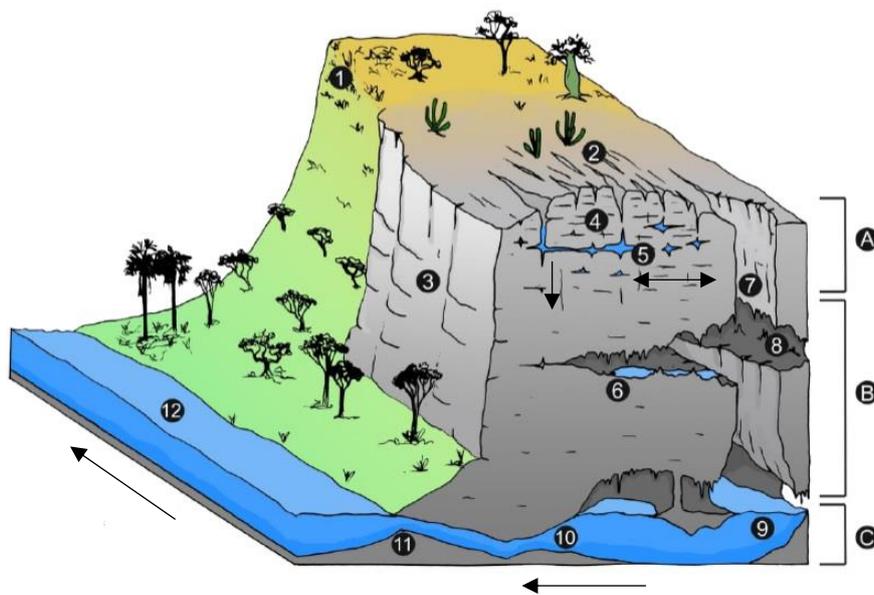


Figura 1: Horizontes no carste: 1. solo; 2. terreno cárstico; 3. afloramento calcário; 4. epicarste; 5. aquífero no epicarste; 6. poças formadas por gotejamentos; 7. dolina; 8. caverna; 9. e 10. rio subterrâneo em nível de base; 11. ressurgência; 12. rio epígeo; A. e B. zona vadosa ou insaturada (infiltração) - em A é possível observar as fissuras verticais e horizontais por onde pode ocorrer o fluxo de água; C. zona freática ou saturada. As setas indicam a direção do fluxo da água. Ilustração: Pedro Pereira Rizzato. Retirado e modificado de Simões et al. (2013).

1.1. Fatores bióticos e abióticos do ambiente subterrâneo

Todos os habitats hipógeos apresentam características principais similares, como ausência de luz e a consequente ausência fotoperíodo nas zonas afóticas, temperatura relativamente constante, elevada umidade relativa do ar (exceto próximo a entradas) e baixa taxa de evaporação (BARR, 1967; JUBERTHIE, 2000).

Os recursos energéticos no meio subterrâneo são produzidos por bactérias quimioautotróficas, mas, em sua maioria, consistem em materiais alóctones (como detritos vegetal e animal). Estes entram nas cavernas por água de percolação através de fissuras, rios que entram no carste através de sumidouros, esporos, pólen e bactérias

que podem ser carregados por correntes de ar (“aeroplâncton”), guano deixado por morcegos ou outros animais, ou raízes que penetram nas rochas. Assim, a disponibilidade de recursos alimentares nas cavernas tendem à escassez e, geralmente, varia de acordo com as estações do ano (BARR, 1967; JUBERTHIE, 2000; POULSON; LAVOIE, 2000).

Em relação aos habitats aquáticos, os rios hipógeos com conexões com recursos alimentares de fora (superficiais) têm valores baixos de pH, são frequentemente insaturados em relação a carbonatos e tem uma fauna rica. Já as poças formadas por águas de gotejamento são caracterizadas por elevado pH, alta concentração de carbonatos dissolvidos, pouca quantidade de matéria orgânica e uma fauna pobre (POULSON; WHITE, 1969). A principal característica do epicarste é sua heterogeneidade, com muitas bolsas de soluções semi-isoladas, nas quais a química da água é variável, assim como a presença de carbono orgânico (CULVER; PIPAN, 2009; SIMON; PIPAN; CULVER, 2007; WILLIAMS, 2008). Apesar de geralmente serem mais estáveis que a maioria de outros ecossistemas, as águas subterrâneas são frequentemente afetadas por águas de superfície (epígeas) que influenciam nas comunidades animais (GUTJAHR et al., 2013).

1.2. Fauna subterrânea

Devido às características do ambiente subterrâneo, os organismos que possuem maior probabilidade de colonizar e estabelecer populações nesse meio são aqueles que possuem atividade noturna, que não são dependentes da visão para orientação, de dieta generalista, e intolerantes à dessecação, no caso de organismos terrestres (CULLINGFORD, 1962).

A fauna subterrânea segue a classificação ecológico-evolutiva proposta por Schiner (1984) e modificada por Racovitza (1907) que classifica os animais em troglóbios (espécies exclusivas do meio hipógeo), troglófilos (espécies facultativas que podem estabelecer populações no meio hipógeo e epígeo) e troglógenos (espécies que vivem no meio subterrâneo, mas que precisam sair para completar seu ciclo de vida) (BARR, 1967; BARR; HOLSINGER, 1985). Quando aplicado o conceito de populações fonte-sumidouro na classificação de Schiner-Racovitza, tem-se que os troglóbios são aqueles que possuem população fonte exclusiva no meio hipógeo; troglófilos possuem população fonte nos meios hipógeo e epígeo e troglógenos possuem população fonte exclusiva no meio epígeo, mas usam recursos subterrâneos (TRAJANO, 2012). De uma maneira similar, a fauna aquática subterrânea é classificada como estigóbios, estigófilos

e estigoxenos (BARR; HOLSINGER, 1985; GIBERT *et al.*, 2009).

Os troglóbios podem apresentar modificações associadas ao isolamento no meio subterrâneo chamadas de troglomorfismos (CHRISTIANSEN, 1962). Estes consistem em caracteres regressivos, como redução de olhos e de pigmentação melânica, construtivos, como alongamento de apêndices que contribuem para a eficiência em utilizar e encontrar recursos, além de caracteres fisiológicos e comportamentais (BARR; HOLSINGER, 1985; CHRISTIANSEN, 2012; CHRISTIANSEN, 1962). Ainda, os troglóbios apresentam alta longevidade e baixas taxas de desenvolvimento e crescimento e maturação tardia (GIBERT; DEHARVENG, 2002; POULSON; WHITE, 1969).

1.2.1. Diversidade, composição e distribuição da fauna subterrânea aquática

No mundo, milhares de espécies de invertebrados aquáticos troglóbios (estigóbios) já foram descritas, sendo que essa fauna é composta principalmente por pequenos crustáceos, oligoquetas, nematódeos, ácaros e moluscos (GIBERT, *et al.*, 2009; STEIN *et al.*, 2012). Comunidades em cavernas tropicais (*e.g.*, Brasil) apresentam elevada riqueza de espécies estigóbias, incluindo peixes (GALLÃO; BICHUETTE, 2018), o que poderia ser explicado pela elevada entrada de recursos energéticos nos rios subterrâneos (JUBERTHIE, 2000).

No Brasil, o primeiro troglóbio descrito foi o bagre cego *Pimelodella kronei* (Miranda-Ribeiro, 1907) da área cárstica do Alto Ribeira (TRAJANO; BICHUETTE, 2010) e, até o momento, 21 espécies troglóbias de peixes foram descritas (GALLÃO; BICHUETTE, 2018). Diversos táxons de invertebrados estigóbios são encontrados em cavernas de diferentes regiões, como crustáceos Amphipoda dos gêneros *Megagidiella* Koenemann & Holsinger, 1999 (Mato Grosso do Sul), *Spelaeogammarus* da Silva Brum, 1975 (Bahia e Minas Gerais) e *Hyaella* Smith, 1874 (São Paulo, Minas Gerais e Paraná); o Spelaeogriphacea *Potiicoara brasiliensis* Pires 1987 (Mato Grosso do Sul); o isópode Calabazoidae *Pongycarcinia xiphidiourus* Messana, Baratti & Benvenuti, 2002 (Bahia); decápodes do gênero *Aegla* Leach, 1820 (São Paulo); planárias do gênero *Girardia* Ball, 1974 (Bahia e Mato Grosso do Sul), gastrópodes do gênero *Potamolithus* Pilsbry, 1896 (São Paulo); o coleóptero *Copelatus cessaima* Caetano, Bená & Vanin, 2013 (Pará), o porífero *Raceckiela cavernicola* Volkmer-Ribeiro, Bichuette & De Sousa Machado, 2010 (Bahia), única esponja cavernícola de água doce do Brasil; dentre outros (GALLÃO; BICHUETTE, 2018; TRAJANO; BICHUETTE, 2010).

Muitos rios hipógeos abrigam conjuntos únicos de espécies, diferentes de rios

de superfície e de outros cursos da água subterrâneos (CULVER; PIPAN, 2009). Estudos realizados em regiões temperadas mostram que a riqueza e abundância de espécies coletadas por redes filtradoras sob estalactites, que drenam uma captação muito pequena da bacia comparada a grande quantidade de água filtrada em rios, é relativamente alta (JUBERTHIE, 2000). Ainda, os aquíferos epicársticos nessas regiões apresentam espécies altamente modificadas à vida subterrânea (CULVER; PIPAN, 2009). No Brasil, somente duas espécies estigóbias que habitam o epicarste foram descritas: o peixe *Ituglanis epikarsticus* Bichuette & Trajano, 2004 (Goiás) e o anfípode *Hyaella epikarstica* Rodrigues, Bueno & Ferreira, 2014 (São Paulo).

A fauna subterrânea aquática apresenta como características gerais grande número de espécies endêmicas, número limitado de linhagens, ocorrência de muitos relictos e teias alimentares truncadas (muitos detritívoros e onívoros e poucos predadores) (GIBERT *et al.*, 2009; GIBERT; DEHARVENG, 2002). Muitas espécies estigóbias ocorrem somente em um ou dois locais dentro de uma região e, em casos extremos, são restritos a água de gotejamento de uma única estalactite (GIBERT *et al.*, 2009; SKET, 1999). Assim, tais endemismos e especificidades devem ser utilizados para definir prioridades de conservação (GIBERT *et al.*, 2009; MICHEL *et al.*, 2009).

Os fatores que influenciam a composição da assembleia de espécies incluem a história evolutiva, a heterogeneidade de habitat, os gradientes ambientais que atuam como filtros, as interações interespecíficas e a dispersão de espécies (DOLE-OLIVIER *et al.*, 2009; GALASSI; HUYS; REID, 2009; GIBERT *et al.*, 2009). Além disso, diferentes fatores como a hidrogeologia, a altitude, os fatores paleogeográficos e as atividades humanas podem interagir de maneiras complexas para produzir padrões diferentes de composição e diversidade de espécies entre as regiões (GIBERT *et al.*, 2009).

Para o Brasil, estudos ecológicos focando comunidades de invertebrados aquáticos são escassos (ZEPON; RABELLO; BICHUETTE, 2019). Poucos focam exclusivamente a fauna aquática e discutem a estruturação das comunidades, por exemplo, como diferentes fatores físicos e químicos das águas influenciam a riqueza, composição e distribuição de invertebrados em cavernas (*e.g.*, PELLEGRINI; POMPEU; FERREIRA, 2018; SIMÕES; FERREIRA; BICHUETTE, 2013; TAYLOR; FERREIRA, 2012). Para comunidades epicársticas, somente um trabalho foi realizado em cavernas de Goiás, no qual espécies de microinvertebrados (*e.g.*, Rotifera e Copepoda) foram registradas e suas ocorrências relacionada a fatores físicos e químicos da água (SIMÕES; FERREIRA; BICHUETTE, 2013).

2. O Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR)

O estudo foi realizado em cavernas presentes na área cárstica do Alto Ribeira, a maioria inserida no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) (24°27'36" S, 48°36'0" O). O parque faz parte do contínuo ecológico de Paranapiacaba, composto pelos Parques Estaduais Carlos Botelho, Intervalos, Turístico do Alto Ribeira e a Estação Ecológica de Xitué. Este contínuo representa uma das áreas mais bem conservadas de remanescentes de Mata Atlântica no Brasil, com mais de 120.000 ha de florestas, e faz parte da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010). O PETAR está localizado nos municípios de Iporanga e Apiaí, sudeste do estado de São Paulo, ocupa uma área de 35.884,28 ha e abriga 474 cavernas (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010).

O PETAR possui quatro bases de fiscalização (Temimina, Casa de Pedra, Bulha d'Água e Areado) e está dividido em três núcleos (Santana, Ouro Grosso e Caboclos) para atender à demanda turística, auxiliar as pesquisas e dar suporte à fiscalização (BRANDI; SHIMADA, 2006), sendo os núcleos Santana e Ouro Grosso mais visitados turisticamente (CAMARGO; BRANDI, 2012). Anterior à criação do Parque em 1958, diversas atividades minerárias ocorreram na região do Alto Ribeira, tais como a mineração de depósitos secundários de ouro, com o ouro associado à cascalho fluvial (séculos XVI e XVII), exploração de chumbo e prata (segunda metade século XIX) e mineração de calcário (à partir do século XX) (BRANDI; SHIMADA, 2006). Estudos indicaram que a região apresenta contaminação de ambientes terrestres e aquáticos decorrentes de mineração (presença de metais pesados devido a minas abandonadas de chumbo, prata e ouro), além de agricultura (pesticidas) e assentamentos humanos (esgoto doméstico) (MORAES; LANDIS; MOLANDER, 2002).

A região possui como fitofisionomia predominante a Mata Atlântica, com o desenvolvimento de Floresta Ombrófila Densa (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010) e é caracterizada por um clima subquente e superúmido, sem estação seca definida, com amplitudes térmicas geralmente baixas (NIMER, 1977).

Geologicamente, a área cárstica do Alto Ribeira é caracterizada pela presença de rochas calcárias pertencentes ao Grupo Açungui (KARMANN; SÁNCHEZ, 1979), compostas por rochas metassedimentares Pré-Cambrianas. Possui elevada densidade de cavernas (KARMANN; SÁNCHEZ, 1986), sendo que a maioria das grandes cavernas da região possuem drenagens ativas (AULER; RUBBIOLI; BRANDI, 2001). O PETAR, localizado na margem esquerda do médio a alto curso do rio Ribeira de Iguape, é

drenado pelas bacias hidrográficas dos rios Betari, Iporanga e Pilões (KARMANN; FERRARI, 2002). O principal afluente da área é o Rio Betari, o qual atravessa os afloramentos calcários. Já seus afluentes (geralmente riachos de cabeceira com leitos rochosos e corredeiras intercaladas com algumas lagoas de fundos moles) são paralelos às lentes e seus cursos são total ou parcialmente subterrâneos (TRAJANO, 1991).

A fauna da área cárstica do Alto Ribeira é, em relação à outras regiões do Brasil, considerada bem conhecida devido às pesquisas realizadas na região (TRAJANO; BICHUETTE, 2010). Após a descrição da *Pimelodella kronei*, outros táxons de riachos subterrâneos dessa região foram registrados e estudados (TRAJANO; BICHUETTE, 2010), como gastrópodes do gênero *Potamolithus* (e.g., BICHUETTE; MENNA-BARRETO, 2005; BICHUETTE; TRAJANO, 1999, 2003, 2018; SIMONE; MORACCHIOLI, 1994) e crustáceos do gênero *Aegla* (FERNANDES; BICHUETTE, 2013; FERNANDES; GREGATI; BICHUETTE, 2011; MAIA; BUENO; TRAJANO, 2013) e do gênero *Hyaella* (e.g., PEREIRA, 1989). Já os estudos acerca da fauna epicárstica nessa área ainda são incipientes, contando apenas com a descrição da espécie de *Hyaella epikarstica* Rodrigues, Bueno & Ferreira, 2014. Entretanto, não há até o momento evidências da presença de epicarste no sistema de cavernas onde a espécie ocorre (E. TRAJANO; M.E. BICHUETTE, com. pess., 2020).

Ainda, a área cárstica do Alto Ribeira é considerada um spot de alta diversidade de troglóbios no Brasil devido à sua elevada diversidade taxonômica de troglóbios, com 120 a 150 espécies (terrestres e aquáticas) troglóbias estimadas (TRAJANO; GALLÃO; BICHUETTE, 2016).

Toda a área de influência onde os ecossistemas subterrâneos estão inseridos deve ser protegida, como regiões de recargas de drenagens e fragmentos de vegetação nativa do entorno (TRAJANO; BICHUETTE; BATALHA, 2012). Apesar da implementação do PETAR, nem todas cavernas estão protegidas, uma vez que as bacias de captação e parte de sistemas subterrâneos, além de cavernas, localizam-se fora dos limites deste (KARMANN; FERRARI, 2002). Assim, a avaliação da fauna subterrânea local é importante para compreender o funcionamento dos aquíferos cársticos para fins de proteção e conservação (SIMÕES; FERREIRA; BICHUETTE, 2013), bem como para estabelecer estratégias de manejo em cavernas.

2.1. Cavernas estudadas

2.1.1. Caverna Santana (CNC-SBE SP-041)

A Caverna Santana (24°54'33,8" S, 48°59'22,6" O, 258 m de altitude) está localizada no município de Iporanga, no núcleo Santana do PETAR. Possui litologia calcária com níveis filíticos (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010), 8.540 m de projeção horizontal e 63 m de desnível (Grupo Pierre Martin de Espeleologia – GPME – com. pess., 2020) (Tabela 1).

Pertence ao sistema cárstico Pérolas-Santana e à bacia hidrográfica do rio Ribeira de Iguape, sub-bacia do rio Betari, com o rio Roncador percorrendo seus condutos inferiores, onde formam-se cânions de grande amplitude (mais de 30 m). O acesso à caverna se dá pela ressurgência do Rio Roncador, o qual pode sofrer rápidas elevações de nível, pois se trata da porção final do sistema (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010).

A visitação turística na Caverna Santana ocorre regularmente desde os anos de 1980. Seu acesso se dá por uma trilha de 100 m a partir do quiosque de visitantes pavimentada com paralelepípedos e o trecho turístico da caverna conta com e instalação de passarelas e escadas de madeira e bambu (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010).

Tabela 1: Informações e características das cavernas estudadas na área cárstica do Alto Ribeira (Bacia Hidrográfica Rio Ribeira de Iguape), São Paulo, Brasil.

Caverna	Altitude (m)	Projeção horizontal (m)	Desnível (m)	Sub-bacia (Rio)	Rio/ córrego caverna	Litologia
Caverna Santana	258	8.540	63	Betari	Rio Roncador	calcário com níveis filíticos
Gruta da Água Suja	289	2.985	220	Betari	Córrego da Água Suja	calcário intercalado por níveis filíticos
Gruta da Pescaria	230	2.780	153	Pilões	Ribeirão da Pescaria	Calcário
Gruta do Temimina I	590	52	2,5	Pilões	Ribeirão da Temimina	Calcário
Gruta do Temimina II	603	1.969	85	Pilões	Ribeirão da Temimina	Calcário
Gruta da Água Sumida	614	298	7	Iporanga	Córrego do Espírito Santo	Calcário
Gruta das Aranhas	605	210	7	Iporanga	Córrego do Chapéu	Calcário em contato com granito
Ressurgência das Areias de Água Quente	194	1.200	73	Iporanga	Córrego das Areias	Calcário

2.1.2. Gruta da Água Suja (CNC-SBE SP-025)

A Gruta Água Suja (24°31'26.5" S, 48°42'28.5" O, 289 m de altitude) e se encontra no núcleo Santana do PETAR. Possui como litologia o calcário eventualmente intercalado por níveis filíticos centimétricos, 2.985 m de projeção horizontal e 220 m de desnível. Pertence ao sistema cárstico Água Suja e à bacia hidrográfica do rio Ribeira de Iguape, sub-bacia do rio Betari, e o córrego Água Suja percorre seu conduto inferior e principal. O acesso à caverna se dá pela ressurgência do córrego Água Suja e diversas formas de percolação vadosa, em fissuras e condutos, estão ativos ao longo de toda a cavidade (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010) (Tabela 1).

A visita turística ocorre regularmente desde 1980. O acesso se dá por uma trilha de 1,3 km a partir do quiosque de visitantes com degraus, escadas e passarelas e, dentro da caverna, a visita acompanha o leito do córrego Água Suja (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010).

2.1.3. Gruta da Pescaria (CNC-SBE SP-10)

A Gruta da Pescaria (24°24'16,6" S, 48°33'02,5" O, 230 m de altitude) está localizada no município de Apiaí, núcleo Caboclos do PETAR. De litologia calcária, possui 2.780 m de projeção horizontal, 153 m de desnível, e pertence à bacia hidrográfica do rio Ribeira de Iguape, sub-bacia do rio dos Pilões, com o ribeirão da Pescaria percorrendo seu conduto inferior (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010) (Tabela 1). O acesso ao nível inferior da caverna se dá pela ressurgência do ribeirão da Pescaria.

Para chegar à Gruta da Pescaria são 6,5 km a partir da sede do Núcleo Caboclos, dos quais com 2,5 km percorridos a pé por trilha bastante íngreme (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010). Atualmente, está sendo discutida a abertura dessa caverna à visita turística.

2.1.4. Gruta do Temimina I e Gruta do Temimina II (CNC-SBE SP-060 e SP-061)

A Gruta do Temimina I (24°23'16,5" S, 48°34'16,5" O, 590 m de altitude) possui 52 m de projeção horizontal e desnível de 2,5 m; e a Gruta do Temimina II (24°23'04,2" S, 48°34'07,6" O, 603 m de altitude) possui 1.969 m de projeção horizontal e desnível de 85 m. Possuem litologia calcária e estão localizadas no município de Apiaí, núcleo Caboclos do PETAR, uma ao lado da outra, sendo separadas por uma grande claraboia. Pertencem ao sistema cárstico Temimina, e à bacia hidrográfica do rio Ribeira de

Iguape, sub-bacia do rio dos Pilões, com o ribeirão Temimina percorrendo seus níveis inferiores (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010) (Tabela 1). O acesso aos níveis inferiores das cavernas se dá pela ressurgência do ribeirão Temimina.

Comparadas às cavernas do Núcleo Santana, possuem pouca visitação turística, a qual ocorre regularmente desde 1980, com aumento significativo a partir da segunda metade dos anos 1990 (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010). Distam 9,5 km da sede do Núcleo Caboclos, dos quais 5 km são percorridos a pé por trilha bastante íngreme. A Gruta do Temimina II possui grandes claraboias que conectam a galeria do rio às galerias fósseis superiores e permitem a passagem de luz, e também apresenta um espeleotema particular denominado “chuveiro” (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010), considerado parte do epicarste (M.E. BICHUETTE, com. pess., 2020).

2.1.5. Gruta Água Sumida (CNC-SBE SP-193)

A Gruta Água Sumida (24°27'42,3" S, 48°36'44,1" O, 614 m de altitude) está localizada no município de Iporanga, no núcleo Caboclos do PETAR. Possui litologia calcária, 298 m de projeção horizontal e 7 m de desnível. Pertence à bacia hidrográfica do rio Ribeira de Iguape, sub-bacia do rio Iporanga, e o córrego do Espírito Santo percorre seu conduto inferior (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010) (Tabela 1).

A caverna dista 6 km a partir da sede do núcleo Caboclos, dos quais 2 km percorridos a pé por trilha, sendo os últimos 400 m pelo leito do ribeirão Maximiano até seu sumidouro, onde cânions de grande amplitude são formados (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010). Atualmente, está sendo discutida a abertura dessa caverna à visitação turística.

2.1.6. Gruta das Aranhas (CNC-SBE SP-113)

A Gruta das Aranhas (24°26'04,0 S, 48°35'20,0" O, 605 m de altitude) está localizada no município de Apiaí, no núcleo Caboclos do PETAR. Possui como litologia calcário em contato com granito, 210 m de projeção horizontal e 7 m de desnível. Pertence à bacia hidrográfica do rio Ribeira de Iguape, sub-bacia do rio Iporanga e o córrego do Chapéu (afluente do córrego do Espírito Santo) percorre seu conduto inferior. O acesso à caverna se dá pela ressurgência do córrego do Chapéu (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010) (Tabela 1). A visitação turística ocorre regularmente desde 1980. O acesso se dá por uma trilha de 400 m a partir da casa sede do Núcleo Caboclos, com pontes e degraus (FUNDAÇÃO FLORESTAL, 2010).

2.1.7. Ressurgência das Areias de Água Quente (CNC-SBE SP-016)

A Ressurgência das Areias de Água Quente (24°33'53,0" S, 48°40'15,05" O, 194 m de altitude) está localizada no município de Iporanga e se encontra no Bairro da Serra, fora nos limites do PETAR. Possui como litologia o calcário, 1.200 m de projeção horizontal e 73 m de desnível. Pertence ao Sistema Areias, principal sistema de cavernas em termos faunísticos no Brasil, e à bacia hidrográfica do rio Ribeira de Iguape, sub-bacia do rio Betari e o córrego das Areias percorre seu conduto inferior (Tabela 1). O acesso à caverna se dá por um conduto superior (TRAJANO, 2007a). Na década de 1970, um laboratório subterrâneo foi instalado nesta caverna com o intuito de realizar estudos básicos de espeleologia física e de biologia subterrânea (TRAJANO, 2007b). Entretanto, essa experiência fracassou e até hoje restos de instalações estão presentes em seu interior (TRAJANO, 2007b). Atualmente, não há visita turística regular nesta caverna.

3. Estruturação da tese e objetivos

Esta tese está estruturada na forma de capítulos, os quais correspondem a artigos independentes a serem publicados em diferentes periódicos científicos.

O primeiro capítulo teve como objetivo compreender a distribuição e a composição da comunidade aquática subterrânea da área cárstica do Alto Ribeira. Para isso, foi comparada a fauna presente em riachos de cavernas pertencentes às três sub-bacias do Alto Ribeira (rios Iporanga, Betari e Pilões) e foi verificada a distribuição da fauna em relação às diferentes características abióticas. Ainda, foi verificada a contribuição dos componentes a diversidade beta (substituição e aninhamento) para a dissimilaridade das comunidades de diferentes cavernas.

No segundo capítulo, buscou-se avaliar a fauna aquática subterrânea da região considerando-se a heterogeneidade ambiental, a variabilidade temporal e a dimensão das cavernas. Para isso, foi investigada a composição da fauna em diferentes habitats aquáticos (gotejamentos, poças e rios) presentes nas cavernas. Foi verificada a suficiência amostral de amostragens sistematizadas realizadas ao longo de diferentes ciclos anuais. Além disso, foi verificada se a riqueza e abundância da fauna aquática está relacionada à extensão das cavernas e à diversidade filogenética.

O terceiro e último capítulo teve como objetivo determinar o grau de fragilidade da fauna aquática e terrestre de cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira

(PETAR) e de seu entorno. Atividades turísticas já ocorrem em parte das cavernas estudadas, enquanto discute-se a abertura das outras para receber visitantes. Dessa maneira, a partir do grau de fragilidade da fauna nas diferentes cavernas e em setores destas, foram propostas estratégias de manejo e conservação.

4. Referências

- AULER, A.; RUBBIOLI, E.; BRANDI, R. **As grandes cavernas do Brasil**. Belo Horizonte: Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas, 2001.
- BARR, T. C. Observations on the ecology of caves. **The American Naturalist**, v. 101, n. 922, p. 475–491, 1967.
- BARR, T. C.; HOLSINGER, J. R. Speciation in cave faunas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 313–337, 1985.
- BICHUETTE, M. E.; MENNA-BARRETO, L. Preliminary data on locomotor activity rhythms on epigeal and cave snails, genus *Potamolithus* (Hydrobiidae), from Southeastern Brazil. **Subterranean Biology**, v. 3, p. 43–48, 2005.
- BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Light reaction, spontaneous and feeding behaviour in epigeal and cave gastropods, *Potamolithus* spp., from Upper Ribeira karst area, southeastern Brazil (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 26, p. 1–6, 1999.
- BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. A population study of epigeal and subterranean *Potamolithus* snails from southeast Brazil (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae). **Hydrobiologia**, v. 505, p. 107–117, 2003.
- BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Diversity of *Potamolithus* (Littorinimorpha, Truncatelloidea) in a high-diversity spot for troglobites in southeastern Brazil: Role of habitat fragmentation in the origin of subterranean fauna, and conservation status. **Subterranean Biology**, v. 25, p. 61–88, 2018.
- BRANDI, R.; SHIMADA, H. O núcleo Caboclos e o seu papel na história das minerações, no estudo das cavernas e nos primórdios do PETAR. **O carste**, v. 12, n. 2, p. 40–65, 2006.
- CAMARGO, A. L.; BRANDI, R. Exploração e documentação das cavidades naturais subterrâneas das regiões de Bulha d'água, Vale dos Buenos, Fundão, Caboclos, e entornos (Parque estadual Turístico do Alto Ribeira - PETAR e Parque Estadual de Intervales – PEI), estado de São Paulo. **Espeleo-Tema**, v. 23, n. 2, p. 103–115, 2012.
- CHRISTIANSEN, K. Morphological adaptations. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C.; PIPAN, T. (Eds.). **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier, 2012. p. 517–528.
- CHRISTIANSEN, K. A. Proposition pour la classifications des animaux cavernicoles. **Spelunca**, v. 2, p. 76–78, 1962.
- CULLINGFORD, C. H. D. Cave fauna and flora. In: CULLINGFORD, C. H. D. (Ed.). **British Caving, an introduction to speleology**. 2. ed. London: Routledge and Kegan Paul, 1962. p. 347–389.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **The biology of caves and other subterranean habitats**. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- DOLE-OLIVIER, M. J. et al. Towards an optimal sampling strategy to assess

- groundwater biodiversity: comparison across six European regions. **Freshwater Biology**, v. 54, p. 777–796, 2009.
- FERNANDES, C. S.; BICHUETTE, M. E. Shape variation of *Aegla schmitti* (Crustacea, Decapoda, Aeglidae) associated to superficial and subterranean stream reaches. **Subterranean Biology**, v. 10, n. 1, p. 17–24, 2013.
- FERNANDES, C. S.; GREGATI, R.; BICHUETTE, M. The first record of external abnormalities in the subterranean *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (Crustacea: Decapoda: Aeglidae), from a karst area of Southeastern Brazil. **Subterranean Biology**, v. 8, p. 33–38, 2011.
- FORD, D.; WILLIAMS, P. **Karst Hydrogeology and Geomorphology**. 2. ed. Chichester: John Wiley & Sons Ltd, 2007.
- FUNDAÇÃO FLORESTAL. **Plano de manejo espeleológico PETAR**. São Paulo, 2010.
- GALASSI, D. M. P.; HUYS, R.; REID, J. W. Diversity, ecology and evolution of groundwater copepods. **Freshwater Biology**, v. 54, n. 4, p. 691–708, 2009.
- GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys**, v. 746, p. 1–23, 2018.
- GIBERT, J. et al. Assessing and conserving groundwater biodiversity: Synthesis and perspectives. **Freshwater Biology**, v. 54, n. 4, p. 930–941, 2009.
- GIBERT, J.; DEHARVENG, L. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. **BioScience**, v. 52, n. 6, p. 473–481, 2002.
- GUTJAHN, S. et al. Efficiency of sampling invertebrates in groundwater habitats. **Limnologia**, v. 43, p. 43–48, 2013.
- JUBERTHIE, C. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). **Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier Science, 2000. p. 17–39.
- KARMANN, I.; FERRARI, J. A. Carste e cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP. In: WINGE, M. et al. (Eds.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos – (SIGEP), 2002. p. 401–413.
- KARMANN, I.; SÁNCHEZ, L. E. Distribuição das rochas carbonáticas e províncias espeleológicas do Brasil. **Espeleo-Tema**, v. 13, p. 105–107, 1979.
- KARMANN, I.; SÁNCHEZ, L. E. **Speleological provinces in Brazil**. (C. Organizadora, Ed.) 9th Congreso Internacional de Espeleologia. **Anais...** Barcelona: 1986.
- MAIA, K.; BUENO, S.; TRAJANO, E. Ecologia populacional e conservação de eglídeos (Crustacea: Decapoda: Aeglidae) em cavernas da área cárstica do Alto Ribeira, em São Paulo. **Revista da Biologia**, v. 10, n. 2, p. 40–45, 2013.
- MICHEL, G. et al. Reserve selection for conserving groundwater biodiversity. **Freshwater Biology**, v. 54, n. 4, p. 861–876, 2009.
- MORAES, R.; LANDIS, W. G.; MOLANDER, S. Regional risk assessment of a Brazilian rain forest reserve. **Human and Ecological Risk Assessment**, v. 8, n. 7, p. 1779–1803, 2002.
- NIMER, E. **Geografia do Brasil - Região Sudeste**. Rio de Janeiro: 1977.
- PELLEGRINI, T. G.; POMPEU, P. S.; FERREIRA, R. L. Cave benthic invertebrates in south-eastern Brazil: Are there “key” factors structuring such communities? **Marine and Freshwater Research**, v. 69, n. 11, p. 1762–1770, 2018.
- PEREIRA, V. F. G. C. Uma nova espécie de anfípode cavernícola do Brasil – *Hyalella*

- caeca* sp. n. (Amphipoda, Hyalellidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 6, n. 1, p. 49–55, 1989.
- POULSON, T. L.; LAVOIE, K. H. The trophic basis of subsurface ecosystems. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). . **Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier Science, 2000. p. 231–249.
- POULSON, T. L.; WHITE, W. B. The cave environment. **Science**, v. 67, p. 103–109, 1969.
- SIMÕES, L. B.; FERREIRA, T. C. DOS S.; BICHUETTE, M. E. Aquatic biota of different karst habitats in epigeal and subterranean systems of Central Brazil - visibility versus relevance of taxa. **Subterranean Biology**, v. 11, p. 55–74, 2013.
- SIMON, K. S.; PIPAN, T.; CULVER, D. C. A conceptual model of the flow and distribution of organic carbon in caves. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 69, n. 2, p. 279–284, 2007.
- SIMONE, L. R. L. DE; MORACCHIOLI, N. Hydrobiidae (Gastropoda: Hydrobioidea) from the Ribeira Valley, S.E. Brazil, with descriptions of two new cavernicolous species. **Journal of Molluscan Studies**, v. 60, n. 4, p. 445–459, 1994.
- SKET, B. The nature of biodiversity in hypogean waters and how it is endangered. **Biodiversity and Conservation**, v. 8, n. 10, p. 1319–1338, 1999.
- STEIN, H. et al. Stygoregions – a promising approach to a bioregional classification of groundwater systems. **Scientific Reports**, v. 2, n. 1, p. 673, 19 dez. 2012.
- TAYLOR, E. L. S.; FERREIRA, R. L. Determinants on the structure of an aquatic invertebrate community in a neotropical limestone cave. **Revista Brasileira de Espeleologia**, v. 2, p. 1–12, 2012.
- TRAJANO, E. Population ecology of *Pimelodella kronei*, troglobitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 30, n. 4, p. 407–421, 1991.
- TRAJANO, E. **Sistema Areias: 100 anos de estudos**. São Paulo: Redespeleo, 2007a.
- TRAJANO, E. O “Laboratório Subterrâneo”: aprendendo com uma experiência fracassada. In: TRAJANO, E. (Ed.). . **Sistema Areias - 100 anos de estudos**. São Paulo: Redespeleo, 2007b. p. 32–34.
- TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.). . **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier, 2012. p. 275–277.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. **Subterranean Biology**, v. 7, p. 1–16, 2010.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; BATALHA, M. A. Estudos ambientais em cavernas : os problemas da coleta , da identificação , da inclusão e dos índices. **Espeleo-Tema**, v. 23, n. 1, p. 15–24, 2012.
- TRAJANO, E.; GALLÃO, J. E.; BICHUETTE, M. E. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 10, p. 1805–1828, 2016.
- WILLIAMS, P. W. The role of the epikarst in karst and cave hydrogeology: A review. **International Journal of Speleology**, v. 37, n. 1, p. 1–10, 2008.
- ZEPON, T.; RABELLO, G. C.; BICHUETTE, M. E. **Histórico sobre estudos ecológicos com foco na fauna aquática subterrânea brasileira**. (R. Zampaulo, Ed.) Anais do 35º Congresso Brasileiro de Espeleologia. **Anais...Campinas: SBE**, 2019.

CAPÍTULO 1

Influência de fatores ecológicos, hidrogeológicos e históricos na substituição de espécies em comunidades aquáticas subterrâneas

Resumo

A diversidade e distribuição de comunidades aquáticas em cavernas é influenciada por diversos fatores, como fragmentação de habitat, dispersão, heterogeneidade ambiental e características físicas e químicas da água. Assim, identificar a contribuição dos dois componentes da diversidade beta (aninhamento e substituição) nestas comunidades é importante para entender questões biogeográficas, ecológicas e de conservação. Os objetivos deste estudo foram comparar a distribuição e composição das comunidades de riachos em cavernas pertencentes às três sub-bacias do Alto Ribeira (São Paulo), e verificar a distribuição da fauna em relação às variáveis abióticas e a contribuição dos componentes da diversidade beta para a dissimilaridade destas comunidades. Sete cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) foram estudadas por meio de amostragens sistematizadas ao longo de cinco ocasiões. No total, 134 espécies foram registradas, das quais 68 não ocorreram em mais de uma caverna. A diferença na composição da fauna nas diferentes sub-bacias foi explicada principalmente pelas diferenças na composição entre as cavernas. Cada caverna foi influenciada por um conjunto único de variáveis abióticas. A dissimilaridade entre as comunidades foi explicada principalmente pela substituição de espécies. Assim, a distribuição restrita das espécies pode ser explicada por fatores ecológicos (*e.g.*, capacidade limitada de dispersão, tolerância a variáveis abióticas), hidrogeológicos (*e.g.*, barreiras de dispersão, isolamento de sub-bacias) e históricos (*e.g.*, colonização, eventos paleoclimáticos). É possível que espécies não troglóbias e com baixa capacidade de dispersão tenham colonizado os rios a montante e não foram capazes de acessar rios de outras sub-bacias; enquanto espécies com maior capacidade de dispersão restringiriam sua distribuição à determinadas cavernas devido à tolerância a variáveis abióticas específicas. O PETAR é uma área de alta diversidade de troglóbios, e suas cavernas possuem comunidades altamente dissimilares, portanto, ações de conservação em suas cavernas e toda sua área de influência devem ser implementadas.

Palavras-chave: bacia hidrográfica, cavernas, dispersão, diversidade beta, variáveis abióticas.

Abstract

The diversity and distribution of aquatic communities in caves are influenced by several factors, such as habitat fragmentation, dispersion, environmental heterogeneity, and physical and chemical characteristics of water. Thereby, to identify the contribution of the two components of beta diversity (nestedness and turnover) in these communities is important to understand biogeographical, ecological and conservation issues. The aims of this study were to compare the distribution and composition of stream communities of caves belonging to three sub-basins from Alto Ribeira (São Paulo), and to verify the fauna distribution in relation to abiotic variables and the contribution of beta diversity components for the dissimilarity of these communities. Seven caves of the Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) were studied by systematized samplings over five occasions. In total, 134 species were recorded, of which 68 did not occur in more than one cave. The difference in fauna composition in the different sub-basins was mainly explained by the differences in the composition among caves. Each cave was influenced by a unique set of abiotic variables. Dissimilarity among caves was mainly explained by turnover. Thus, the restricted distribution of species may be explained by ecological (*e.g.*, limited dispersion capacity, tolerance to abiotic variables), hydrogeological (*e.g.*, dispersion barriers, isolation of sub-basins) and historical (*e.g.*, colonization, paleoclimatic events) factors. It is possible that non-troglobitic species with low dispersion capacity had been colonized the rivers upstream and had not been able to access rivers from other sub-basins; while species with higher dispersion capacity would restrict their distribution to particular caves due to tolerance to specific abiotic variables. PETAR is an area of high diversity of troglobites, and its caves communities are highly dissimilar, therefore, conservation actions in their caves and their entire area of influence must be implemented.

Keywords: river basin, caves, dispersion, beta diversity, abiotic variables.

1. Introdução

O ambiente subterrâneo consiste em espaços interconectados do subsolo, preenchidos por água ou ar, que variam desde fissuras milimétricas até grandes cavidades, as quais quando acessíveis aos seres humanos são chamadas de cavernas (Juberthie, 2000). Cavernas formam-se principalmente em rochas solúveis através de processos químicos e com porosidade secundária bem desenvolvida, chamadas de carstificáveis (Ford & Williams, 2007), como o calcário e o dolomito. Estas fazem parte de um ambiente extenso, com diversos espaços e têm como principal característica a ausência de luz nas zonas profundas, a relativa estabilidade ambiental (temperatura tendendo à constância) e umidade relativa do ar elevada, além da grande dependência de recursos alimentares alóctones (provenientes do meio superficial) (Barr, 1967; Juberthie, 2000; Poulson & Lavoie, 2000).

Os horizontes aquáticos que podem estar presentes em cavernas e outros habitats subterrâneos incluem poças alimentadas por águas de gotejamento e córregos correntes (Poulson & White, 1969). Estes muitas vezes consistem em rios superficiais, de nível de base, que entram nas cavernas através de sumidouros. Quando atravessam terrenos calcários, apresentam valores de pH do neutro ao básico (Culver, 1982; Bichuette & Trajano, 2003).

Uma vez que os produtores primários fotossintetizantes estão ausentes nas zonas mais profundas, consequência da ausência de luz, as cadeias alimentares subterrâneas apresentam somente dois níveis tróficos significativamente representados: detritívoros e predadores (Gibert & Deharveng, 2002). Além disso, devido ao menor aporte de alimento geralmente encontrado nesses ambientes, as populações ali encontradas tendem a ser menores em relação àquelas do meio epígeo (Barr, 1968). A fauna subterrânea é classificada ecológico-evolutivamente em troglóbios (vivem exclusivamente no ambiente subterrâneo, onde estão localizadas suas populações fonte), troglófilos (podem estabelecer populações nos meios subterrâneo e superficial e possuem populações fontes em ambos meios) e troglóxenos (utilizam o meio subterrâneo, mas precisam sair para completar seu ciclo de vida; possuem populações fonte no meio epígeo) (Barr & Holsinger, 1985; Trajano & Carvalho, 2017). No Brasil, um país Neotropical, as comunidades subterrâneas são compostas principalmente por organismos não troglóbios, em contraste com regiões da América do Norte e Europa (Trajano & Bichuette, 2010).

Em ecossistemas fluviais, as principais características abióticas que influenciam a distribuição e a abundância de espécies são o fluxo e a temperatura da água, além do substrato (Allan & Castillo, 2007). O fluxo transporta recursos para os organismos e remove resíduos do ambiente, a temperatura influencia as taxas de crescimento e os ciclos de vida dos animais e o substrato fornece superfície e espaço onde organismos podem se fixar, forragear e encontrar refúgio (Allan & Castillo, 2007). Considerando-se a variação nas características químicas das águas, como condutividade e alcalinidade, as consequências biológicas não são muito significativas quando as condições estão próximas da média, mas são evidentes em valores extremos (Allan & Castillo, 2007). Ainda, locais com maior heterogeneidade de habitat (como arranjo espacial de manchas, diversidade de habitats e variabilidade ambiental) fornecem maior área de superfície, mais refúgios físicos e maior ou mais variado suprimento de recursos limitantes e, conseqüentemente, mais nichos ecológicos, promovendo a diversidade (Li & Reynolds, 1995; Warfe et al., 2008; Palmer et al., 2010).

No ambiente subterrâneo, diversos fatores controlam a diversidade, tais como tempo de dispersão e adaptação a habitats, heterogeneidade espacial, disponibilidade de alimento, sobreposição de nicho, predação e competição (Poulson & White, 1969; Gibert et al., 2009). Isto porque a hidrogeologia, altitude, fatores paleogeográficos e atividades humanas aparentemente podem interagir de maneiras complexas para produzir padrões diferentes de composição e diversidade de espécies entre as regiões (Gibert et al 2009).

Diversos autores (e.g., Culver & Sket, 2000; Gibert & Deharveng, 2002; Fernandes et al., 2013) vêm discutindo como habitats fragmentados e restrições de dispersão em áreas cársticas resultam em muitas espécies endêmicas, às vezes com distribuição limitada a uma única caverna. A presença de abrigos (Pellegrini et al., 2018), recursos alimentares (Silva et al., 2011) e a heterogeneidade de habitats (Gibert et al., 2009) são fatores importantes na determinação da riqueza de espécies e estruturação de comunidades aquáticas subterrâneas. Ainda, comunidades de diferentes cavernas podem ser influenciadas por fatores distintos, como características físicas dos canais dos rios (Pellegrini et al., 2018) e características físicas e químicas da água (Simões et al., 2013; Pellegrini et al., 2018).

Em comunidades subterrâneas, a diversidade alfa (local) geralmente é menor que a diversidade beta (*i.e.*, variação da composição de espécies das comunidades) (Malard et al., 2009; Stoch & Galassi, 2010; Pipan et al., 2018). Esta possui dois componentes: a substituição espacial ("*turnover*"), que refere-se à substituição de uma espécie por outra, e o aninhamento ("*nestedness*"), *i.e.*, quando a comunidade com

menor número de espécies é um subconjunto da comunidade mais rica (Baselga, 2010, 2012). A substituição espacial implica na substituição de algumas espécies por outras como consequência da ordenação ambiental ou espacial e restrições históricas (Qian et al., 2004; Baselga, 2010), enquanto o aninhamento reflete o resultado de um processo de perda de espécies não aleatório como consequência de qualquer fator que promove a desagregação ordenada das assembleias (Gaston & Blackburn, 2007; Baselga, 2010). Assim, a diferenciação destes dois componentes é importante para o entendimento das questões biogeográficas, ecológicas e de conservação (Baselga, 2010) e contribui para o entendimento da diversidade de espécies de cavernas (Pipan et al., 2018).

Estudos de comunidades subterrâneas vêm discutindo a contribuição da substituição de espécies na diversidade beta em diferentes escalas: gradientes de distribuição de espécies nas diferentes zonas das cavernas (entrada, penumbra e afótica), com a heterogeneidade espacial sendo explicada em relação ao microclima, disponibilidade de luz, histórico de invasões, entradas tróficas, competição, dentre outros (ver Mammola, 2019); substituição temporal de espécies (Bichuette et al., 2017), principalmente nas regiões próximas às entradas (Mammola et al., 2017; Mammola, 2019); e substituição de espécies troglóbias considerando-se comunidades de diferentes áreas cársticas (Cardoso, 2012; Fattorini et al., 2016; Pipan et al., 2018; Mammola, 2019), devido a migração altamente restrita dessas espécies entre as áreas (Gibert & Deharveng, 2002; Pipan et al., 2018).

Na margem esquerda da bacia hidrográfica do Ato Ribeira, estado de São Paulo, os principais afluentes atravessam afloramentos de calcário, formando várias microbacias semi-isoladas (Bichuette & Trajano, 2018). Algumas populações troglófilas ocorrem entre cavernas e as rotas epígeas de diferentes sub-bacias sem as restrições impostas pela descontinuidade do calcário (Fernandes et al., 2013). Entretanto, a maioria dos rios forma sistemas de cavernas, e quase todos eles têm suas próprias populações troglóbias e troglófilas (Trajano et al., 2016; Bichuette & Trajano, 2018).

Assim, os objetivos do presente estudo foram: (1) comparar a distribuição e a composição da comunidade aquática subterrânea em riachos de cavernas pertencentes às três sub-bacias do Alto Ribeira (rios Iporanga, Betari e Pilões), testando a hipótese de que as comunidades subterrâneas de diferentes cavernas diferem em relação às sub-bacias devido ao relativo isolamento entre estas; (2) verificar a distribuição da fauna em relação às diferentes características físicas e químicas e à heterogeneidade do habitat, testando a hipótese de que locais com maior fluxo e maior diversidade de substratos apresentam maiores valores de riqueza e abundância; e (3) verificar a contribuição dos componentes da diversidade beta (substituição e aninhamento) para a

dissimilaridade das comunidades de diferentes cavernas inseridas em uma mesma área cárstica, testando a hipótese de que a maior parte da diversidade beta entre as cavernas é explicada por substituição de espécies devido ao relativo isolamento entre as sub-bacias da área.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

O Parque Estadual do Alto Ribeira (PETAR) ($24^{\circ}27'36''$ S, $48^{\circ}36'0''$ O) está localizado nos municípios de Iporanga e Apiaí, estado de São Paulo (Figura 1A-C). Possui como fitofisionomia predominante a Mata Atlântica, com o desenvolvimento de Floresta Ombrófila Densa (Fundação Florestal, 2010). A região é caracterizada por um clima subquente, com amplitudes térmicas geralmente baixas (Nimer, 1977) e médias anuais entre 20 e 22°C (Karmann & Ferrari, 2002), e superúmido, sem estação seca definida, com precipitação anual total em torno de 1.500 mm e com precipitação no mês mais seco e frio (julho) maior que 30 mm (Bichuette & Trajano, 2018).

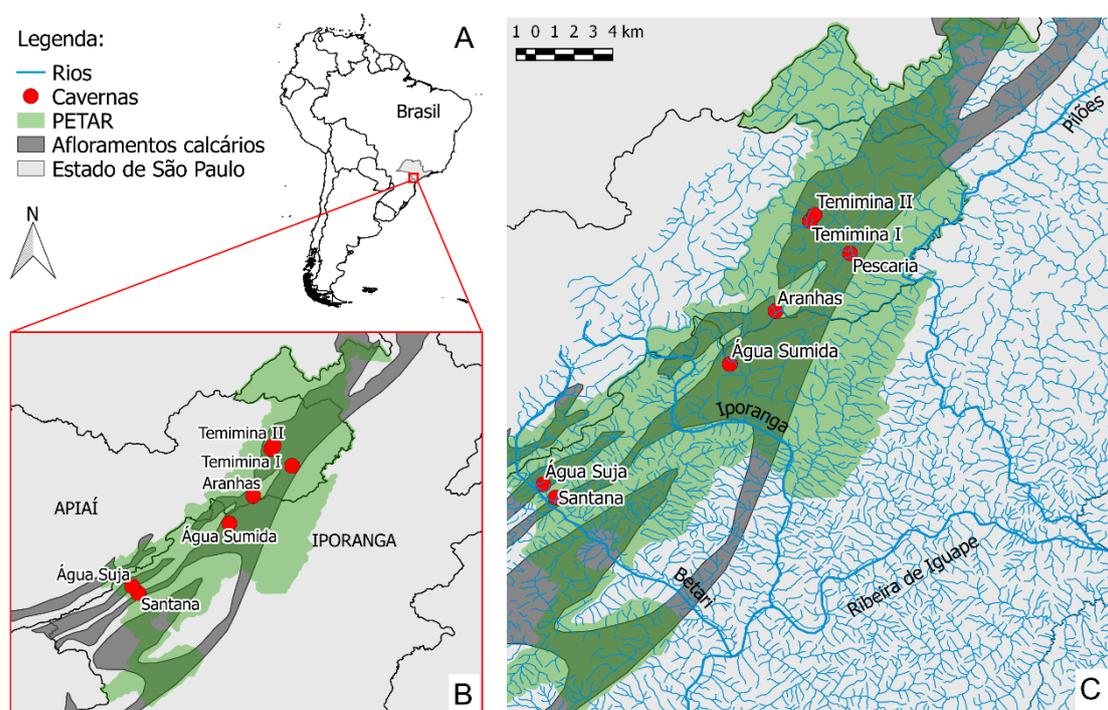


Figura 1: Localização da área de estudo. (A) América do Sul, Brasil e estado de São Paulo. (B) e (C) Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), limites dos municípios de Iporanga e Apiaí, rios da bacia do Alto Ribeira e localização das cavernas estudadas.

Geologicamente, a área cárstica do Alto Ribeira é caracterizada pela presença de rochas calcárias pertencentes ao Grupo Açungui compostas por rochas metassedimentares Pré-Cambrianas (Karmann & Sánchez, 1979). Possui quatro afloramentos calcários intercalados com rochas não solúveis com direções nordeste-sudoeste (NE-SW), que variam de 1 a 8 km de comprimento e que podem se estender até 20 km (Trajano, 1991) (Figura 1B-C). O PETAR possui 474 cavernas (Fundação Florestal, 2010), a maioria das quais representa trechos acessíveis de rotas de circulação da água subterrânea (orientação geral NE-SW), com padrão tipo convergente (*i.e.*, a água coletada por muitos sumidouros é drenada para poucas ressurgências) (Karmann & Ferrari, 2002).

O Rio Ribeira de Iguape percorre uma extensão total de 470 km (CBH-RB, 2019). Sua Bacia Hidrográfica nasce no Estado do Paraná e deságua no Oceano Atlântico no litoral sul do Estado de São Paulo (CBH-RB, 2019). O PETAR está localizado na margem esquerda do médio a alto curso do rio Ribeira, e é drenado pelas bacias hidrográficas dos rios Betari, Iporanga e Pilões (Karmann & Ferrari, 2002) (Figura 1B-C).

Apesar da implementação do PETAR entre os anos de 1987 e 1988, parte das cavernas, sistemas subterrâneos e bacias de captação, como as cabeceiras das sub-bacias dos rios Pilões e Iporanga e as nascentes do rio Betari, localizam-se fora dos limites do parque e, portanto, não estão protegidas (Karmann & Ferrari, 2002; Bichuette & Trajano, 2018). Além disso, a região do Parque apresenta contaminação de ambientes terrestres e aquáticos decorrentes de mineração (presença de metais pesados devido a minas abandonadas de chumbo, prata e ouro), além de agricultura (pesticidas) e assentamentos humanos (esgoto doméstico) (Moraes et al., 2002).

2.2. Amostragens

Realizamos as amostragens em sete (7) cavernas: Água Suja (24°31'26,5" S, 48°42'28,5" O), Santana (24°54'33,8" S, 48°59'22,6" O) (sub-bacia do Rio Betari), Aranhas (24°26'04,0 S, 48°35'20,0" O), Água Sumida (24°27'42,3" S, 48°36'44,1" O) (sub-bacia do Rio Iporanga), Pescaria (24°24'16,6" S, 48°33'02,5" O), Temimina I (24°23'16,5" S, 48°34'16,5" O) e Temimina II (24°23'04,2" S, 48°34'07,6" O) (24°23'04,2" S, 48°34'07,6" O) (sub-bacia do Rio Pilões) (Figura 1). As cavernas Temimina I e II foram cadastradas como cavernas distintas, entretanto, apenas uma claraboia separa as duas cavidades, formando um único sistema, portanto, neste estudo consideramos estas duas cavernas como "Gruta do Temimina". Todas as cavernas

estudadas possuem rios percorrem toda a extensão de seus condutos principais. A extensão (projeção horizontal) de cada caverna está disponível na Tabela 1.

A fauna foi coletada ao longo de cinco ocasiões de visitas (julho e novembro-dezembro/2017; abril e julho/2018; abril/2019). Entre novembro de 2018 e março de 2019 não foi possível realizar a atividade de campo devido às fortes chuvas na região.

Em cada caverna foram delimitadas 10 bases de 20 metros de comprimento cada uma, considerando-se o curso do rio (Apêndice Geral – Figuras 1 a 6). A singularidade e a acessibilidade dos locais também foram determinantes para a delimitação das bases. Em cada ocasião de visita, cinco bases em cada caverna foram sorteadas para realizar as amostragens. Em cada base foram realizadas amostragens durante 15 minutos pelo método de busca direta qualitativa (Weinstein & Slaney, 1995) e utilizando-se 10 *Surbers* de 900 cm² de área (malha de 250 µm). Alguns invertebrados (crustáceos decápodes e moluscos) foram anestesiados com cristais de benzocaína e posteriormente fixados em formalina 4% e preservados em etanol 70%, e os demais invertebrados foram fixados *in loco* em etanol 70%. Peixes foram anestesiados com cristais de benzocaína, fixados em formalina 10% e preservados em etanol 70%, seguindo os protocolos de bem-estar animal dispostos na Lei nº 11.794 de 8 de outubro de 2008 (Brasil, 2008). Para evitar eutanásia em excesso de espécimes, quando determinada espécie aparecia com frequência, seus indivíduos eram apenas contabilizados.

Para a coleta de zooplâncton nos riachos, duas bases em cada caverna em cada ocasião de amostragem foram sorteadas para a instalação de redes de plâncton com malha de 20 µm de espessura. Para cada amostra, o tempo de filtragem e volume de água filtrada variaram. Formalina 4% foi utilizada para preservação da fauna.

Em cada base foram determinadas a profundidade máxima do rio com o auxílio de um metro plástico (PVC) e a largura média do rio com auxílio de uma trena a laser (Leica Disto D2). A vazão (volume de água que passa em uma determinada seção do rio por unidade de tempo) foi mensurada a partir da fórmula $Q = A \cdot V$, onde Q corresponde à vazão, A à área (largura x profundidade do trecho) e V à velocidade. Para o cálculo da velocidade foi utilizado o tempo que um objeto flutuante (tubo cônico tipo falcon) utilizava para percorrer dois metros. Tais medidas foram repetidas três vezes. Os valores de condutividade elétrica, temperatura e pH foram mensurados utilizando um medidor digital de monitoramento de qualidade da água (Tri-Meter pH/Ec&Temp-983, RoHS). A caracterização dos substratos inorgânicos de acordo com o diâmetro da partícula seguiu o proposto por Cummins 1962 e Minshall 1984 (*apud* Allan & Castillo,

2007): argila (< 0,063 mm), areia (0,063 a 2 mm), cascalhos (2 a 16 mm), seixos (16 a 64 mm) e blocos de rocha (> 64 mm). Assim, a diversidade de substratos foi determinada visualmente de acordo com seus componentes (argila, areia, cascalhos, seixos, blocos de rocha, matéria orgânica vegetal e suas combinações possíveis) quando as coletas foram realizadas.

Identificamos os espécimes até o nível taxonômico menos inclusivo com auxílio de bibliografia especializada (Voigt, 1957; Wilson & Yeatman, 1959; McCafferty, 1983; Costa et al., 2006; Segers, 2008; Krantz & Walter, 2009; Mugnai et al., 2010; Segura et al., 2011; Rafael et al., 2012). Os gastrópodes do gênero *Potamolithus* (Hydrobiidae) foram identificados de acordo com Bichuette & Trajano (2018). A fim de se obter identificações mais precisas, o material foi também analisado por especialistas dos diferentes grupos taxonômicos registrados. Os espécimes foram depositados na coleção científica de fauna subterrânea do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) (Curador: ME Bichuette).

Alguns exemplares foram fotografados com uma câmera Leica DFC 295 acoplada a um estereomicroscópio Leica M205C com objetiva Planapo 1.0x. As figuras foram produzidas por meio de montagem de múltiplas fotos utilizando o software LAS (Leica Application Suite v. 3.7).

2.3. Análise de dados

Estimamos o volume de água filtrada para a coleta de zooplâncton por meio do cálculo $v = A.V.T$, onde v corresponde ao volume (m^3), A (m^2) é a área (no caso, a área da abertura da rede de plâncton), V ($m.s^{-1}$) a velocidade da água e T (s) o tempo de filtragem. Por meio da correlação de Pearson, verificamos a relação entre o esforço amostral e a riqueza e abundância dos táxons, como feito por Simões et al. (2013), pois os volumes amostrados em cada base variaram. A análise foi feita utilizando o programa R versão 3.6.2 (R Core Team, 2019).

Determinamos a riqueza e abundância de espécies total e para cada caverna.

2.3.1. Comunidades subterrâneas das diferentes sub-bacias do Alto Ribeira

Realizamos o escalonamento multidimensional não-métrico (*Nonmetric Multidimensional Scaling* – nMDS) (Kruskal, 1964), um método robusto de ordenação não restrita (Oksanen, 2004). Este método preserva as relações de ordenação entre objetos, ou seja, objetos dissimilares são plotados distantes no espaço de ordenação, e

objetos semelhantes próximos um do outro (Legendre & Legendre, 1998). Além disso, os dados não precisam seguir a distribuição gaussiana (Oksanen, 2004). Foi utilizada a distância de Bray-Curtis, que é reconhecida como uma boa medida de distância ecológica para abundância de espécies (Legendre & Anderson, 1999) e as transformações de padronização dupla de Wiscosin, como sugerido por Oksanen (2004). Utilizamos os pacotes *vegan* versão 2.5-6 (Oksanen et al., 2019) e *ggplot2* versão (Wickham, 2016) do programa R versão 3.6.2 (R Core Team, 2019).

Posteriormente, realizamos análises de variância multivariada não paramétrica (PERMANOVA) (Anderson, 2001) usando a distância de Bray-Curtis e 9999 permutações para verificar se a composição faunística difere entre as sub-bacias e entre as cavernas, seguido de análises par-a-par usando a distância de Bray-Curtis, correções de valores de *p* pelo método de Bonferroni e 9999 permutações. Foram utilizados os pacotes *vegan* versão 2.5-6 (Oksanen et al., 2019) e *pairwiseAdonis* versão 0.0.1 (Martinez, 2019) do programa R versão 3.6.2 (R Core Team, 2019).

2.3.2. Distribuição da fauna em relação às características abióticas

A análise de correspondência canônica (*Canonical Correspondence Analysis* - CCA) (Legendre & Legendre, 1998), uma técnica multivariada que explicita separação de nicho ao longo de gradientes ambientais, foi utilizada para se verificar como as variáveis físicas, químicas e de heterogeneidade do habitat influenciam a distribuição da fauna. As variáveis utilizadas foram vazão ($Q - m^3.s^{-1}$) como uma medida de fluxo, condutividade elétrica ($CE - mS.cm^{-1}$), temperatura ($T - ^\circ C$), pH e substrato. Para os dados de substratos, consideramos a diversidade de substratos em cada base como uma medida de heterogeneidade ambiental. Os dados das variáveis abióticas foram normalizados para a realização da análise.

Posteriormente, foi feito um teste de significância por meio das permutações de Monte Carlo (Hope, 1968). As análises foram realizadas utilizando o pacote *vegan* versão 2.5-6 (Oksanen et al., 2019) do programa R versão 3.6.2 (R Core Team, 2019).

2.3.3. Partição da diversidade beta (substituição e aninhamento)

A diversidade beta entre múltiplos sítios, *i.e.*, a dissimilaridade de Sørensen (β_{SOR}) entre as cavernas, foi decomposta em dissimilaridade de Simpson (β_{SIM} , que descreve a substituição de espécies entre comunidades) e no componente de aninhamento resultante de dissimilaridade (β_{SNE} - trata-se da diferença entre β_{SOR} e β_{SIM})

(ver Baselga, 2010).

De maneira similar, a diversidade beta entre cada par de cavernas foi decomposta, de acordo com (Baselga, 2012), em:

$$\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{sen} = (b+c) / (2a + b + c) = [b/(b + a)] + [c - b]/(2a + b + c)[a/(b + a)]$$

onde β_{sor} é a dissimilaridade de Sørensen (dissimilaridade total entre as comunidades); β_{sim} é a dissimilaridade de Simpson (=substituição); β_{sne} é o componente de aninhamento resultante de dissimilaridade; a é o número de espécies compartilhadas; b é o número de espécies únicas do sítio mais pobre; e c o número de espécies únicas do sítio mais rico. Para isso, utilizamos o pacote betapart (Baselga et al., 2018) do programa R versão 3.6.2 (R Core Team, 2019), como feito por Pipan et al. (2018).

3. Resultados

Em média foram filtrados 51,5 m³ de água por base de amostragem para coleta de zooplâncton (Tabela 1). De acordo com a correlação de Pearson, não há correlação linear entre o volume de água filtrado e os valores de riqueza ($R^2 = 0,0009$) e abundância ($R^2 = 0,0002$) de táxons registrados em cada base de amostragem, ou seja, o volume de água filtrada não influenciou o número de espécies e de indivíduos.

Tabela 1: Projeção horizontal (extensão) das cavernas; volume total de água filtrada nos rios para coleta de zooplâncton e valores médios e seus respectivos desvios-padrão para as variáveis abióticas mensuradas em cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil. Legenda: Proj. Horiz. = projeção horizontal, Cav = Cavernas, CS = Santana, SU = Água Suja, AS = Água Sumida, AR = Aranhas, PE = Pescaria, TE = Temimina.

Cav.	Proj. Horiz. (m)	Volume (m ³)	Vazão (m ³ .s ⁻¹)	Condutividade (mS.cm ⁻¹)	Temperatura (°C)	pH	Substrato (diversidade)
CS	8.540	651,79	0,37 ± 0,20	0,19 ± 0,01	18,94 ± 0,24	7,45 ± 0,26	3,10 ± 1,22
SU	2.985	610,84	0,24 ± 0,12	0,12 ± 0,02	18,57 ± 0,20	7,61 ± 0,29	4,70 ± 1,19
AS	298	566,30	0,65 ± 0,46	0,14 ± 0,01	18,93 ± 0,81	7,75 ± 0,33	4,70 ± 1,10
AR	210	477,38	0,07 ± 0,04	0,03 ± 0,01	16,77 ± 0,99	6,72 ± 0,48	5,90 ± 1,76
PE	2.780	397,86	0,37 ± 0,20	0,14 ± 0,01	18,87 ± 0,57	7,51 ± 0,36	3,40 ± 1,36
TE	2.021 ¹	388,67	0,70 ± 0,29	0,05 ± 0,01	17,95 ± 0,79	7,26 ± 0,32	5,50 ± 1,63
Total	-	3092,84	0,40 ± 0,33	0,11 ± 0,05	18,33 ± 1,02	7,38 ± 0,47	4,55 ± 1,72

¹As projeções horizontais das cavernas Temimina I (52 m) e Temimina II (1.969 m) foram somadas.

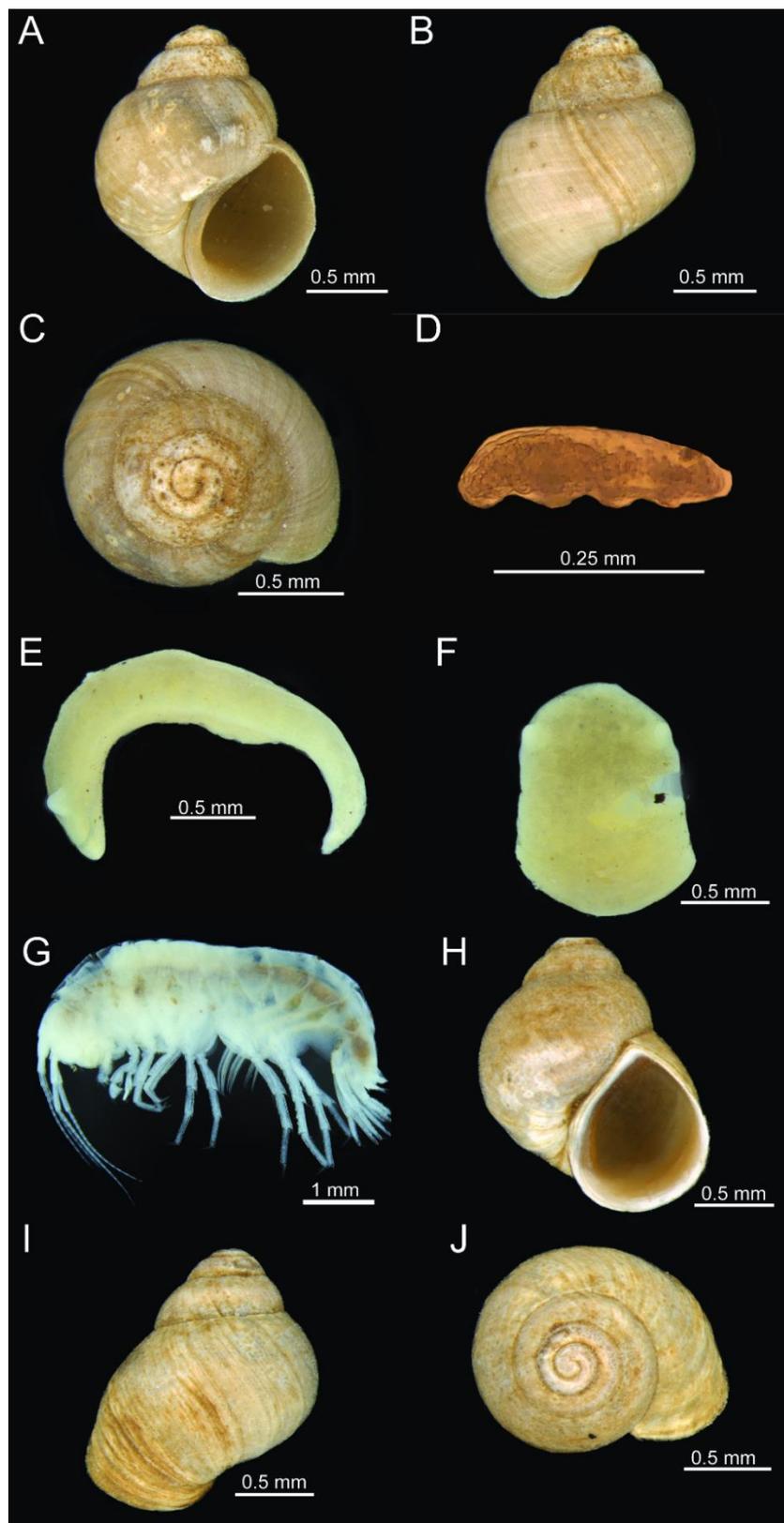


Figura 2: Espécies que ocorreram exclusivamente na Gruta da Água Suja: (A) vista da abertura, (B) vista dorsal e (C) vista apical de *Potamolithus* sp. 4 (Gastropoda: Hydrobiidae), (D) Tradigrada sp.; e na Caverna Santana: (E) vista lateral, (F) vista dorsal *Girardia* sp. n. 1 (Turbellaria: Tricladida), (G) *Hyaella* sp. n. 8 (Amphipoda: Hyaellidae), (H) vista da abertura, (I) vista dorsal e (J) vista apical de *Potamolithus* sp. 5, sub-bacia do Rio Betari, no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil. Fotografias: LBR Fernandes; Edição: JS Gallo.

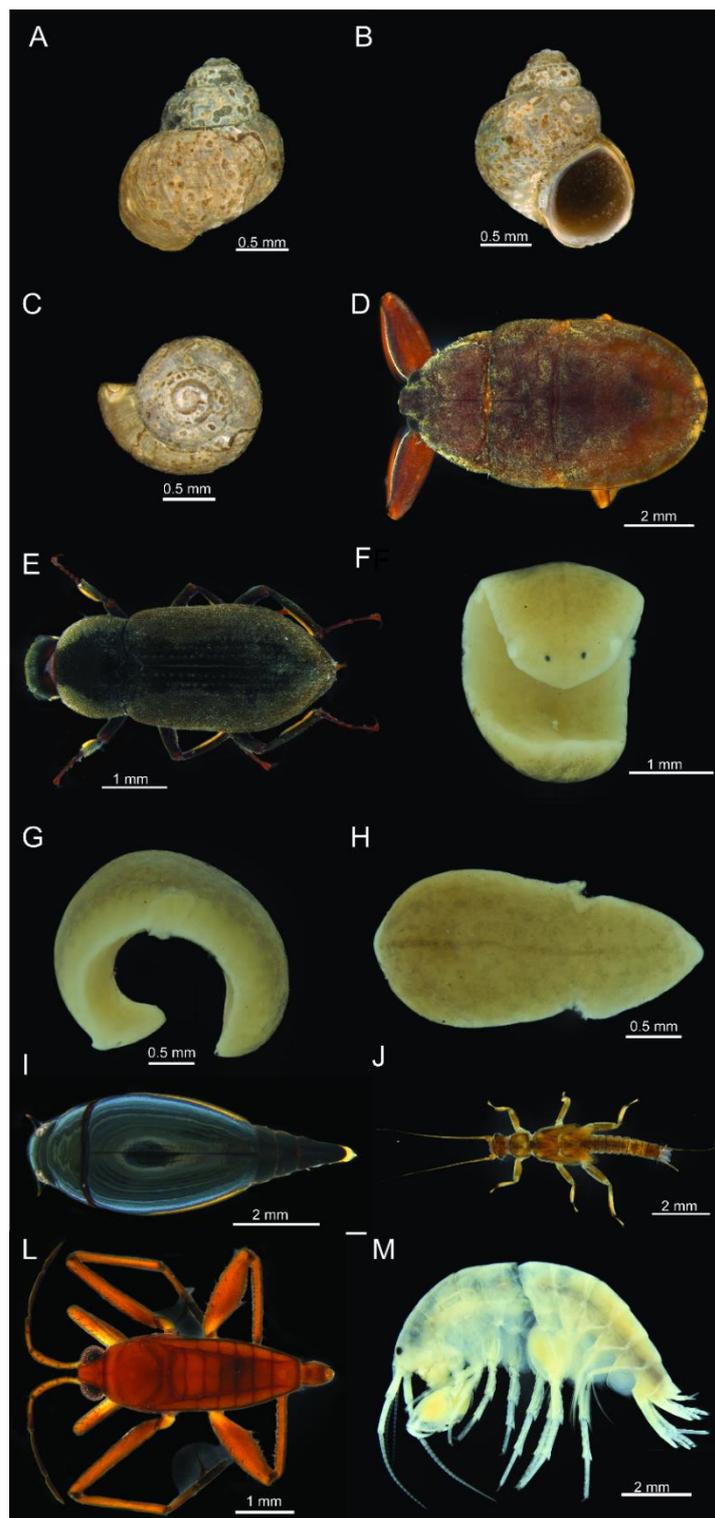


Figura 3: Espécies que ocorreram exclusivamente na Gruta da Água Sumida: (A) vista da abertura, (B) vista dorsal e (C) vista apical de *Potamolithus* sp. 6 (Gastropoda: Hydrobiidae), (D) Naucoridae sp., (Hemiptera), (E) Dryopidae sp. 3 (Coleoptera); e na Gruta das Aranhas: (F) vista dorsal, (G) vista lateral de um espécime de *Girardia* sp. 5 (Turbellaria: Tricladida), (H) vista dorsal de outro espécime de *Girardia* sp. 5 mostrando a variação de tamanho de ocelos, (I) *Gyretes* sp. (Coleoptera), (J) *Paragrypopterix* sp. 1 (Plecoptera: Gripopterygidae), (L) Veliidade sp. 1 (Hemiptera), (M) A espécie *Hyalella* sp. n. 1 (Amphipoda: Hyalellidae) ocorreu na Gruta da Água Sumida e na Gruta das Aranhas, sub-bacia do Rio Iporanga, no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil. Fotografias: LBR Fernandes; Edição: JS Gallo.

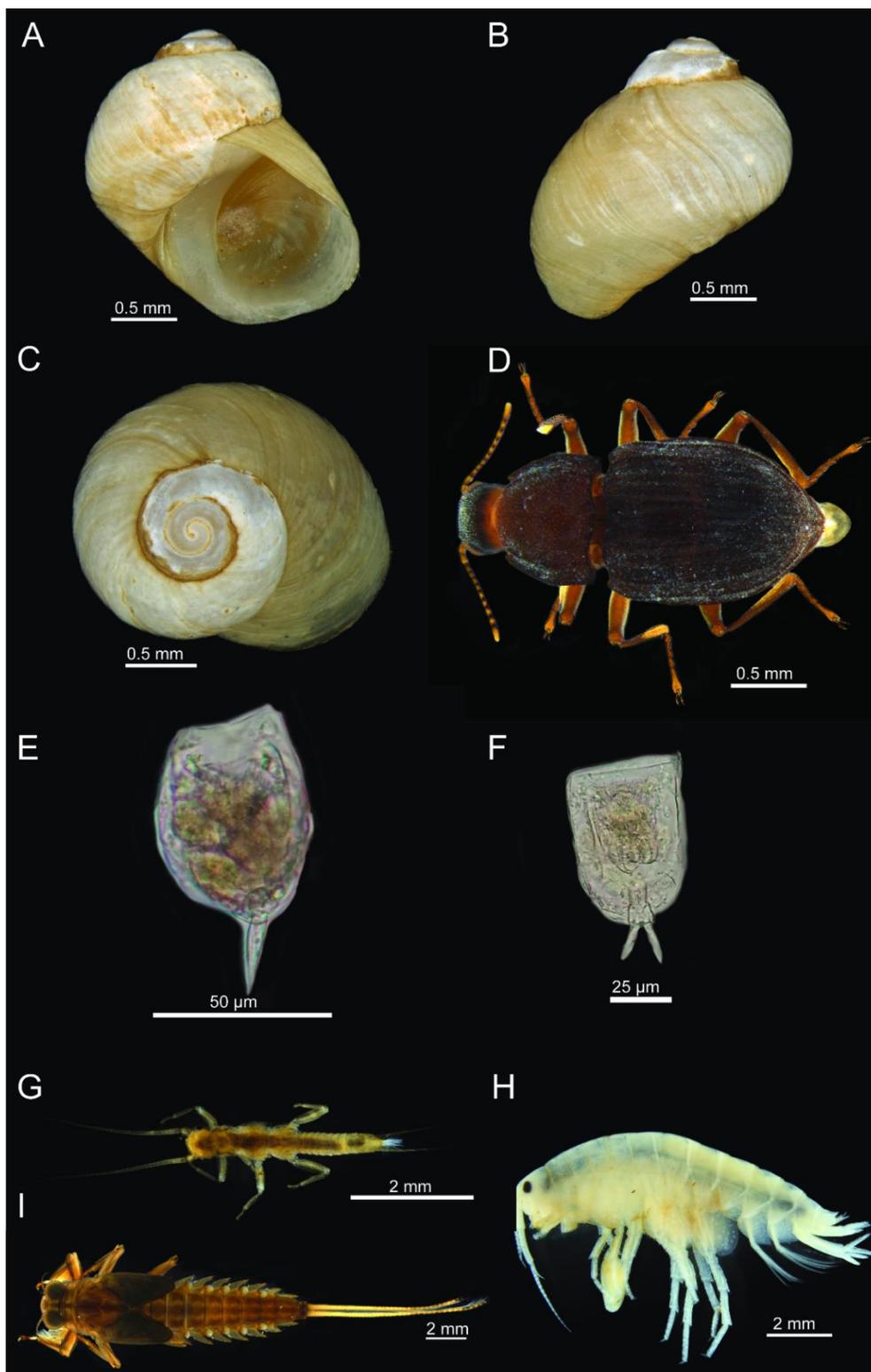


Figura 4: Espécies que ocorreram exclusivamente na Gruta da Pescaria: (A) vista da abertura, (B) vista dorsal e (C) vista apical de *Potamolithus* sp. 9 (Gastropoda: Hydrobiidae), (D) *Xenelmis* sp. 2 (Coleoptera: Elmidae), (E) *Lecane* aff. *arcuata* (Eurotatoria: Lecanidae), (F) *Lecane* aff. *flexilis* (Eurotatoria: Lecanidae); e na Gruta da Temimina: (G) *Tupiperla* sp. (Plecoptera: Gripopterygidae), (H) *Hyaella* sp. n. 2 (Amphipoda: Hyaellidae), (I), *Grypopteryx* sp. (Plecoptera: Gripopterygidae), sub-bacia do Rio Iporanga, no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil. Fotografias: LBR Fernandes; Edição: JS Gallo.

Registramos um total de 134 espécies, das quais três foram classificadas como troglomórficas (possivelmente troglóbias), uma como troglóbia, 79 como troglófilas, duas como acidentais e 49 com classificação incerta (Apêndice - Tabela). A caverna que apresentou maior riqueza foi a Água Sumida (67 espécies), seguido da Aranhas (52) e Temimina (49), Água Suja (38), Pescaria (34) e Santana (18) (Apêndice - Tabela). Ainda, das 134 espécies, 68 ocorreram em uma única caverna: seis na Santana, oito na Água Suja, 12 na Temimina, nove na Pescaria, 18 na Água Sumida e 15 na Aranhas (Apêndice - Tabela). Por exemplo, as quatro espécies de *Potamolithus* (Gastropoda: Hydrobiidae) não co-ocorrem em cavernas distintas; das três espécies de *Hyalella* (Amphipoda: Hyalellidae) - todas possíveis espécies novas (Penoni, L., com. pess., 2020) – uma ocorreu nas cavernas Aranhas e Água Sumida (sub-bacia Iporanga), enquanto uma ocorreu apenas na Santana e outra na Temimina; e das cinco espécies de *Girardia* (Tricladida: Dugesiidae), duas ocorreram exclusivamente na Caverna Santana e duas exclusivamente na Gruta das Aranhas (Figuras 2, 3 e 4; Apêndice - Tabela).

Em relação à abundância, registramos um total de 3.567 indivíduos (1.743 coletados e 1.824 avistados). *Potamolithus* foi o táxon mais bem representado (1.617 indivíduos). A Gruta da Pescaria apresentou maior número de indivíduos (1.067), seguido da Temimina (792), Santana (506), Água Sumida (479), Água Suja (446) e Aranhas (277) (Apêndice – Tabela).

3.3.1. Comunidades subterrâneas das diferentes sub-bacias do Alto Ribeira

O escalonamento multidimensional não-métrico (duas dimensões) apresentou uma ordenação razoável (estresse = 0,1635). De acordo com o diagrama de ordenação, é possível visualizar o agrupamento das cavernas inseridas na sub-bacia do Betari diferindo das sub-bacias do Iporanga e dos Pilões. Estas, por sua vez, sobrepuseram-se em virtude da Gruta da Água Sumida (Figura 5).

Os polígonos de cada sub-bacia indicam que a composição diferiu entre as sub-bacias (Figura 5), como evidenciado pela PERMANOVA ($R^2 = 0,28176$, $p = 0,0001$); e confirmado pela análise par-a-par ($p_{adj} = 0,003$ entre cada par de sub-bacias). Da mesma maneira, a composição diferiu entre as cavernas ($R^2 = 0,63818$, $p = 0,0001$); o que foi confirmada pela análise par-a-par ($p_{adj}=0,015$ entre cada par de cavernas).

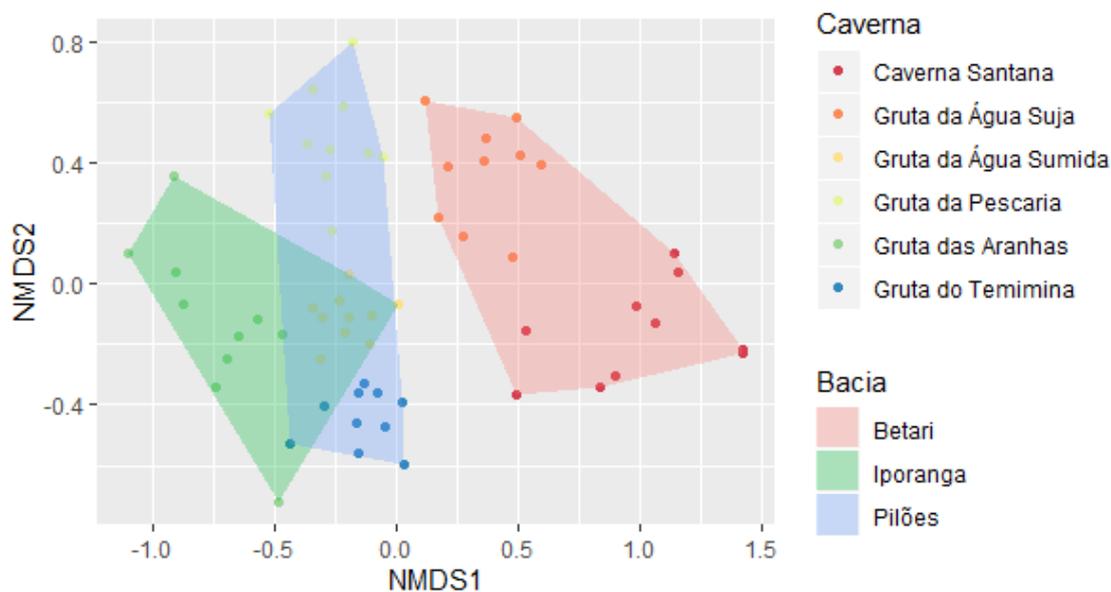


Figura 5: Diagrama da Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (nMDS) considerando as comunidades de cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil, inseridas nas diferentes sub-bacias do Alto Ribeira.

3.3.2. Distribuição da fauna em relação às características abióticas

Foram identificados 24 tipos de substratos (argila, areia, cascalhos, seixos, blocos de rocha, matéria orgânica vegetal e suas combinações possíveis, e.g., areia e cascalhos; areia, blocos de rocha e matéria orgânica; etc). Os valores médios e desvios-padrão das variáveis abióticas mensuradas para cada caverna estão na Tabela 1.

Os autovalores dos dois primeiros eixos da CCA foram de 0,77 e 0,29, respectivamente, e juntos explicam 70,36% da variação dos dados (eixo 1 = 50,90% e eixo 2 = 19,46%). Os escores indicaram que as variáveis condutividade e o substrato são mais explicadas pelo eixo 1 (0,96 e -0,63, respectivamente), enquanto a vazão, temperatura e pH são mais explicadas pelo eixo 2 (-0,71, -0,71 e -0,50, respectivamente), e que a correlação entre as espécies e as variáveis abióticas é forte (eixo 1 = 0,94 e eixo 2 = 0,73). De acordo com o teste de significância de Monte Carlo, há relação entre a distribuição das espécies e as variáveis testadas ($p = 0,001$). Para cada variável abiótica testada, esta relação também foi significativa ($p = 0,0009$), sendo que a condutividade explicou a maior parte da variação dos dados ($r^2 = 0,8646$), seguido da temperatura ($r^2 = 0,5297$), vazão ($r^2 = 0,3890$), diversidade de substrato ($r^2 = 0,3638$) e pH ($r^2 = 0,2297$).

O diagrama de ordenação das variáveis abióticas em relação às bases de amostragens de cada caverna indica que os valores das variáveis abióticas são semelhantes nas cavernas Pescaria e Água Suja (Figura 6A) e as cavernas Água

Sumida e Temimina estão associadas à maiores valores de vazão (Figura 6A). As cavernas Temimina e Aranhas apresentaram maior diversidade de substratos em suas bases (Figura 6A). A Caverna Santana apresentou maiores valores de condutividade e menor diversidade de substratos (Figura 6A).

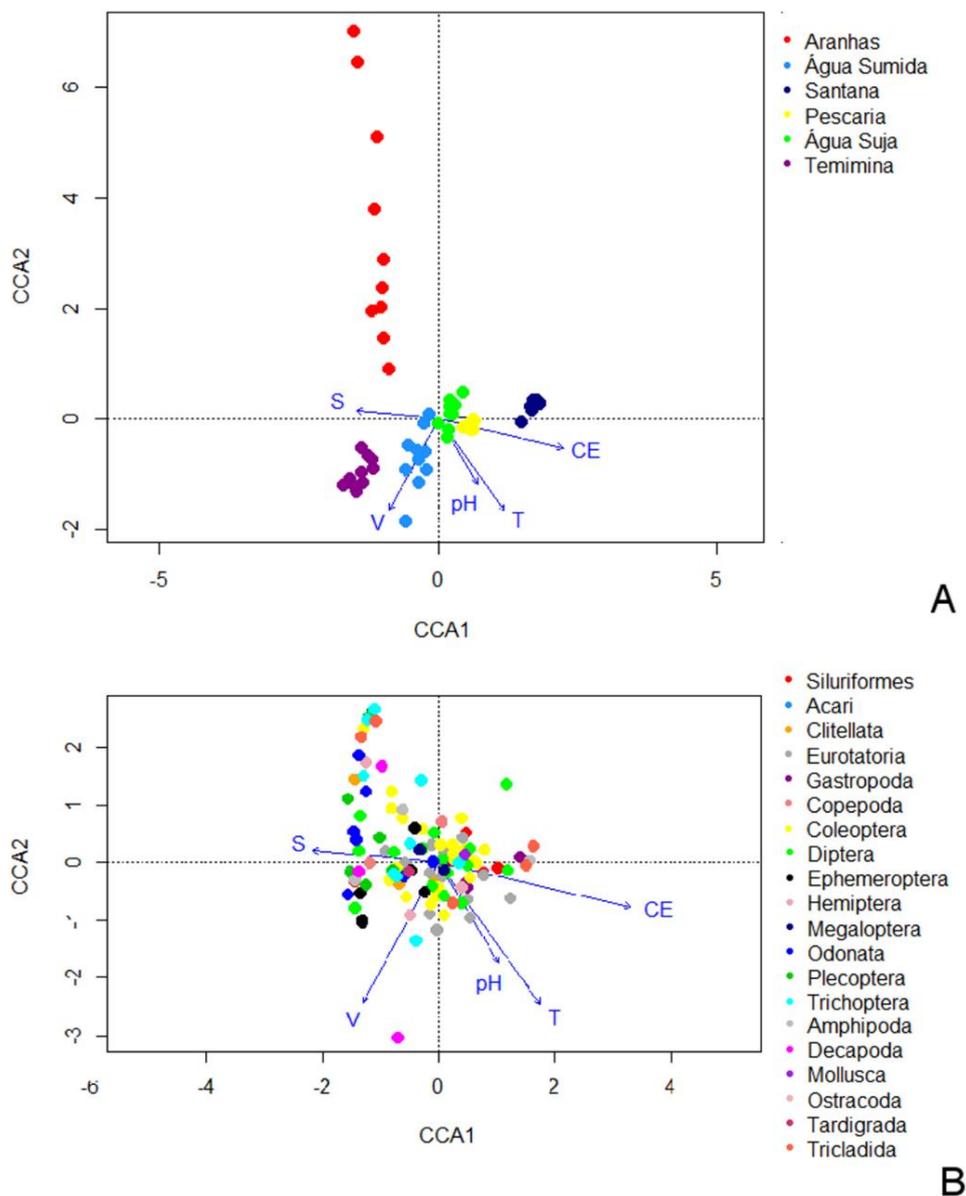


Figura 6: Diagramas da Análise de Correspondência Canônica (CCA) para as variáveis abióticas em relação (A) às bases de amostragens e (B) às espécies registradas em cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil. Legenda: variáveis abióticas: T=Temperatura, pH, CE = condutividade, S = substrato, V = vazão.

O diagrama de ordenação das variáveis abióticas em relação às espécies indica que, uma vez que os pontos se concentram próximos ao centro do diagrama, a maioria

das espécies está associada a valores moderados de vazão, temperatura e pH (Figura 6B). Além disso, as espécies estão associadas positivamente aos locais com maior diversidade de substratos e menores valores de condutividade (Figura 6B). Plecoptera, Odonata e Trichoptera foram registrados principalmente em locais com maior vazão e maior diversidade de substratos, enquanto Gastropoda e Tricladida em locais com menor diversidade de substratos e valores moderados de condutividade (Figura 6B).

3.3.3. Partição da diversidade beta (substituição e aninhamento)

Quando considerada a composição de espécies, verificamos uma grande dissimilaridade entre as cavernas ($\beta_{SOR} = 0.77$), a qual a maior parte foi explicada pela substituição de espécies ($\beta_{SIM} = 0.68$) (88,3%) e uma pequena parte pelo aninhamento ($\beta_{SNE} = 0.09$) (11,7%).

Considerando-se cada par de cavernas, a substituição explicou a maior parte da diversidade beta (Figura 7A-C). Os valores de dissimilaridade total (β_{SOR}) e a contribuição da substituição (β_{SIM}) e do aninhamento (β_{SEN}) para a diversidade beta estão na Figura 7A-C. Em relação à dissimilaridade total (β_{SOR}) a caverna Santana apresentou composição mais distinta, e diferiu mais das cavernas Aranhas, Água Sumida, Temimina e Pescaria, e foi menos dissimilar considerando-se a Água Suja. As cavernas que foram menos dissimilares são Água Sumida, Aranhas e Temimina (Figura 7A). Considerando-se a substituição (β_{SIM}), a Caverna Santana também apresentou os maiores valores de dissimilaridade em relação às cavernas Aranhas e Pescaria (Figura 7B). A dissimilaridade devido ao aninhamento (β_{SNE}) pouco contribuiu para a diferença da composição entre as cavernas (Figura 7C).

4. Discussão

A diferença na composição da fauna aquática subterrânea localizada na diferentes sub-bacias dos rios Betari, Iporanga e Pilões, é pouco explicada pela identidade destas. Tal diferenciação deve-se às diferenças na composição entre as cavernas, uma vez que ocorreram táxons exclusivos em cada uma delas, ou seja, os rios que fluem através de cavernas do vale do Alto Ribeira possuem populações próprias, corroborando com Trajano et al. (2016).

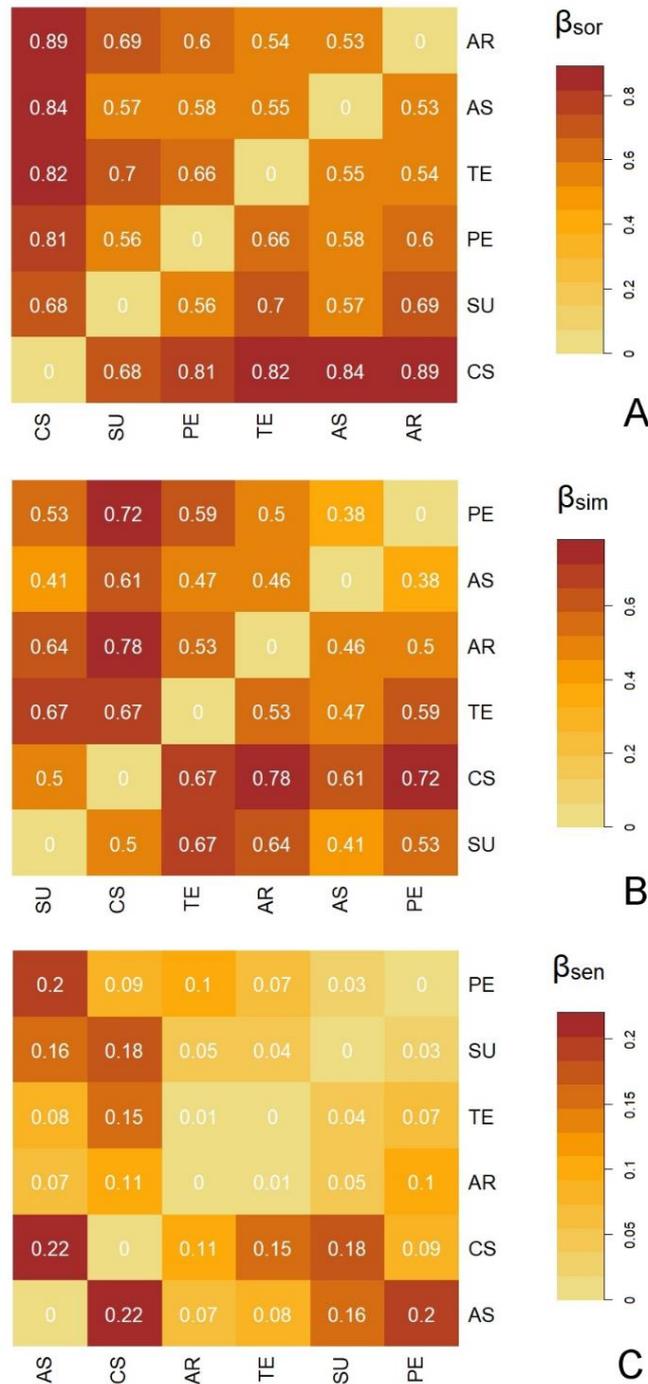


Figura 7: Partição da diversidade beta (composição de espécies) entre cada par de cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo. (A) Dissimilaridade total (β_{sor}); (B) dissimilaridade por substituição (β_{sim}) e (C) dissimilaridade por aninhamento (β_{sne}). Legenda cavernas: CS = Santana, SU = Água Suja, AS = Água Sumida, AR = Aranhas, PE = Pescaria, TE = Água Sumida.

Em relação aos gradientes ambientais, as cavernas Água Sumida (Iporanga) e Temimina (Pilões) foram similares, apresentando maiores valores de vazão e elevada riqueza de espécies. A vazão influencia no transporte de recursos energéticos para a

fauna e, portanto, o aumento do fluxo de água pode levar ao aumento da riqueza de táxons (Allan & Castillo, 2007). Além disso, locais com fluxo contínuo contribuem para a oxigenação da água, influenciando a ocorrência da fauna de acordo com características ecológicas de cada espécie, como grupos funcionais de alimentação e demanda de oxigênio (Collier, 1994; Pellegrini et al., 2018).

As cavernas Temimina (Pilões) e Aranhas (Iporanga) apresentaram relação positiva entre o número de espécies e a diversidade de substratos. Locais com maior diversidade de substratos possuem maior heterogeneidade ambiental, oferecendo diferentes microhabitats, abrigos, recursos alimentares (como aqueles com matéria orgânica vegetal acumulada, que são uma importante fonte de nutrientes em habitats subterrâneos), onde diversos grupos de insetos conseguem se estabelecer (Palmer et al., 2010; Pellegrini et al., 2018), tais como Plecoptera, Trichoptera e Odonata.

Gastrópodes do gênero *Potamolithus* e vermes de vida livre, como as planárias (Tricladida) foram encontrados sob blocos de rochas e principalmente em locais com condutividade elétrica moderada e baixa a moderada correnteza. Para *Potamolithus* Bichuette & Trajano (2003) observaram que a distribuição espacial destes gastrópodes é limitada por algumas condições ambientais; estes não são encontrados em locais com correntes fortes ou desprovidos de substratos para fixação (como rochas). As condições ambientais nas quais registramos os *Potamolithus* corroboram o observado por Bichuette & Trajano (2003). Ainda, a presença de abrigos, como blocos de rocha, também é importante na determinação da riqueza de invertebrados aquáticos, pois fornecem uma área de superfície maior para a colonização e refúgio (Palmer et al., 2010). Isto também foi observado em cavernas quartzíticas de Minas Gerais, onde a rocha matriz exposta consistia na maior parte do substrato e, portanto, a presença de abrigos foi um fator chave para a ocorrência de insetos aquáticos (Pellegrini et al., 2018).

Nas cavernas do PETAR estudadas, com exceção da Santana, a maioria dos táxons estava relacionada a menores valores de condutividade elétrica, ao contrário do observado em cavernas calcárias de Goiás (Simões et al., 2013). A Caverna Santana apresentou valores maiores de condutividade e menor riqueza de espécies. Esta caverna possui maior extensão quando comparada às outras cavernas estudadas e, conseqüentemente, o rio que percorre seu interior permanece mais tempo em contato com o calcário. Como valores maiores de condutividade e pH podem ser devido ao processo de dissolução do calcário que fornece íons cálcio à água (Gillieson, 2009; Taylor & Ferreira, 2012), a maior extensão da Caverna Santana explica os valores de condutividade observados. Portanto, a extensão das cavernas pode influenciar nas variáveis físico e químicas de seus rios, as quais, por sua vez, influenciam na

distribuição de fauna.

Dessa maneira, observamos que diferentes conjuntos de variáveis físicas e químicas influenciaram as comunidades de diferentes cavernas do PETAR. No estudo de Pellegrini et al. (2018), a comunidade de cada caverna também foi influenciada por um conjunto único de fatores físicos e químicos. Isso evidencia que a ocorrência da fauna em microhabitats específicos depende das características ecológicas de cada espécie (Collier, 1994), e que diferentes variáveis abióticas contribuem para as diferenças faunísticas entre as cavernas.

Considerando-se toda a comunidade aquática (troglóbios e não troglóbios), a substituição é o principal componente da diversidade beta nas cavernas estudadas do PETAR. A maior parte da diversidade beta também foi explicada pelo componente de substituição em estudo realizado com comunidades de copépodes presentes no epicarste de áreas cársticas na Eslovênia (Pipan et al., 2018). Entretanto, diferente do que observamos, quando consideradas escalas entre gotejamentos e entre cavernas o componente de aninhamento teve uma contribuição significativa, pois poucos gotejamentos ricos determinaram amplamente a diversidade de espécies (Pipan et al., 2018).

Nosso estudo difere do observado por Fattorini et al. (2016) para comunidades subterrâneas de copépodes em nascentes de águas de diferentes áreas cársticas na Itália. Estes autores observaram que a substituição foi o principal componente da diversidade beta quando consideradas somente as espécies troglóbias, e o aninhamento foi o principal componente para espécies não troglóbias.

Padrões de substituição espacial sugerem a existência de qualquer barreira ou diferenciação seletiva entre as faunas (Baselga, 2010). Fattorini et al. (2016) discutiram que espécies troglóbias possuem distribuições restritas devido à fatores históricos (sobreviventes de linhagens antigas que se extinguiram em corpos d'água de superfície) ou como resultado da fragmentação de uma distribuição original mais ampla.

Modelos paleoclimáticos propostos para área cárstica do Alto Ribeira têm sido utilizados para explicar a diversidade de troglóbios na região (Trajano & Britski, 1992; Trajano, 1995; Fernandes et al., 2013; Bichuette & Trajano, 2018). De acordo com tais modelos, as fases interglaciais seriam tempos de colonização de cavernas e estabelecimento de populações troglófilas, alternando com as fases glaciais secas, quando as florestas seriam substituídas por vegetação aberta e a drenagem epígea seria interrompida, isolando essas populações troglófilas no ambiente subterrâneo (Trajano & Britski, 1992; Trajano, 1995).

A geologia da área onde as cavernas estão inseridas também influencia na diversidade de suas comunidades se a colonização ou dispersão em rotas subterrâneas é facilitada (Barr, 1967; Dole-Olivier et al., 2009a). No PETAR, rochas insolúveis, como filitos, são intercaladas com afloramentos de calcário (Karmann & Sánchez, 1979), provavelmente representam barreiras e limitam a dispersão subterrânea. Essas barreiras podem facilitar o processo de isolamento e especiação, como observados para espécies troglóbias dos caranguejos *Aegla* e dos gastrópodes *Potamolithus* que ocorrem na região (Fernandes et al., 2013; Bichuette & Trajano, 2018), e levar a um número maior de espécies endêmicas com faixas de distribuição limitadas (Barr, 1967; Barr & Holsinger, 1985; Fernandes et al., 2013). Isto também poderia explicar a distribuição restrita de outras espécies troglóbias encontradas nas cavernas estudadas (e.g., *Hyaella* sp. n. 8 e *Girardia* sp. n. 1).

Além da hidrogeologia, a capacidade limitada de dispersão consiste em outro fator que pode contribuir para a distribuição restrita de espécies (Bichuette & Trajano, 2018). Por exemplo, o pequeno tamanho e a lenta locomoção de *Potamolithus* troglóbios e troglófilos da região do Alto Ribeira favorece o isolamento em áreas confinadas (Bichuette & Trajano, 2018). As distribuições restritas desses gastrópodes a microbacias e/ou cavernas (Bichuette & Trajano, 2003, 2018) também podem ser explicadas pelas preferências de habitats (ver discussão acima sobre variáveis ambientais).

Já espécies troglófilas com maior capacidade de dispersão podem acessar diferentes afloramentos calcários por rotas epígeas e/ou podem estar distribuídas em cavernas inseridas em diferentes sub-bacias, como observado para a *Aegla schimitti* (Fernandes et al., 2013), a qual foi encontrada em diferentes cavernas em nosso estudo. Ainda, de acordo com Fattorini et al. (2016), espécies não troglóbias mostram padrões de distribuição influenciados principalmente por restrições ecológicas no tempo presente.

A distribuição em mosaico de diferentes estados de caracteres nas diferentes espécies de troglóbias e troglófilas de *Potamolithus* observados por Bichuette & Trajano (2018), aliada ao alto grau de fragmentação de habitats, fornece evidências de uma origem independente dessas espécies a partir de um ou mais ancestrais epígeos desconhecidos que vivem em alguns dos principais afluentes do Alto Ribeira. De acordo com as autoras, essas populações ancestrais teriam colonizado as microbacias a montante e possivelmente isoladas em cabeceiras epígeas durante as fases secas dos ciclos paleoclimáticos, originando algumas espécies troglófilas que estabeleceram populações nos habitats subterrâneos e, posteriormente teve o isolamento neste meio seguido de especiação dos troglóbios (Bichuette & Trajano, 2018).

Dessa maneira, as populações troglófilas que registramos podem ter colonizado os rios a montante, e espécies com baixa capacidade de dispersão não são capazes de acessar outros rios de outras sub-bacias. Tais fatores aliados às preferências e tolerâncias ambientais de cada táxon explicariam a elevada contribuição do componente de substituição na diversidade beta. Assim, a distribuição restrita observada para os *Potamolithus* troglóbios e troglófilos parece refletir a distribuição das comunidades nas cavernas do PETAR. No caso das espécies de classificação incerta, a maioria das quais o juvenil é aquático e os adultos são terrestres alados, e táxons com maior capacidade de dispersão, é provável que as restrições à determinadas cavernas devam-se a condições abióticas específicas e preferência por habitat, ou seja, a fatores ecológicos locais e atuais (Fattorini et al., 2016).

Os esforços de conservação em comunidades que apresentam grande contribuição do componente de substituição na sua diversidade beta devem ser dedicados a vários locais (no caso, cavernas), não necessariamente os mais ricos (Baselga, 2010). Além da área cárstica do Alto Ribeira ser considerada uma área de alta diversidade de troglóbios (Trajano et al., 2016), as cavernas do PETAR possuem comunidades altamente dissimilares, e a ocorrência de impacto em uma caverna poderia levar a uma grande perda de biodiversidade.

A proteção da fauna subterrânea depende de diversas ações além da manutenção das cavernas em unidades de conservação, como o manejo e monitoramento da fauna. Esforços também devem ser feitos para proteger toda a área de influência das cavernas, como regiões de recargas de drenagens (Trajano et al., 2012). Tais medidas são urgentes, pois as bacias de captação e parte de sistemas subterrâneos localizam-se fora dos limites do PETAR (Karmann & Ferrari, 2002) e a poluição em ambientes aquáticos e terrestres já foi identificada na região (Moraes et al., 2002). Entretanto, tais ações ainda não foram devidamente implementadas, uma vez que o Plano de Manejo Espeleológico do parque, realizado entre os anos de 2008 e 2009 (Fundação Florestal, 2010), foi aprovado somente em 2018 com a publicação da Resolução nº 57 da Secretaria do Meio Ambiente do Estado, a qual estabelece as normas e diretrizes das zonas internas e de amortecimento do parque (São Paulo, 2018).

5. Conclusão

Comunidades aquáticas subterrâneas podem apresentar muitas espécies

endêmicas e/ou com distribuição restrita, mesmo em cavernas presentes em uma mesma sub-bacia. Além disso, comunidades de diferentes cavernas podem ser influenciadas por diferentes variáveis físicas e químicas, pois a ocorrência da fauna em microhabitats específicos depende de características ecológicas de cada espécie.

A dissimilaridade entre as comunidades das cavernas do PETAR deveu-se principalmente à substituição espacial de espécies. Esta é influenciada por fatores ecológicos (*e.g.*, capacidade de dispersão, preferência de habitat, tolerância às condições ambientais), hidrogeológicos (*e.g.*, barreiras de dispersão, isolamento entre as sub-bacias) e históricos (*e.g.*, colonização), quando consideradas espécies troglóbias e não troglóbias. No caso de espécies troglóbias, a substituição espacial também é influenciada por eventos paleoclimáticos. Assim, a alta dissimilaridade observada entre as cavernas estudadas mostra que suas comunidades são singulares e esforços de conservação devem ser realizados para sua efetiva proteção.

6. Agradecimentos

Somos gratas aos guias (Jurandir A dos Santos, Gastão A Conceição, Ozeas Ferreira, João Paulo S Almeida, Joilson S Barbosa) e aos que auxiliaram em campo (BGO do Monte, CS Fernandes, CM Borges, DM von Schimonsky, G Damasceno, JE Gallão, JS Gallo, MP Bolfarini); aos gestores (Rodrigo JS Aguiar e Juliana Conrado) e funcionários do PETAR e a Fabio SC Cruz pelo apoio logístico; aos grupos de espeleologia - Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME), União Paulista Espeleológica (UPE), Grupo da Geologia de Espeleologia – USP (GGEO) e Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas (GBPE) pela disponibilização e cessão do uso dos mapas das cavernas; aos especialistas que identificaram o material zoológico: O Rocha, T Ribeiro, K Reis, M Duarte, S Trivinho-Strixino, R Freitas, MS Araújo, R Guillermo-Ferreira, LR Penoni, RKF Borges, CS Fernandes, AM Leal-Zanchet; a G Damasceno pelo auxílio nas análises estatísticas; a LBR Fernandes pelas fotografias; a AMP Martins-Dias, coordenadora do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitoides da Região Sudeste Brasileira (INCT Hympar Sudeste – Processo FAPESP 2008/57949-4 e CNPq 573802/2008-4) pela disponibilidade do uso do estereomicroscópio; ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - UFSCar (PPG-ERN) pela infraestrutura para o desenvolvimento do trabalho; ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) (nº 28992-11) e Instituto Florestal do Estado de São Paulo (processo SMA nº 260108 – 002.120/2017)

pela autorização de coleta; à Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da UFSCar (nº 8246020517) pela permissão do uso de animais vertebrados na pesquisa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 (bolsa de estudos TZ); MEB foi financiada pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (bolsa produtividade - 303715/2011-1, 308557/2014-0, 310378/2017-6; projeto regular - 57413/2014-0; e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP (2008/05678-7 e 2010/08459-4).

7. Referências

- Allan, J. D., & M. M. Castillo, 2007. *Stream Ecology - Structure and Function of Running Waters*. Springer, Netherlands.
- Anderson, M. J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32–46.
- Barr, T. C., 1967. Observations on the ecology of caves. *The American Naturalist* 101: 475–491.
- Barr, T. C., 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evolutionary Biology* 35–102.
- Barr, T. C., & J. R. Holsinger, 1985. Speciation in cave faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 313–337.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* John Wiley & Sons, Ltd 19: 134–143.
- Baselga, A., 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1223–1232.
- Baselga, A., D. Orme, S. Villeger, J. De Bortoli, & F. Leprieur, 2018. betapart: Partitioning beta into diversity, turnover and nestedness components. R package version 1.5.1. .
- Bichuette, M. E., A. R. Nascimento, D. M. von Schimonsky, J. E. Gallão, L. P. A. Resende, & T. Zepon, 2017. Terrestrial fauna of the largest granitic cave from Southern Hemisphere, southeastern Brazil: A neglected habitat. *Neotropical Biology and Conservation* 12: 75–90.
- Bichuette, M. E., & E. Trajano, 2003. A population study of epigeal and subterranean *Potamolithus* snails from southeast Brazil (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae). *Hydrobiologia* 505: 107–117.
- Bichuette, M. E., & E. Trajano, 2018. Diversity of *Potamolithus* (Littorinimorpha, Truncatelloidea) in a high-diversity spot for troglobites in southeastern Brazil: Role of habitat fragmentation in the origin of subterranean fauna, and conservation status. *Subterranean Biology* 25: 61–88.
- Brasil, 2008. Lei nº 11.794, de 8 de outubro de 2008. Regulamenta o inciso VII do § 1o do art. 225 da Constituição Federal, estabelecendo procedimentos para o uso científico de animais; revoga a Lei no 6.638, de 8 de maio de 1979; e dá outras providências. *Diário Oficial da União* de 09/10/2008, Brasília, DF, 1.

- Cardoso, P., 2012. Diversity and community assembly patterns of epigean vs. troglobiont spiders in the Iberian Peninsula. *International Journal of Speleology* 41: 83–94.
- CBH-RB, 2019. Relatório de Situação dos Recursos Hídricos da UGRHI 11 – 2019 – Ano-Base 2018. Registro, 62.
- Collier, K., 1994. Influence of nymphal size, sex and morphotype on microdistribution of *Deleatidium* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) in a New Zealand river. *Freshwater Biology* 31: 35–42.
- Costa, C., S. Ide, & C. E. Simonka, 2006. Insetos Imaturos – Metamorfose e identificação. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Culver, D. C., 1982. *Cave life, evolution and ecology*. Harvard Press, Cambridge.
- Culver, D. C., & B. Sket, 2000. Hotspots of subterranean biodiversity in caves and wells. *Journal of Cave and Karst Studies* 62: 11–17.
- Dole-Olivier, M.-J., F. Malard, D. Martin, T. Lefébure, & J. Gibert, 2009a. Relationships between environmental variables and groundwater biodiversity at the regional scale. *Freshwater Biology* 54: 797–813.
- Dole-Olivier, M. J., F. Castellarini, N. Coineau, D. M. P. Galassi, P. Martin, N. Mori, A. Valdecasas, & J. Gibert, 2009b. Towards an optimal sampling strategy to assess groundwater biodiversity : comparison across six European regions. *Freshwater Biology* 54: 777–796.
- Fattorini, S., P. A. V. Borges, B. Fiasca, & D. M. P. Galassi, 2016. Trapped in the web of water: Groundwater-fed springs are island-like ecosystems for the meiofauna. *Ecology and Evolution* 6: 8389–8401.
- Fernandes, C. S., M. E. Bichuette, & S. L. de S. Bueno, 2013. Distribution of cave-dwelling *Aegla* spp. (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from the Alto Ribeira karstic area in southeastern Brazil based on geomorphological evidence. *Journal of Crustacean Biology* 33: 567–575.
- Ford, D., & P. Williams, 2007. *Karst Hydrogeology and Geomorphology*. Karst Hydrogeology and Geomorphology. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Fundação Florestal, 2010. Plano de manejo espeleológico - PETAR. São Paulo, 720.
- Gaston, K. J., & T. M. Blackburn, 2007. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gibert, J., D. C. Culver, M. J. Dole-Olivier, F. Malard, M. C. Christman, & L. Deharveng, 2009. Assessing and conserving groundwater biodiversity: Synthesis and perspectives. *Freshwater Biology* 54: 930–941.
- Gibert, J., & L. Deharveng, 2002. Subterranean Ecosystems: A Truncated Functional Biodiversity. *BioScience* 52: 473–481.
- Gillieson, D., 2009. *Caves: Processes, Development and Management*. Caves: Processes, Development and Management. Blackwell Publishers, Oxford, UK.
- Hope, A. C. A., 1968. A simplified Monte Carlo significance test procedure. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 30: 582–598.
- Juberthie, C., 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world In Wilkens, H., D. C. Culver, & W. F. Humphreys (eds), *Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam: 17– 39.
- Karmann, I., & J. A. Ferrari, 2002. Carste e cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP In Winge, M., C. Schobbenhaus, C. Souza, & A. Fernandes (eds), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Comissão Brasileira de Sítios

- Geológicos e Paleobiológicos – (SIGEP), Brasília: 401–413.
- Karmann, I., & L. E. Sánchez, 1979. Distribuição das rochas carbonáticas e províncias espeleológicas do Brasil. *Espeleo-Tema* 13: 105–107.
- Krantz, G. W., & D. E. Walter, 2009. *A Manual of Acarology*. Texas Tech University Press, Texas.
- Kruskal, J. B., 1964. Nonmetric Multidimensional Scaling: A numerical method. *Psychometrika* 29: 115–129.
- Legendre, P., & M. J. Anderson, 1999. Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* 69: 1–24.
- Legendre, P., & E. D. Gallagher, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280.
- Legendre, P., & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier.
- Li, H., & J. F. Reynolds, 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73: 280–284.
- Malard, F., C. Boutin, A. I. Camacho, D. Ferreira, G. Michel, B. Sket, & F. Stoch, 2009. Diversity patterns of stygobiotic crustaceans across multiple spatial scales in Europe. *Freshwater Biology* 54: 756–776.
- Mammola, S., 2019. Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. *Ecography* 42: 1331–1351.
- Mammola, S., E. Piano, P. M. Giachino, & M. Isaia, 2017. An ecological survey of the invertebrate community at the epigean/hypogean interface. *Subterranean Biology* 24: 27–52.
- Martinez, A. P., 2019. pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 0.3. .
- McCafferty, W. P., 1983. *Aquatic Entomology*. Jones and Bartlett Publishers, Inc, Boston.
- Moraes, R., W. G. Landis, & S. Molander, 2002. Regional risk assessment of a Brazilian rain forest reserve. *Human and Ecological Risk Assessment* 8: 1779–1803.
- Mugnai, R., J. L. Nessimian, & D. Baptista, 2010. *Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Technical Books, Rio de Janeiro.
- Nimer, E., 1977. *Geografia do Brasil - Região Sudeste*. Rio de Janeiro.
- Oksanen, J., 2004. *Multivariate Analysis in Ecology*. Department of Biology, University of Oulu. , 1–128.
- Oksanen, J., M. Blanchet, Guillaume F. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, E. Stevens, M. Henry H., Szoecs, & H. Wagner, 2019. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. , <https://cran.r-project.org/package=vegan>, version 2.5-6.
- Palmer, M. A., H. L. Menninger, & E. Bernhardt, 2010. River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: A failure of theory or practice?. *Freshwater Biology* 55: 205–222.
- Pellegrini, T. G., P. S. Pompeu, & R. L. Ferreira, 2018. Cave benthic invertebrates in south-eastern Brazil: Are there “key” factors structuring such communities? *Marine and Freshwater Research* 69: 1762–1770.

- Pipan, T., D. C. Culver, F. Papi, & P. Kozel, 2018. Partitioning diversity in subterranean invertebrates: The epikarst fauna of Slovenia. *PLoS ONE* 13: 1–19.
- Poulson, T. L., & K. H. Lavoie, 2000. The trophic basis of subsurface ecosystems In Wilkens, H., D. C. Culver, & W. F. Humphreys (Eds), *Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam: 231–249.
- Poulson, T. L., & W. B. White, 1969. The cave environment. *Science* 67: 103–109.
- Qian, H., R. E. Ricklefs, & P. S. White, 2004. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters* 8: 15–22.
- Rafael, J. A., G. A. R. Melo, C. J. B. Carvalho, S. A. Casari, & R. Constantino, 2012. *Insetos do Brasil – Diversidade e taxonomia*. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- São Paulo, 2018. Resolução SMA Nº 57, de 17 de maio de 2018. Aprova o Plano de Manejo do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira - PETAR, Unidade de Conservação da Natureza de Proteção Integral, criada pelo Decreto nº 32.283, de 19 de maio de 1958, alterado pela Lei nº . Diário Oficial do Estado de 18-05-2018 Seção I, São Paulo, 45–47.
- Segers, H., 2008. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 49–59.
- Segura, M. O., F. Valente-Neto, & A. Fonseca-Gessner, 2011. A Family level key to aquatic Coleoptera (Insecta) of Sao Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 11: 393–412.
- Silva, M. S., R. P. M. ins, & R. L. Ferreira, 2011. Trophic dynamics in a neotropical limestone cave. *Subterranean Biology* 9: 127–138.
- Simões, L. B., T. C. dos S. Ferreira, & M. E. Bichuette, 2013. Aquatic biota of different karst habitats in epigeal and subterranean systems of Central Brazil - visibility versus relevance of taxa. *Subterranean Biology* 11: 55–74.
- Stoch, F., & D. M. P. Galassi, 2010. Stygobiotic crustacean species richness: A question of numbers, a matter of scale. *Hydrobiologia* 653: 217–234.
- Taylor, E. L. S., & R. L. Ferreira, 2012. Determinants on the structure of an aquatic invertebrate community in a neotropical limestone cave. *Revista Brasileira de Espeleologia* 2: 1–12.
- Team, R. C., 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <https://www.r-project.org/>.
- Trajano, E., 1991. Population ecology of *Pimelodella kronei*, troglitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodiidae). *Environmental Biology of Fishes* 30: 407–421.
- Trajano, E., 1995. Evolution of tropical troglitic: Applicability of the model of Quaternary climatic fluctuations. *Mémoires de Biospéologie* 22: 203–209.
- Trajano, E., & M. E. Bichuette, 2010. Diversity of Brazilian subterranean invertebrates, with a list of troglomorphic taxa. *Subterranean Biology* 7: 1–16.
- Trajano, E., M. E. Bichuette, & M. A. Batalha, 2012. Estudos ambientais em cavernas : os problemas da coleta , da identificação , da inclusão e dos índices. *Espeleo-Tema* 23: 15–24.
- Trajano, E., & H. Britski, 1992. *Pimelodella kronei* (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo *Caecorhamdella brasiliensis* Borodin, 1927: morfologia externa, taxonomia e evolução (Teleostomi, Siluriformes). *Boletim de Zoologia* 12: 53–89.
- Trajano, E., & M. R. Carvalho, 2017. Towards a biologically meaningful classification of subterranean organisms: A critical analysis of the schiner-racovitza system from a historical perspective, difficulties of its application and implications for conservation.

Subterranean Biology 22: 1–26.

Trajano, E., J. E. Gallão, & M. E. Bichuette, 2016. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. *Biodiversity and Conservation* 25: 1805–1828.

Voigt, M., 1957. *Rotatoria Di Rädertiere Mitteleuropas*. Borntraeger, Berlin.

Warfe, D. M., L. A. Barmuta, & S. Wotherspoon, 2008. Quantifying habitat structure: surface convolution and living space for species in complex environments. *Oikos* 117: 1764–1773.

Weinstein, P., & D. Slaney, 1995. Invertebrate faunal survey of rope ladder cave, northern queensland: a comparative study of sampling methods. *Australian Journal of Entomology* 34: 233–236.

Wickham, H., 2016. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York.

Wilson, M. S., & H. C. Yeatman, 1959. Free-living copepods In Edmondson, W. T. (ed), *Fresh-water biology*. John Wiley & Sons Ltd, New York: 1248.

Taxons	Género/ especie	Clas	CAVERNAS												Det		
			CS		SU		AS		AR		PE		TE				
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av			
O. Ostracoda	sp.	TF			1												
C. Insecta																	
O. Coleoptera																	
F. Dryopidae	sp. 1	TF													1		RF
	sp. 2	TF			2		2										RF
	sp. 3	TF					2										RF
F. Elmidae	sp. 2	TF										1					RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 1	TF					1					3					RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 2	TF					1										RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 3	TF			3		2		1								RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 4	TF			1		3										RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 5	TF					3		1					4			RF
	<i>Hexacylloepus</i> sp. 2	TF					1		1								RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 2	TF			1		2		3								RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 5	TF							1								RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 6	TF			1				1								RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 1	TF					3										RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 3	TF			1		1										RF
	<i>Microcyloepus</i> sp. 1	TF					3					1		1			RF
	<i>Microcyloepus</i> sp. 2	TF			2		1										RF
	<i>Microcyloepus</i> sp. 3	TF					1							1			RF
	<i>Neoelmis</i> sp. 1	TF					1										RF
	<i>Neoelmis</i> sp. 2	TF					1		1								RF
	<i>Xenelmis</i> sp. 1	TF										1					RF
	<i>Xenelmis</i> sp. 2	TF										1					RF
F. Gyrinidae	<i>Gyretes</i> sp.	TF							22	29							RF
F. Hydrophilidae	sp.	TF					3										RF
F. Psephenidae	sp.	?					1		1			1					RF
O. Diptera																	
So. Nematocera																	
F. Chironomidae																	
Sf. Chironominae																	
T. Chironomini	<i>Nilothauma</i> sp.	TF					1										STS
	<i>Phaenopsectra</i> sp.	TF							8								STS
T. Pseudochironomini	gen. n. sp. n.	TF	25		48		2					1					STS
T. Tanytarsini	<i>Rheotanytarsus</i> sp.	TF			1		20					5					STS
	<i>Tanytarsus</i> sp.	TF					1										STS
Sf. Orthocladiinae	<i>Corynoneura</i> sp.	TF					1		1			1					STS
	<i>Cricotopus</i> sp.	TF	1											1			STS
	<i>Lopescladius</i> sp.	TF													2		STS
	<i>Nanocladius</i> sp.	TF							1								STS
	<i>Parametriocnemus</i> sp.	TF	1				10		2			4		10			STS

Táxons	Gênero/ espécie	Clas	CAVERNAS												Det		
			CS		SU		AS		AR		PE		TE				
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av			
Sf. Tanypodinae																	
T. Procladiini	<i>Djalmabatista</i> sp.	TF	10		1												STS
T. Pentaneurini	<i>Ablabesmyia</i> sp.	TF					4								1		STS
F. Tipulidae	sp. 1	TF					3			2					3		
	sp. 2	TF								1					1		
	sp. 3	TF					2			2							
	sp. 4	TF													1		
F. Ceratopogonidae	sp. 1	TF			2												
	sp. 2	TF								3					1		
F. Dixidae	sp.	?					1										
F. Simuliidae																	
Sf. Simuliinae																	
T. Simuliini	<i>Simulium</i> sp.	?			3		26			2		12			1		STS
O. Ephemeroptera																	
F. Baetidae	sp.	?					3			3		2			1		
F. Caenidae	sp.	?													1		
F. Euthyplociidae	sp.	?								7							
F. Leptohyphidae	sp.	?					17								8		
F. Leptophlebiidae	sp. 1	?					10								209	94	
	sp. 2	?	1		1		61			11		2			42		
F. Oligoneuriidae	sp.	?													1		
O. Hemiptera																	
So. Gerromorpha																	
F. Veliidae	sp. 1	TF								4							
	sp. 2	TF			5		18	11		6	2	1			6		
So. Nepomorpha																	
F. Naucoridae	sp.	TF					7										
O. Megaloptera																	
F. Corydalidae	sp. 1	?					7	1							2		
	sp. 2	?					7			1	2				2		
O. Odonata																	
So. Anisoptera																	
F. Gomphidae	<i>Epigomphus</i> sp.	?								1							RGF
	<i>Progomphus</i> sp.	?								9					5		RGF
So. Zygoptera																	
F. Calopterygidae	<i>Hetaerina</i> sp.	?					4			1					1		RGF
F. Coenagrionidae	<i>Argia</i> sp.	?			1		7								7		RGF
	sp.	?													1		RGF
F. Heteragrionidae	<i>Heteragrion</i> sp.	?								2					1		RGF
F. Megapodagrionidae	gen. n. sp. n.	?								2					2		RGF
O. Plecoptera																	
F. Gripopterygidae	<i>Gripopteryx</i> sp.	?													2		
	<i>Paragripopteryx</i> sp.	?								2							

Táxons	Gênero/ espécie	Clas	CAVERNAS												Det	
			CS		SU		AS		AR		PE		TE			
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av		
F. Perlidae	<i>Tupiperla</i> sp.	?												1		
	<i>Anacroneuria</i> sp. 1	?				18		9		1				22		
	<i>Anacroneuria</i> sp. 3	?												1		
	<i>Kempnyia</i> sp.	?						2								
O. Trichoptera																
So. Annulipalpia																
F. Hydropsychidae	sp. 1	TF	2		1		63		30		22	1	109	13		
	sp. 2	TF					3						1			
F. Philopotamidae	sp. 1	TF			1		14		1		11					
	sp. 2	TF							4				1			
	sp. 3	TF					1									
F. Polycentropodidae	sp. 1	?	2													
	sp. 2	?					2						3			
	sp. 3	?			1		3						7			
F. Helicopsychidae	sp.	?							2							
F. Limnephilidae	sp.	?							12							
F. Psychomyiidae	sp.	?					1		1							
Fi. Tardigrada	sp.	?			1											
C. Eurotatoria																
	sp. 1	?	1		7		10		1		1		5			
	sp. 2	?	1													
O. Ploima																
F. Lecanidae	<i>Lecane</i> aff. <i>arcuata</i> Bryce, 1981	?									1					TR
	<i>Lecane</i> cf. <i>bullata</i> (Gosse, 1851)	?					1									TR
	<i>Lecane</i> aff. <i>flexilis</i> (Gosse, 1886)	?									2					TR
	<i>Lecane</i> aff. <i>hamata</i> (Stokes, 1896)	?									1					TR
	<i>Lecane</i> aff. <i>pyriformes</i> (Daday, 1905)	?			2								1			TR/ KR
	<i>Lecane</i> sp.	?	1		7		9		4		14		2			TR TR/ OR
	<i>Lecane</i> sp. n. <i>Lecane</i> cf. <i>hornemanni</i> (Ehrenberg, 1834)	?	2		1											TR
F. Lepadellidae	sp.	?			1		5		2		2					TR
	<i>Colurella</i> sp. <i>Colurella</i> cf. <i>colurus</i> (Ehrenberg, 1830)	?			1		4				2					TR
	<i>Colurella</i> cf. <i>uncinata</i> (Müller, 1773)	?			1											TR
	<i>Lepadella</i> aff. <i>patella</i> (Müller, 1773)	?							1		1		2			TR
	<i>Lepadella</i> sp.	?			2		3				1		5			TR

CAPÍTULO 2

Heterogeneidade ambiental, variabilidade temporal e dimensional de cavernas:
estratégias para avaliar a fauna aquática subterrânea

Resumo

O ambiente subterrâneo possui diversos habitats aquáticos, tais como rios, aquíferos epicársticos (*i.e.*, conjunto de fissuras localizado abaixo da superfície do carste que pode conter grandes ou pequenas reservas de águas), poças formadas por águas que infiltram através de fissuras, dentre outros. O objetivo deste estudo foi avaliar a fauna aquática subterrânea do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo. Para isso, amostramos diferentes habitats da zona insaturada (gotejamentos, poças e rios) em cavernas de diferentes tamanhos, inseridas nas três sub-bacias da região. Consideramos a variabilidade temporal, realizando cinco amostragens sistematizadas ao longo de dois anos. Ainda, verificamos a diversidade filogenética das comunidades aquáticas de cada caverna utilizando o índice de distinção taxonômica. A heterogeneidade ambiental contribuiu para a elevada riqueza de fauna aquática observada nas cavernas do PETAR, pois registramos espécies exclusivas em cavernas de diferentes sub-bacias e nos diferentes tipos de habitats. Devido à ocorrência de espécies raras e endêmicas, as cinco amostragens em diferentes períodos do ano não foram suficientes para atingir a suficiência amostral. Cavernas maiores não apresentaram maior riqueza de táxons, ao contrário do discutido para outras regiões no Brasil e em zonas temperadas. Portanto, cavernas de diferentes tamanhos devem ser consideradas quando pretende-se avaliar a fauna de determinada região. As cavernas que apresentaram maior diversidade filogenética foram aquelas menos ricas, mas que apresentaram mais troglóbios ou táxons não troglóbios filogeneticamente distintos. A ocorrência de espécies raras e endêmicas e de cavernas com elevada distinção taxonômica enfatizam a necessidade de monitoramento da fauna aquática subterrânea desta região, onde algumas cavernas apresentam impactos gerados pelo turismo e contaminação dos rios.

Palavras-chave: curvas de rarefação, distinção taxonômica, epicarste, poças, rios.

Abstract

The subterranean environment has several aquatic habitats, such as streams, epikarstic aquifers (*i.e.*, set of cracks located below the karst surface that may contain large or small water reserves), puddles formed by waters that infiltrate through cracks, among others. The aim of this study was to evaluate the subterranean aquatic fauna of the Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), state of São Paulo, Brazil. For this, we sampled different habitats in the unsaturated zone (drips, puddles, and streams) in caves of different sizes, located in the three sub-basins of the region. We considered temporal variability by performing five systematic samplings over two years. We verified the phylogenetic diversity of the aquatic communities in each cave using the taxonomic distinctness index. Environmental heterogeneity led to the high richness of aquatic fauna in PETAR caves, as exclusive species were recorded in caves of different sub-basins and in different habitats. Due to the occurrence of rare and endemic species five samplings at different periods of the year were not sufficient to reach sampling sufficiency. Larger caves did not have greater taxon richness, the opposite that has been discussed for other regions in Brazil and temperate zones. Therefore, caves of different sizes must be considered when it is intended to assess the fauna of a specific region. The caves that showed the highest phylogenetic diversity were those that had less species but presented more phylogenetically distinct troglobitic or non-troglobitic taxa. The occurrence of rare and endemic species in these caves added to their high taxonomic distinctness emphasizes the need to monitor the subterranean aquatic fauna in this region, where some caves have been impacted by local tourism and stream contamination.

Keywords: rarefaction curves, taxonomic distinctness, epikarst, puddles, rivers.

1. Introdução

O carste consiste em sistemas geomórficos descontínuos formados principalmente em rochas solúveis, como carbonatos (*e.g.*, calcário, dolomito e mármore) e evaporitos (*e.g.*, gipso e halita), com porosidade secundária (*i.e.*, porosidade induzida por processos geológicos químicos ou mecânicos posteriores à deposição) bem desenvolvida (Dreybrodt, 1988; Ford & Williams, 2007). Devido à dissolução da rocha, formam-se conjuntos heterogêneos de fissuras e drenagens interconectadas que são preenchidas por ar e/ou água (Juberthie, 2000). Tais espaços constituem habitats disponíveis à colonização por seres vivos e possuem diferentes dimensões, desde espaços milimétricos até grandes cavernas (*i.e.*, cavidades naturais acessíveis ao ser humano) (Juberthie, 2000).

Dois zonas são reconhecidas no carste: (1) a zona freática (saturada), localizada abaixo dos rios das cavernas e preenchida totalmente por água; (2) e a zona vadosa (insaturada), localizada acima da zona freática (Juberthie, 2000; Culver & Pipan, 2009). Diferentes habitats terrestres e/ou aquáticos podem ser encontrados na zona vadosa, tais como poças formadas por águas que infiltram através de fissuras, rios, epicarste, dentre outros (Juberthie, 2000).

O epicarste é definido como o conjunto de fissuras localizado abaixo da superfície do carste, formado pelo intemperismo ou pela descompressão da superfície da rocha (Juberthie, 2000). A água entra no sistema cárstico subterrâneo pela interface solo-rocha e, assim, o epicarste pode conter grandes ou pequenas reservas de águas que podem ser armazenadas por períodos variáveis de tempo, desde alguns anos a milhares de anos (Juberthie, 2000; Culver & Pipan, 2009). Assim, o armazenamento de água no epicarste pode ser permanente o suficiente para sustentar a biota aquática (Williams, 2008).

Em relação aos habitats aquáticos de regiões temperadas, as poças (provenientes de águas de gotejamento) são caracterizadas por elevado pH e alta concentração de carbonatos dissolvidos quando comparados aos rios hipógeos (Poulson & White, 1969). O epicarste possui elevada heterogeneidade ambiental devido à conectividade variável entre os conjuntos de fissuras, apresentando variabilidade temporal e espacial em sua geoquímica mesmo em escalas pequenas (da ordem de 10 metros) (Simon et al., 2007; Williams, 2008; Pipan & Culver, 2013). Além disso, atua como um reservatório de matéria orgânica vinda do solo (Bakalowicz, 2012; Pipan & Culver, 2013).

Em zonas temperadas, a riqueza e abundância de espécies aquáticas coletadas por redes filtradoras sob estalactites, que drenam uma captação muito pequena da bacia comparada a grande quantidade de água filtrada em rios, é relativamente alta (Juberthie, 2000). Ainda, espécies modificadas à vida subterrânea podem ser encontradas no epicarste (Culver & Pipan, 2009). Para as comunidades de epicarste no Brasil, somente um trabalho realizado em cavernas do estado de Goiás foi conduzido até o momento, e registrou um número relativamente alto de táxons em águas de gotejamentos quando comparado à águas de rios (Simões et al., 2013). Além disso, apenas duas espécies troglóbias epicársticas foram descritas para o Brasil, o peixe *Ituglanis epikarsticus* Bichuette & Trajano, 2004 (Goiás) e o anfípode *Hyaletta epikarstica* Rodrigues, Bueno & Ferreira 2014 (São Paulo).

Avaliar a biodiversidade de águas subterrâneas é complexo devido à dificuldade de acesso a alguns habitats e à existência de várias espécies raras e endêmicas (Dole-Olivier et al., 2009). Por isso, o projeto europeu PASCALIS (“Protocols for the Assessment and Conservation of Aquatic Life In the Subsurface”) propôs que as amostragens para avaliar essa fauna idealmente devem considerar a heterogeneidade ambiental em diferentes níveis, tanto em hierarquias geográficas (e.g., região, bacia) quanto em hidrológicas (e.g., tipo de aquífero e de habitat) (Malard et al., 2002).

Dole-Olivier et al. (2009) propuseram recomendações adicionais, como considerar a variabilidade temporal (e.g., visitando os locais mais de uma vez), pois as variações das condições hidrológicas em diferentes períodos podem influenciar a eficiência de amostragem (e.g., Rouch & Danielopol, 1997). Ainda, propõem investigar profundamente o epicarste, por exemplo, investigando poças de gotejamentos que podem abrigar espécies diferentes quando comparado a outros habitats (Pipan & Culver, 2005b); selecionar as maiores cavernas devido à maior eficiência de amostragem e maior riqueza de espécies em cavernas com maiores extensões (Schneider & Culver, 2004); e considerar informações históricas e ambientais específicas. Além disso, devido à ocorrência de espécies raras em cavernas, estudos vêm discutindo a necessidade de em realizar amostragens em ciclos anuais distintos para caracterizar a fauna subterrânea (e.g., Trajano, 2010; Gallão & Bichuette, 2015).

Um método eficiente de avaliar a diversidade da fauna subterrânea, levando em consideração o elevado endemismo em seus habitats, é o uso de medidas de diversidade filogenética, como o índice de distinção taxonômica (Gallão & Bichuette, 2015; Bichuette et al., 2019; Monte & Bichuette, 2020). Medidas de diversidade filogenética incorporam as relações filogenéticas das espécies (Magurran, 2004) e têm se mostrado mais eficientes para propostas de estratégias de conservação quando

comparados aos índices tradicionais (Cianciaruso et al., 2009), pois há maior perda de informação genética quando uma espécie sem parentes próximos é extinta (Williams et al., 1991; Cianciaruso et al., 2009). Além disso, cavernas com maiores valores de distinção taxonômica não são necessariamente as mais ricas em número de espécies, ou seja, com maior diversidade alfa, mas aquelas com ocorrência de espécies troglóbias e/ ou relictuais (Gallão & Bichuette, 2015; Bichuette et al., 2019; Monte & Bichuette, 2020).

O objetivo do presente estudo foi avaliar a fauna subterrânea aquática (invertebrados planctônicos, bentônicos e peixes) do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, além de realizar a caracterização de algumas variáveis físicas e químicas da água de diferentes habitats. Para isso consideramos: (1) diferentes habitats da zona insaturada (gotejamentos, poças e rios) de cavernas inseridas nas três sub-bacias da região (rios Betari, Iporanga e Pilões), testando a hipótese de que a composição da fauna difere entre os diferentes habitats devido à heterogeneidade ambiental em diferentes hierarquias hidrológicas; (2) a variabilidade temporal, realizando cinco amostragens ao longo de dois anos, testando a hipótese de que a suficiência amostral não é atingida devido à ocorrência de espécies raras; (3) cavernas de diferentes tamanhos, testando a hipótese de que cavernas maiores possuem maior riqueza e abundância de espécies devido à maior disponibilidade de microhabitats; e (4) a distinção taxonômica das comunidades de cada caverna, testando a hipótese de que a distinção taxonômica é maior em cavernas com maior número de troglóbios.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

O Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) (24°27'36" S, 48°36'0" O), localizado nos municípios de Iporanga e Apiaí, estado de São Paulo, ocupa uma área de 35.884,28 ha e abriga 474 cavernas (Fundação Florestal, 2010) (Figura 1A-C). Geologicamente, a região é caracterizada pela presença de rochas metassedimentares Pré-Cambrianas pertencentes ao Grupo Açungui (Karmann & Sánchez, 1979) depositadas há cerca de 600 milhões de anos (Rubiolli et al., 2019). O Grupo Açungui é compartimentado em blocos tectônicos seguindo um sistema de zonas de cisalhamento transcorrentes com direções NE-SW (Campanha, 1991). Possui afloramentos calcários descontínuos entre 1 km e 8 km e que podem se estender por até 20 km (Karmann & Sánchez, 1979), intercalados com rochas insolúveis,

especialmente filitos, que isolam os diferentes sistemas de cavernas (Trajano, 1991; Trajano et al., 2016) (Figura 1C).

Essa região possui como fitofisionomia predominante a Mata Atlântica, com o desenvolvimento de Floresta Ombrófila Densa (Fundação Florestal, 2010) e é caracterizada por um clima subquente e superúmido, sem estação seca definida, com amplitudes térmicas geralmente baixas (Nimer, 1977) e médias anuais entre 20 e 22°C (Karmann & Ferrari, 2002). A precipitação anual total é em torno de 1.500 mm e a precipitação no mês mais seco e frio (julho) é maior que 30 mm (Bichuette & Trajano, 2018).

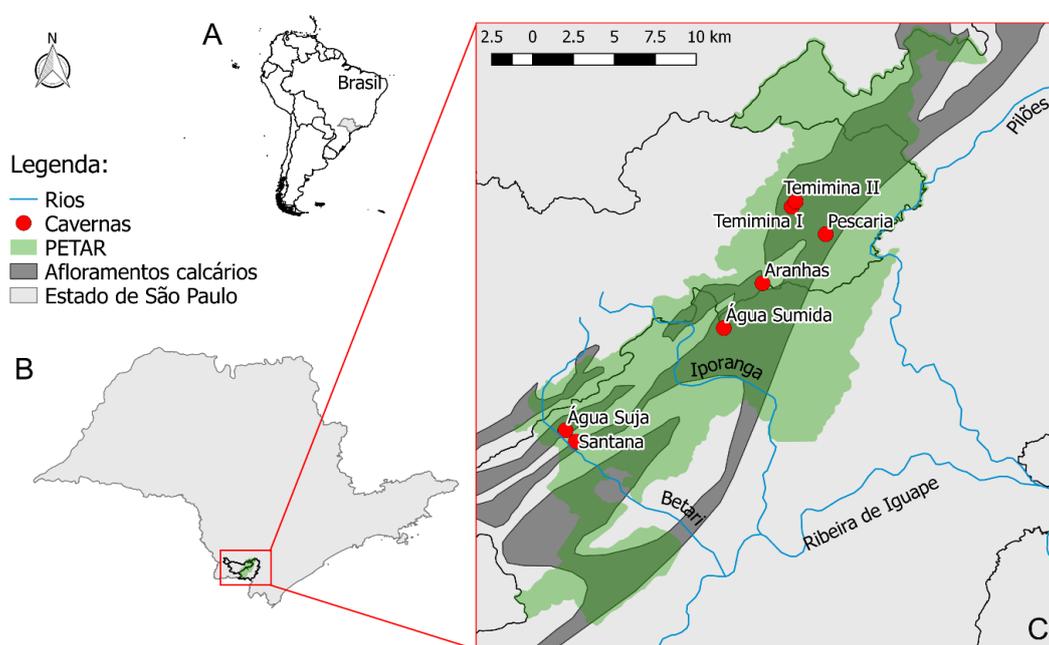


Figura 1: Localização da área de estudo. (A). América do Sul, Brasil e estado de São Paulo. (B) Estado de São Paulo e localização do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR). (C). PETAR, principais rios da bacia do Alto Ribeira e cavernas estudadas.

O PETAR está localizado na margem esquerda do médio a alto curso do Rio Ribeira de Iguape e é drenado pelas bacias hidrográficas dos rios Betari, Iporanga e Pilões (Karmann & Ferrari, 2002) (Figura 1C). O principal afluente da área é o Rio Betari, o qual atravessa os afloramentos de calcário, enquanto seus afluentes (geralmente riachos de cabeceira com leitos rochosos e corredeiras intercaladas com algumas lagoas de fundos moles) são paralelos aos afloramentos e seus cursos são total ou parcialmente subterrâneos (Trajano, 1991). A maioria das cavernas representa trechos acessíveis de rotas de circulação da água subterrânea (orientação geral NE-SW), com

padrão tipo convergente (*i.e.*, a água coletada por muitos sumidouros é drenada para poucas ressurgências) (Karmann & Ferrari, 2002).

2.2. Amostragens

Realizamos as amostragens em cinco ocasiões de visita (julho e novembro-dezembro/2017, abril e julho/2018 e abril/2019) em sete (7) cavernas, todas com drenagens ativas em seu interior (Tabela 1, Figura 1). Entre novembro de 2018 e março de 2019 não foi possível realizar atividade de campo devido às fortes chuvas na região.

Para a caracterização das variáveis físicas e químicas, os valores de condutividade elétrica, temperatura e pH foram mensurados utilizando um medidor digital de monitoramento de qualidade da água (Tri-Meter pH/Ec&Temp-983, RoHS) em cada ponto de amostragem (gotejamentos, poças e rios).

Tabela 1: Informações e características das sete cavernas estudadas no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, São Paulo, Brasil.

Caverna	Latitude	Longitude	Sub-bacia (Rio)	Altitude (m)	Projeção horizontal (m)
Caverna Santana	24°54'33,8" S	48°59'22,6" O	Betari	258	8.540 ²
Gruta da Água Suja	24°31'26,5" S	48°42'28,5" O	Betari	289	2.985
Gruta da Pescaria	24°24'16,6" S	48°33'02,5" O	Pilões	230	2.780
Gruta do Temimina I ¹	24°23'16,5" S	48°34'16,5" O	Pilões	590	52
Gruta do Temimina II ¹	24°23'04,2" S	48°34'07,6" O	Pilões	603	1.969
Gruta da Água Sumida	24°27'42,3" S	48°36'44,1" O	Iporanga	614	298
Gruta das Aranhas	24°26'04,0 S	48°35'20,0" O	Iporanga	605	210

¹ As cavernas Temimina I e II foram cadastradas como cavernas distintas, entretanto, apenas uma claraboia separa as duas cavidades, formando um único sistema. Portanto, neste estudo consideramos estas duas cavernas como "Gruta do Temimina".

² Informação cedida pelo Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME) em 2020.

2.2.1. Rios

Em cada caverna foram delimitadas 10 bases de 20 metros de comprimento cada uma, considerando-se o curso do rio (Apêndice Geral – Figuras 1 a 6). Cinco bases em cada caverna foram sorteadas para realizar as amostragens em cada ocasião de visita. O esforço amostral em cada base foi de 15 minutos pelo método de busca direta qualitativa (Weinstein & Slaney, 1995) e utilizando 10 *Surber* de 900 cm² de área (malha

de 250 μm). Invertebrados foram fixados *in loco* em etanol 70%, exceto alguns crustáceos decápodes e moluscos que foram anestesiados com cristais de benzocaína e posteriormente fixados em formalina 4% e preservados em etanol 70%. Peixes foram anestesiados com cristais de benzocaína, fixados em formalina 10% e preservados em etanol 70%, seguindo os protocolos de bem-estar animal dispostos na Lei nº 11.794 de 8 de outubro de 2008 (Brasil, 2008). Quando determinada espécie aparecia com frequência, seus indivíduos eram apenas contabilizados, a fim de evitar eutanásia em excesso de espécimes.

Além disso, em cada ocasião de amostragem, duas bases em cada caverna foram sorteadas para a instalação de redes de plâncton (malha de 20 μm). Para cada amostra, o tempo de filtragem e volume de água filtrada variaram. Formalina 4% foi utilizada para preservação da fauna. O volume de água filtrada foi estimado por meio do cálculo $\text{Vol} = A \cdot V \cdot T$, onde Vol corresponde ao volume (m^3), A é a área da abertura da rede de plâncton (m^2), V a velocidade da água ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$) e T o tempo de filtragem (s).

2.2.2. Gotejamentos e poças

Os pontos de coletas foram definidos conforme a disponibilidade de gotejamentos e poças em cada caverna e em cada ocasião de visita. Identificamos nas seis cavernas amostradas um total de cinco pontos de gotejamentos intensos (Água Suja – “SUG”; Santana – “CSg”, Aranhas – “ARg”, Pescaria – “PEg” e Temimina – “TEg”) e dois pontos de águas aprisionadas provenientes de escorrimentos (Água Suja – “SUP” e Água Sumida – “ASp”), ambos com seus escorrimentos ativos (Tabela 2; Figura 2). Alguns gotejamentos não estavam ativos em todas ocasiões de coleta (ARg e PEg), enquanto que outros pontos de coleta (CSg, SUG e SUP) não puderam ser acessados na segunda ocasião de coleta (nov-dez/ 2017) devido aos riscos de inundação em áreas mais distantes das entradas das cavernas (Tabela 2, Figura 2).

Redes de plâncton (malha de 20 μm) foram instaladas sob gotejamentos para amostrar a fauna que percola através da zona insaturada como proposto por Brancelj (2004) (Figura 2). As redes permaneceram instaladas por períodos que variaram de 30 minutos a três horas e 30 minutos dependendo das condições locais. O material foi preservado *in loco* com formalina 4%. O volume de água filtrada foi estimado diretamente com o auxílio de um recipiente graduado. Em caso de águas provenientes de gotejamentos aprisionadas em poças, utilizou-se a técnica de arrasto com a rede de plâncton (20 μm) quando não havia fluxo de água. Neste caso, o volume de água filtrada foi estimado por meio do cálculo $\text{Vol} = A \cdot D$, onde Vol corresponde ao volume (m^3), a é

A área da abertura da rede de plâncton (m^2) e D é a distância percorrida pela rede de plâncton durante o arrasto (m).

Tabela 2: Pontos de coleta nas seis cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil, e respectivas ocasiões de amostragem, volume filtrado para cada ponto de coleta e suas características. Legenda: SUG = gotejamento Água Suja, CSg = gotejamento Santana, ARG = gotejamento Aranhas, PEg = gotejamento Pescaria, TEg = gotejamento Temimina, ASp = poça Água Sumida, SUP = poça Água Suja. Ocasões de coleta - 01: julho/2017; 02: novembro-dezembro/2017; 03: abril/2018; 04: julho/2018; 05: abril/2019.

Pontos de Coleta	Ocasão de coleta	Características
SUG ¹	01; 03; 04; 05	Água proveniente de gotejamento/ escoamento de uma estalactite na parte superior da caverna.
CSg ¹	01; 03; 04; 05	Água proveniente de escoamento de um espeleotema.
ARG ²	02; 03; 05	Água proveniente de gotejamento/ escoamento de estalactites na parte inferior da caverna.
PEg ²	01; 02; 03; 04	Água proveniente de gotejamento de uma estalactite presente na parte superior da caverna.
TEg	01; 02; 03; 04; 05	Água proveniente de gotejamento de uma estalactite presente na parte superior da caverna ("Chuveiro").
ASp	01; 02; 03; 04; 05	Água proveniente de escoamento de estalactites e da parede formando travertinos. O maior travertino possui cerca de 4,5m de comprimento x 1,2m de largura x 1m de profundidade. Escoamento ativo e acessível.
SUP ¹	03; 04; 05	Água proveniente de escoamento por paredes na parte inferior da caverna, forma uma poça de cerca de 8,7m comprimento e 4,5m largura. Escoamento ativo não acessível.

¹ Pontos de coleta não amostrados em nov/dez 2017 (estação chuvosa) devido aos riscos de inundação em áreas mais distantes das entradas das cavernas; ² Pontos que não apresentaram gotejamentos/ escoamentos ativos em todas as ocasiões de coleta.

Alguns exemplares foram fotografados com uma câmera Leica DFC 295 acoplada a um estereomicroscópio Leica M205C com objetiva Planapo 1.0x. As figuras foram produzidas por meio de montagem de múltiplas fotos utilizando o software LAS (Leica Application Suite v. 3.7).

2.3. Análise de dados

Os espécimes foram identificados até o nível taxonômico menos inclusivo com auxílio de bibliografia especializada (Voigt, 1957; Wilson & Yeatman, 1959; McCafferty, 1983; Costa et al., 2006; Segers, 2008; Krantz. & Walter, 2009; Mugnai et al., 2010; Segura et al., 2011; Rafael et al., 2012). Gastrópodes do gênero *Potamolithus* (Hydrobiidae) foram identificados de acordo com Bichuette & Trajano (2018). A fim de se obter identificações mais precisas, o material foi também analisado por especialistas

dos diferentes grupos taxonômicos registrados. Os espécimes foram depositados na coleção científica de fauna subterrânea do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) (Curador: ME Bichuette). Indivíduos imaturos que não puderam ser identificados ou comparados com os possíveis adultos não foram considerados nas análises a fim de se evitar vieses.

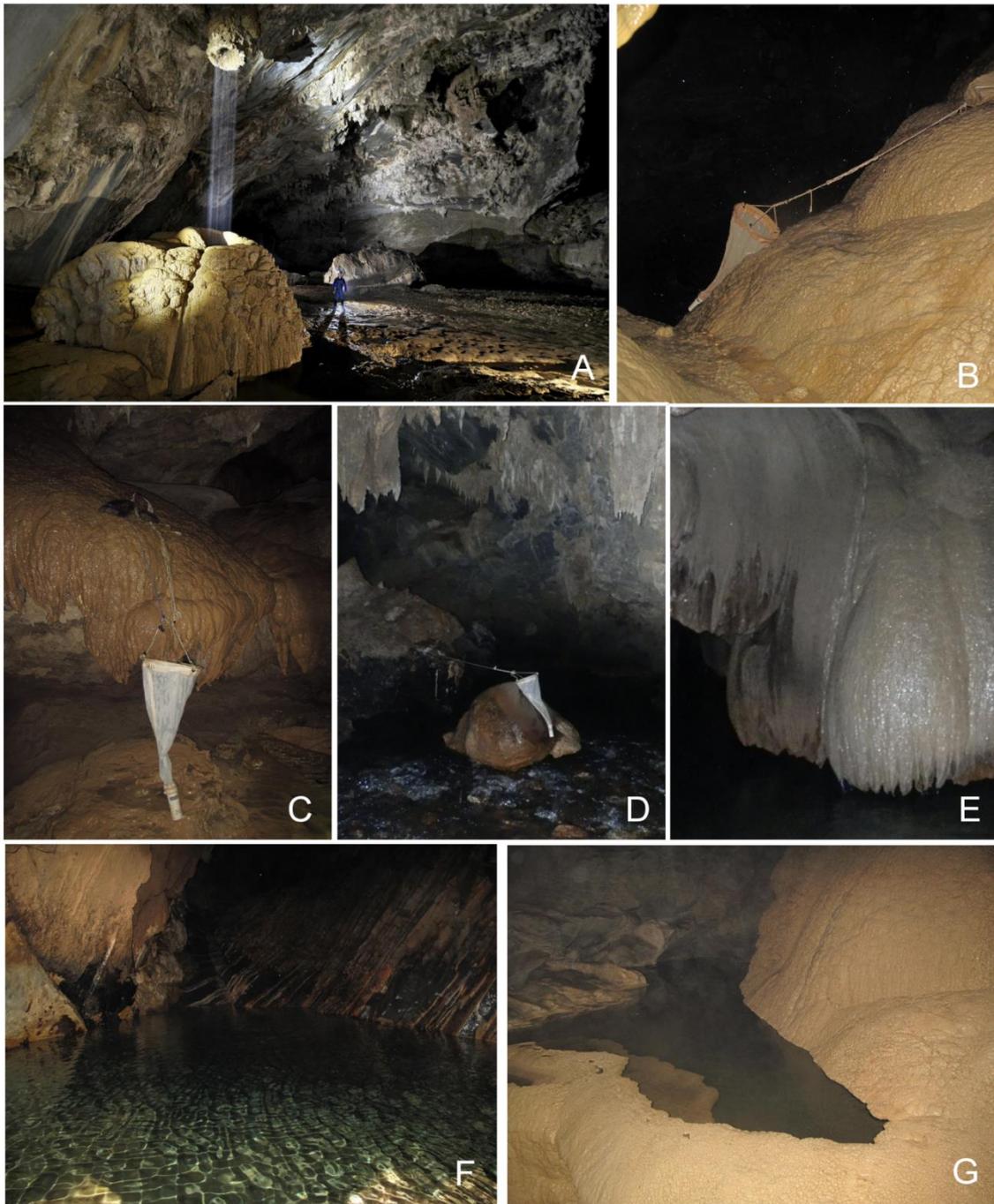


Figura 2: Gotejamentos e poças amostradas em cavernas do Parque Estadual Turístico do alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil. (A) gotejamento Temimina – “TEg”, (B) gotejamento Água Suja – “SUg”; (C) gotejamento Aranhas – “ARg”, (D) gotejamento Pescaria – “PEg”, (E) gotejamento Santana – “CSg”, (F) poça Água Suja – “SUP” e (G) poça Água Sumida – “ASp”. Fotos: (A) A Gambarini, (C) JE Gallão, (B, D-G) T Zepon.

2.3.1. *Composição da fauna em diferentes habitats (gotejamentos, poças e rios)*

Determinamos a riqueza e abundância de espécies para cada habitat de cada caverna. Estimamos o volume de água filtrada para a coleta de zooplâncton nos rios, gotejamentos e poças e, uma vez que os volumes amostrados em cada base e em cada habitat variaram, verificamos a relação entre o esforço amostral e a riqueza e abundância dos táxons por meio da correlação de Pearson, como feito por Simões et al. (2013), utilizando o programa R versão 3.6.2 (R Core Team, 2019).

2.3.2. *Suficiência amostral*

Para verificar se foi possível acessar a riqueza total das cavernas nas cinco ocasiões de amostragem, foram feitas curvas de rarefação e extrapolação baseadas no tamanho das amostras (Gotelli & Colwell, 2001) utilizando a metodologia proposta por Chao et al. (2014). Tais curvas computam as estimativas de diversidade e o intervalo de confiança de 95% associado a partir dos dados de riqueza observados nas amostras (Hsieh et al., 2016). Foi utilizado o estimador assintótico baseado nos métodos propostos em Chao (1987) (Chao et al., 2014). A análise foi realizada utilizando os pacotes iNEXT versão 2.0.20 (Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2020), ggplot2 (Wickham, 2016) e cowplot versão 1.0.0 (Wilke, 2019) do programa R versão 3.6.2 (R Core Team, 2019).

2.3.3. *Relação entre extensão das cavernas e riqueza e abundância*

Por meio da regressão linear simples (Chambers, 1992) verificamos se há relação entre o tamanho da caverna (projeção horizontal) e a riqueza e abundância dos táxons nela registrados. A análise foi realizada utilizando o programa R versão 3.6.2 (R Core Team, 2019).

2.3.4. *Diversidade filogenética*

A diversidade filogenética de cada comunidade foi mensurada utilizando a medida de distinção taxonômica (TD - *taxonomic distinctness*) (Clarke & Warwick, 1998). Esta é definida como a distância média entre duas espécies sorteadas aleatoriamente, identificada pela média de uma classificação Linneana ou filogenética de todas as espécies do conjunto de dados (Clarke & Warwick, 1998, 2001).

Assim, a distinção taxonômica é estimada pelo número esperado de nós de uma

árvore filogenética entre quaisquer dois indivíduos de espécies diferentes sorteados em uma comunidade (Clarke & Warwick, 2001; Cianciaruso et al., 2009), e leva em consideração a abundância de espécies raras e comuns e o valor taxonômico de cada uma (Clarke & Warwick, 1998; Cianciaruso et al., 2009). Trata-se de uma medida robusta (Cianciaruso et al., 2009), pois independe do esforço amostral, contrastando com outras medidas de diversidade que são fortemente influenciadas pelo número de espécies observado (Clarke & Warwick, 1998). A análise foi realizada utilizando o pacote vegan versão 2.5-6 (Oksanen et al., 2019) do programa R versão 3.6.2 (R Core Team, 2019).

3. Resultados

3.1. Caracterização variáveis abióticas em diferentes habitats

Os valores das variáveis físicas e químicas mensuradas encontram-se na Tabela 3. As águas provenientes de gotejamentos e poças apresentaram maiores valores de pH e condutividade elétrica (Tabela 3).

Tabela 3: Valores médios das variáveis físicas e químicas e seus respectivos desvios-padrão e volume total de água filtrada para coleta de zooplâncton nos diferentes habitats em cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil. Legenda: Variáveis abióticas: CE = condutividade elétrica, Temp. = temperatura, V = volume filtrado; PC = pontos de coleta, SUg = gotejamento Água Suja, CSg = gotejamento Santana, ARg = gotejamento Aranhas, PEG = gotejamento Pescaria, TEG = gotejamento Temimina, ASp = poça Água Sumida, SUP = poça Água Suja; C= cavernas, CS= Santana, SU = Água Suja, AS = Água Sumida, AR = Aranhas, PE = Pescaria, TE = Temimina.

GOTEJAMENTOS E POÇAS					RIOS CAVERNAS				
PC	Temp. (°C)	pH	CE (mS.cm ⁻¹)	V (m ³)	C	Temp. (°C)	pH	CE (mS.cm ⁻¹)	V (m ³)
SUg	18,62 ± 0,65	8,02 ± 0,08	0,23 ± 0,01	0,365	CS	18,94 ± 0,24	7,45 ± 0,26	0,19 ± 0,01	651,79
CSg	19,14 ± 0,33	7,51 ± 0,13	0,34 ± 0,02	0,694	SU	18,57 ± 0,20	7,61 ± 0,29	0,12 ± 0,02	610,84
ARg	17,68 ± 0,70	7,44 ± 0,49	0,39 ± 0,03	5,578	AS	18,93 ± 0,81	7,75 ± 0,33	0,14 ± 0,01	566,30
PEG	18,76 ± 1,48	7,71 ± 0,15	0,22 ± 0,01	0,105	AR	16,77 ± 0,99	6,72 ± 0,48	0,03 ± 0,01	477,38
TEg	17,72 ± 0,78	7,98 ± 0,23	0,33 ± 0,03	0,848	PE	18,87 ± 0,57	7,51 ± 0,36	0,14 ± 0,01	397,86
TOTAL	18,36 ± 1,02	7,87 ± 0,32	0,31 ± 0,06	7,590	TE	17,95 ± 0,79	7,26 ± 0,32	0,05 ± 0,01	388,67
ASp	17,54 ± 1,89	7,84 ± 0,39	0,22 ± 0,04	35,021					
SUP	18,77 ± 0,21	7,88 ± 0,07	0,20 ± 0,00	9,189	TOTAL	18,33 ± 1,02	7,38 ± 0,47	0,11 ± 0,05	3092,84
TOTAL	18,00 ± 1,61	8,04 ± 0,32	0,22 ± 0,03	44,210					

3.2. Composição da fauna aquática em diferentes habitats

Foram filtrados um total de 7,590 m³ de água nos gotejamentos, 44,210 m³ nas poças (Tabela 3) e 3092,84 m³ nos rios (Tabela 3). Não houve correlação linear entre os volumes de água filtrados e os valores de riqueza ($R^2 = 0,0021$) e abundância ($R^2 = 0,0113$).

Considerando-se todos os habitats (gotejamentos, poças e rios), registramos 150 morfoespécies e 3.734 indivíduos (Tabela 4, Figuras 3 e 4). Nos cinco pontos de gotejamento foram registradas 10 espécies e 56 indivíduos (Apêndice - Tabela 1); nas duas poças 31 espécies e 111 indivíduos (Apêndice - Tabela 1) e nos rios das seis cavernas 134 espécies e 3.567 indivíduos (Apêndice - Tabela 2). Vale ressaltar que quando não foi possível a comparação de espécimes juvenis com as espécies, somente suas abundâncias foram contabilizadas, como no caso dos Chironomidae sp. que pertenciam aos primeiros instares registrados em gotejamentos e poças.

Tabela 4: Número de indivíduos (N) e de espécies observadas (R) em cada caverna do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil, considerando-se todos os habitats (gotejamentos, poças e rios), número total de incidências registradas em cinco ocasiões de visitas (U), espécies que foram detectadas em apenas uma ocasião de coleta ($Q_1 = \text{"unique species"}$) e em duas ocasiões ($Q_2 = \text{"duplicate species"}$), número de espécies estimadas para atingir assíntota (Estim.) e seus respectivos erros-padrão (s.e.) e valores de distinção taxonômica ($\Delta+$).

Cavernas	N	R	U	Q ₁	Q ₂	Estim. ± s.e.	Δ+
Santana	508	19	36	10	5	27,00 ± 6,82	88,717
Água Suja	518	47	82	29	8	89,050 ± 22,516	83,231
Pescaria	1068	34	58	23	3	104,533 ± 50,932	78,925
Temimina	842	54	106	29	8	96,05 ± 22,516	71,121
Água Sumida	519	78	170	33	21	98,743 ± 9,664	73,612
Aranhas	279	53	107	25	16	68,25 ± 8,363	70,537

Das 35 espécies que ocorreram em águas provenientes de infiltrações (gotejamentos e poças), 16 ocorreram exclusivamente em águas dessa origem, *i.e.*, não foram registradas nos rios. Destas, três (3) espécies ocorreram tanto em gotejamentos quanto em poças (*Keratella* aff. *americana* Carlin, 1943 e *Keratella* aff. *cochlearis* (Gosse, 1851), Haplotaxida sp. 7), três (3) espécies ocorreram somente em gotejamentos (Coleoptera sp. 3, *Stenochironomus* sp., Hydroarachnidia sp. n. 1) e 11 somente em poças (*Lecane* aff. *curvicornis* (Murray, 1913), *Lecane* aff. *stenroosi* (Meissner, 1908), *Rotaria* sp., Ptilodactylidae sp., Gênero A (Segura et al., 2011) sp., Diptera sp., *Corynoneura* sp. 2, *Onconeura* sp., *Endotribelos* sp., Nematomorpha sp.

(Figura 3, Apêndice - Tabela 1).

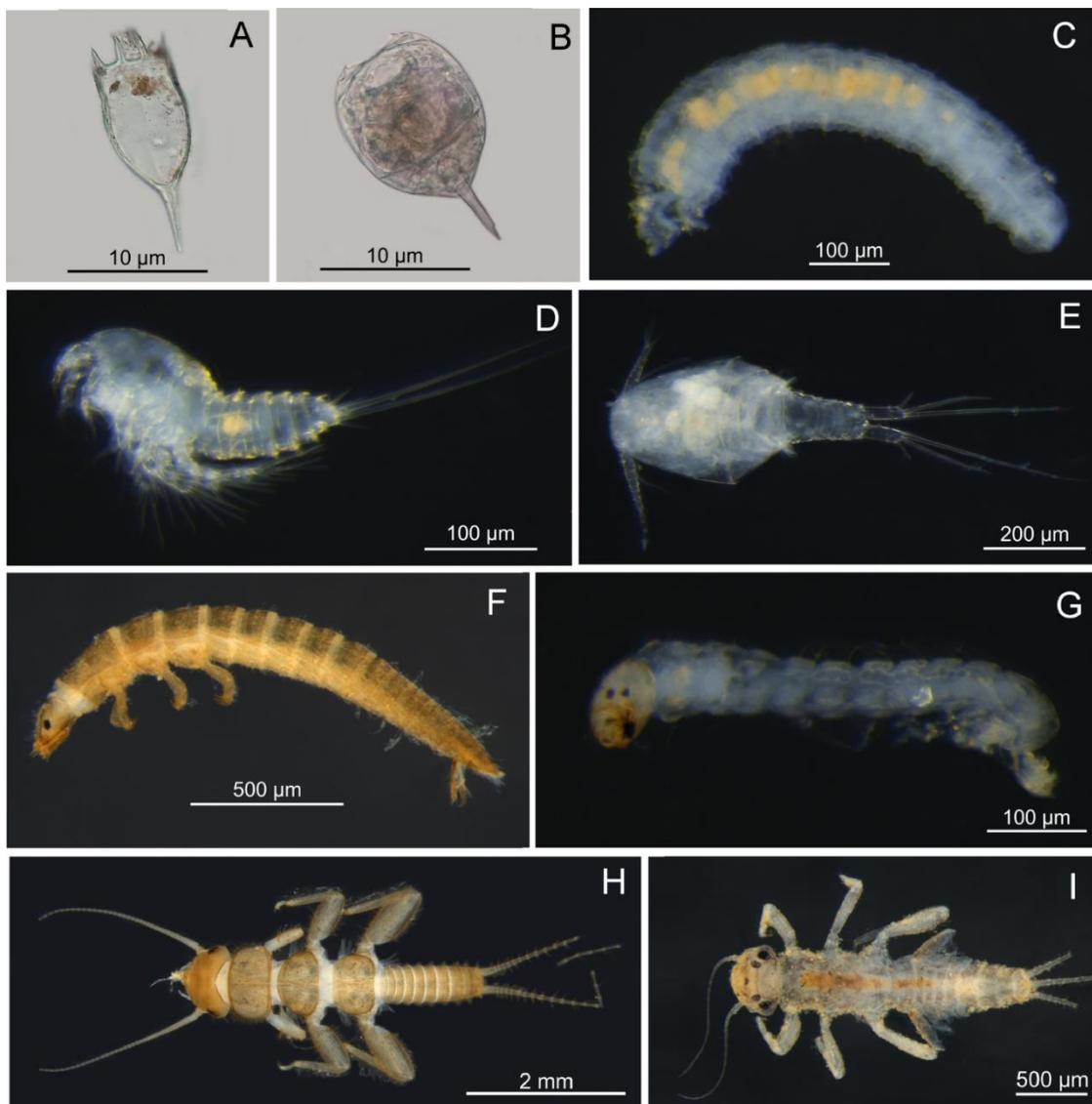


Figura 3: Espécimes registrados em águas provenientes de gotejamentos em cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil: (A) *Keratella* aff. *cochlearis* (Gosse, 1851) (Eurotatoria: Brachionidae), (B) *Lecane* aff. *stenroosi* (Meissner, 1908) (Eurotatoria: Lecanidae), (C) Haplotaxida, (D) Harpacticoida (Copepoda), (E) Cyclopoida (Copepoda), (F) *Microcyllloepus* sp. (Coleoptera: Elmidae), (G) Chironomidae (Diptera), (H) *Anacroneuria* sp. (Plecoptera: Perlidae), (I) Leptohiphidae (Ephemeroptera). Fotos: (A-B) T Zepon; (C-I) LBR Fernandes.

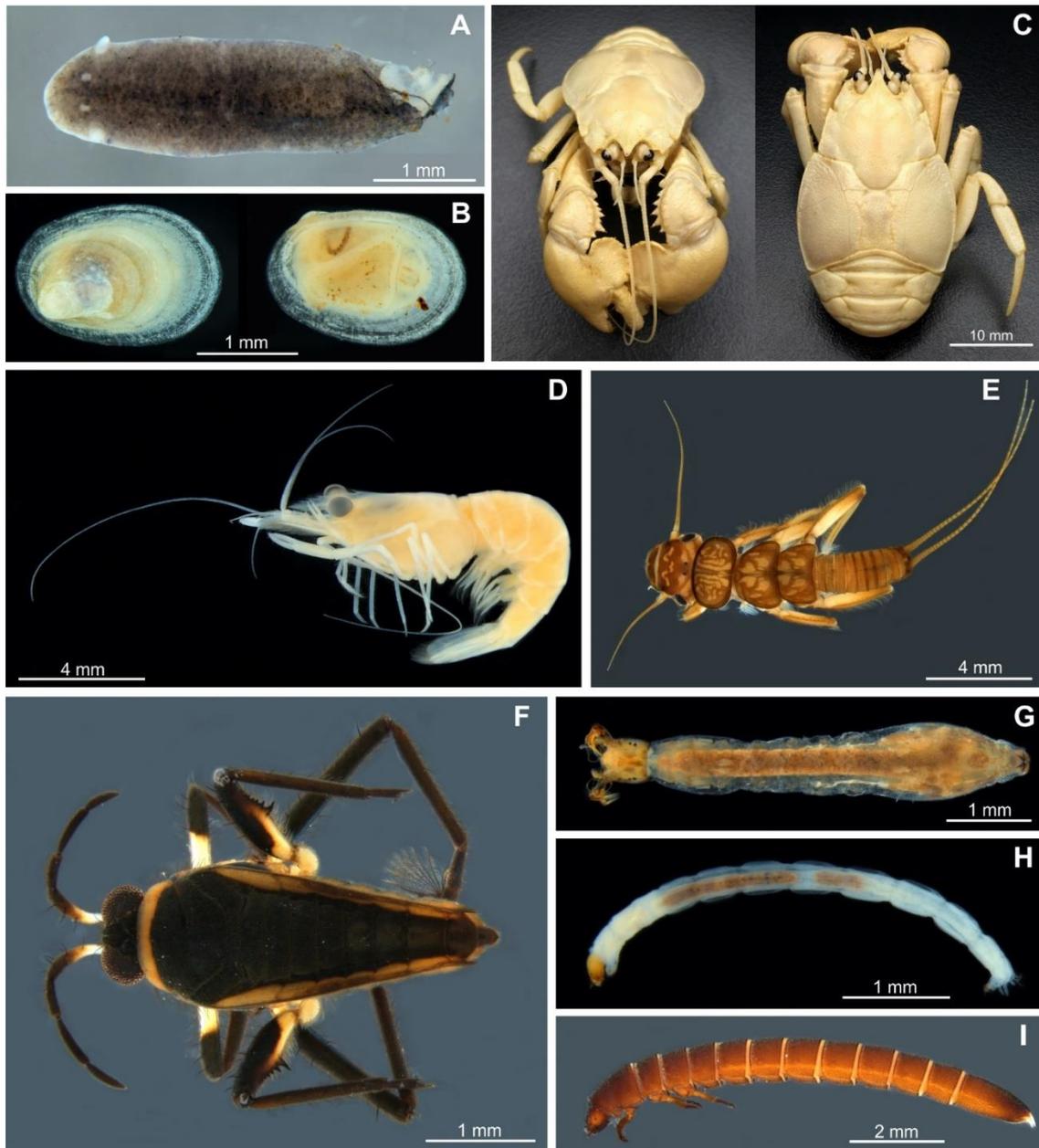


Figura 4: Espécimes registrados em rios de cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil: (A) *Girardia* sp. 6 (Tricladida: Dugesiidae), (B) cf. *Uncancylus* sp. (Gastropoda: Ancyliidae) (vista dorsal e ventral), (C) *Aegla schmitti* Hobbs, 1979 (Decapoda: Aegliidae), (D) *Macrobrachium* aff. *iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda: Palaemonidae), (E) *Anacroneuria* sp. 1 (Plecoptera: Perlidae), (F) Veliidae sp. 1 (Hemipera), (G) *Simulium* sp. 1 (Diptera: Simuliidae), (H) Pseudochironomini gen. n. sp. n. (Diptera: Chironomidae), (I) *Macrelmis* sp. 2 (Coleoptera: Elmidae). Fotos e edição: LBR Fernandes.

3.3. Suficiência amostral

De acordo com as curvas de rarefação e extrapolação baseadas em amostras e seus intervalos de confiança (95%), as cinco ocasiões de amostragem não foram suficientes para atingir a assíntota em nenhuma das seis cavernas estudadas (Tabela

4, Figura 5 A-E). Em cada caverna, muitas espécies foram detectadas em apenas uma ocasião de coleta ($Q_1 = \text{"unique species"}$) (Tabela 4). De acordo com o estimador Chao, a assíntota também não seria atingida se o dobro do esforço amostral fosse empregado (Tabela 4, Figura 5 A-E).

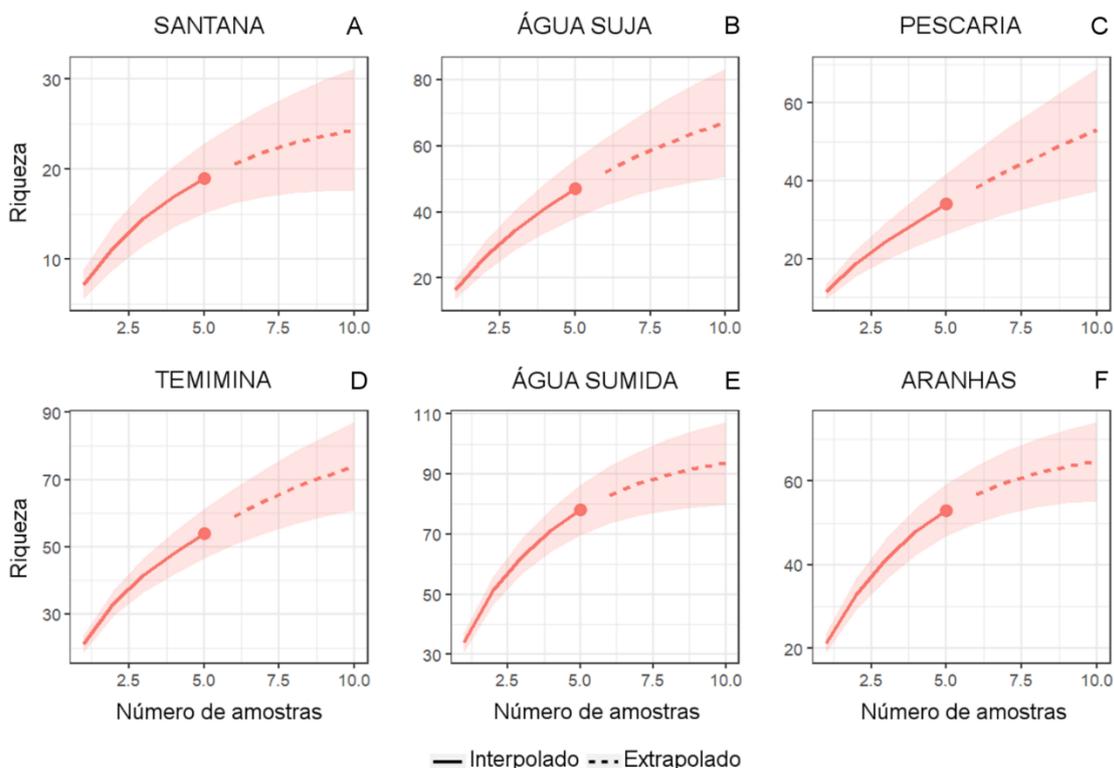


Figura 5: Curvas de rarefação e extrapolação de riqueza de espécies baseadas em amostras (ocasiões de amostragem) e seus respectivos intervalos de confiança de 95%. Cavernas: (A) Santana, (B) Água Suja, (C) Pescaria, (D) Temimina, (E) Água Sumida e (F) Aranhas, do Parque Estadual Turístico do alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil.

3.4. Relação entre extensão das cavernas, riqueza e abundância

De acordo com a regressão linear, a riqueza de espécies estaria relacionada negativamente à extensão das cavernas ($R^2_{aju} = 0,662$, $p = 0,03$), *i.e.*, quanto maior a caverna, menor a riqueza observada (Figura 6). Para dados de abundância, não houve relação entre o número de indivíduos e o tamanho da caverna ($p = 0,89$). Entretanto, uma vez que a Caverna Santana possui extensão muito maior que as demais cavernas estudadas, uma regressão linear foi realizada sem considerar esta caverna. Assim, observamos que não há relação entre o tamanho das cavernas e a riqueza ($p = 0,15$) e abundância de espécies ($p = 0,23$).

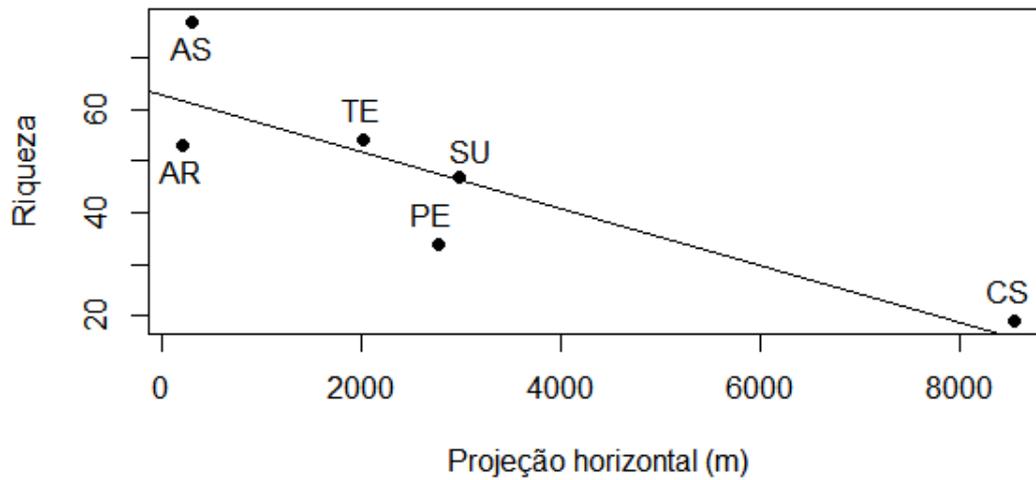


Figura 6: Regressão linear simples indicando a relação negativa entre o número de espécies (riqueza) e a extensão (projeção horizontal) das cavernas estudadas no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil, quando considerada a Caverna Santana. Legenda: cavernas CS= Santana, SU = Água Suja, AS = Água Sumida, AR = Aranhas, PE = Pescaria, TE = Temimina.

3.5. Diversidade filogenética

As cavernas Santana ($\Delta^+ = 88,717$), seguido da Água Suja ($\Delta^+ = 83,231$) e Pescaria ($\Delta^+ = 78,925$), foram as mais distintas filogeneticamente, pois apresentaram valores de distinção taxonômica acima do esperado ($\Delta^+ = 78,476$), ao contrário das cavernas Água Sumida ($\Delta^+ = 73,612$), Temimina ($\Delta^+ = 71,121$) e Aranhas ($\Delta^+ = 70,537$) (Tabela 4, Figura 7).

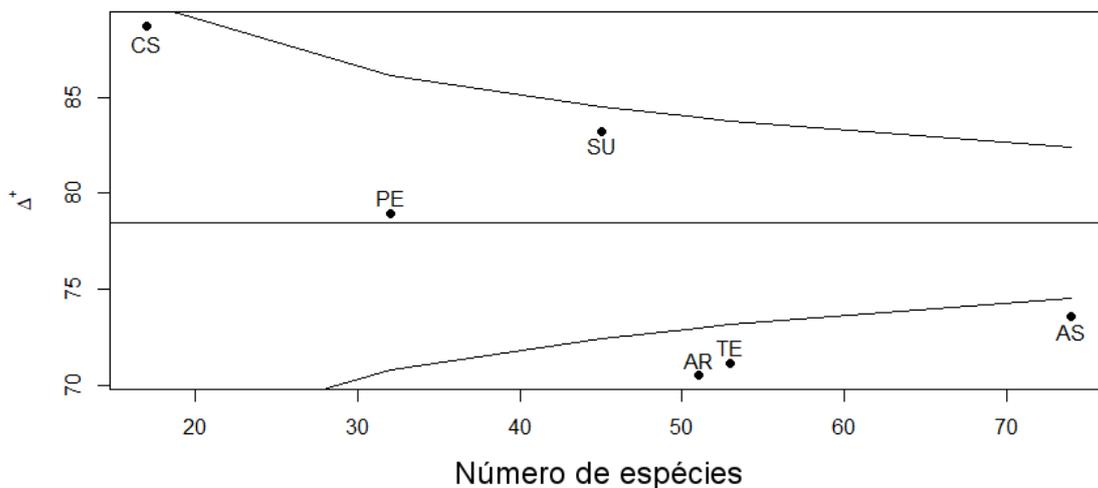


Figura 7: Diagrama de distinção taxonômica (Δ^+) em relação ao número de espécies registradas em seis cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, São Paulo, Brasil. A linha horizontal corresponde à distinção taxonômica esperada e o funil ao intervalo de confiança de 95%. Legenda: Δ^+ = distinção taxonômica. Legenda: cavernas CS = Santana, SU = Água Suja, PE = Pescaria, TE = Temimina, AS = Água Sumida, AR = Aranhas.

4. Discussão

Diferentes habitats (gotejamentos, poças e rios) apresentaram espécies exclusivas, o que também foi observado em um estudo realizado em cavernas tropicais do estado de Goiás (Brasil) (Simões et al., 2013). Isto ressalta a importância em investigar diferentes habitats e considerar a heterogeneidade geográfica (e.g., diferentes sub-bacias) para avaliar a fauna de determinada região (Dole-Olivier et al., 2009).

Observamos que em algumas ocasiões de coleta alguns gotejamentos não estavam ativos, o que está relacionado à intensidade de chuvas, pois esta altera o volume de infiltração e a conectividade entre o ambiente superficial e o subterrâneo (Bonacci et al., 2009). Assim, considerar a heterogeneidade temporal é essencial para avaliar a fauna associada a estes habitats (Dole-Olivier et al., 2009). Os copépodes foram mais abundantes em águas provenientes de gotejamentos (gotejamentos e poças) do que em rios e, portanto, possuem uma importante contribuição de biomassa nessas águas, corroborando estudos realizados em cavernas temperadas (Pipan, 2015). Diversas espécies troglóbias de copépodes são frequentemente encontradas em zona epicárstica de cavernas do sudeste asiático, Eslovênia e EUA (Pipan & Culver, 2005a, 2007; Brancelj et al., 2013; Pipan, 2015), mas não foram registrados em cavernas brasileiras até o momento (Simões et al., 2013).

As poças (ASp e SUp) apresentaram elevada riqueza e abundância quando comparadas aos gotejamentos. Em cavernas do oeste da Virgínia (EUA) foi observada maior riqueza em águas coletadas diretamente de gotejamentos do que em poças, com o predomínio de nematóides e oligoquetos nestas (Pipan & Culver, 2005b). Tais táxons também foram registrados em poças do PETAR, corroborando Galassi et al (2009), que observaram que poças provenientes de gotejamentos oferecem microhabitat adequado a estes animais, pois seus sedimentos podem conter silte, argila, areia e matéria orgânica. Isto enfatiza que a ocorrência da fauna em diferentes habitats está relacionada à heterogeneidade ambiental (Dole-Olivier et al., 2009), como observado em cavernas de Goiás (Simões et al., 2013).

Os insetos encontrados nas poças estudadas consistiram em larvas e ninfas e, portanto, não necessariamente são provenientes de águas de percolação, pois indivíduos adultos podem ter depositados seus ovos nas poças onde estes eclodiram. A possibilidade de invertebrados que vivem em córregos subterrâneos terem colonizado as poças durante inundações (Pipan & Culver, 2005b) é improvável para poças

estudadas, pois estas se encontram em níveis superiores em relação aos rios das cavernas.

Mesmo considerando a variabilidade temporal, as cinco ocasiões de visita não foram suficientes para atingir a assíntota das curvas de rarefação, o que também foi observado por outros autores (e.g., Schneider & Culver, 2004; Dole-Olivier et al., 2009; Gallão & Bichuette, 2015; Pipan et al., 2018). A necessidade de amostragens repetidas fica evidente quando verificamos que a riqueza de espécies coletadas nos rios das cavernas estudadas durante o Plano de Manejo Espeleológico do PETAR, quando uma a duas campanhas de coletas sistematizadas foram realizadas, é muito menor quando comparada ao presente estudo (Fundação Florestal, 2010).

De acordo com Trajano (2010), ao menos 10 amostragens em ciclos anuais distintos são necessárias para começar a caracterizar ambientes subterrâneos e, mesmo após 20 amostragens, novas espécies troglóbias ainda podem ser encontradas. Isto foi observado em nosso estudo, pois encontramos uma espécie nova troglomórfica e possivelmente troglóbia de planária do gênero *Girardia* na Caverna Santana, a qual vem sendo amostrada sistematicamente desde os anos de 1980 (Dessen et al., 1980; Trajano, 1987). Em estudos realizados em áreas cársticas da Europa, espécies troglóbias foram registradas até mesmo após 100 amostragens (Culver & Pipan, 2009).

Observamos que muitas espécies foram detectadas em apenas uma ocasião de coleta, indicando a ocorrência de espécies raras, corroborando um estudo realizado em cavernas da Chapada Diamantina (Brasil) onde a adição de espécies em cada evento de coleta foi uma constante (Gallão & Bichuette, 2015). A avaliação da riqueza total de uma região é dificultada quando há alto número de espécies troglóbias, raras e endêmicas, mesmo quando é realizado um esforço amostral considerável (Dole-Olivier et al., 2009). Espécies previamente encontradas em determinadas regiões da Europa não foram coletadas mesmo depois de diversas amostragens (Schneider & Culver, 2004; Dole-Olivier et al., 2009), o que poderia estar relacionado às condições hidrológicas desfavoráveis durante os períodos de amostragens (Dole-Olivier et al., 2009). Entretanto, mesmo realizando amostragens repetidas em diferentes períodos do ano, não encontramos na Caverna Santana o decápode troglóbio *Aegla microphthalmalma* Bond-Buckup & Buckup, 1994, para o qual o último registro de avistamento foi em junho de 2007 (Maia et al., 2013).

Não verificamos relação entre a extensão das cavernas e a riqueza de espécies, ao contrário do observado por outros autores (e.g., Souza-Silva et al., 2011; Souza-Silva & Ferreira, 2015). Souza-Silva et al. (2011) observaram uma relação positiva entre a

riqueza e a extensão linear de cavernas em rochas carbonáticas (que inclui o calcário), siliciclásticas e ferruginosas, o que provavelmente está relacionado ao aumento da disponibilidade de microhabitats e recursos alimentares. Esse padrão não é observado nas cavernas calcárias do PETAR, onde cavernas menores apresentaram maior riqueza provavelmente devido à maior influência das entradas, onde geralmente é observado uma maior disponibilidade de recursos alimentares, e animais mais comuns podem ser encontrados (Poulson & White, 1969).

A heterogeneidade na abundância e distribuição de assembleias aquáticas relacionada aos fluxos alimentares e à proximidade da superfície também é discutida por outros autores (e.g., Datry et al., 2005). Esta heterogeneidade em relação a abundância é observada nas cavernas do PETAR, onde algumas espécies apresentaram maior número de indivíduos em áreas próximas às entradas e outras em regiões mais profundas, como no caso do gastrópode troglófilo *Potamolithus* sp. 5 da Caverna Santana.

Um estudo realizado na região do oeste da Virgínia (EUA) verificou relação positiva entre a extensão das cavernas e a riqueza de espécies troglóbias (Schneider & Culver, 2004). Estes autores afirmam que amostrando as maiores cavernas da região é possível acessar a maioria de suas espécies troglóbias. Entretanto, não necessariamente cavernas maiores possuem maior número de troglóbios, uma vez que a ocorrência destes está relacionada com processos históricos (Barr & Holsinger, 1985). Por exemplo, no PETAR o Sistema Alambari, formado pelas cavernas Alambari de Cima (1.580 m) e Alambari de Baixo (755 m), é considerado um *spot* de alta diversidade de troglóbios (Trajano et al., 2016). Este sistema possui menor extensão e maior número de espécies troglóbias quando comparado às cavernas maiores, como a Pescaria (2.780 m) e a Água Suja (2.985 m). Além disso, como observado para decápodes e gastrópodes, muitas espécies troglóbias do PETAR são endêmicas a uma única caverna ou sistema (Fernandes et al., 2013; Bichuette & Trajano, 2018) tornando-se fundamental investigar o conjunto de cavidades ou sistemas de cavernas para compreensão efetiva da distribuição mínima dos troglóbios na região, diferente do proposto por Schneider & Culver (2004).

No PETAR, as cavernas com maior riqueza de espécies (Água Sumida, Temimina, e Aranhas) não apresentaram maiores valores de distinção taxonômica, como observado em cavernas de outras regiões do Brasil (Gallão & Bichuette, 2015; Bichuette et al., 2019; Monte & Bichuette, 2020). De acordo com estes autores, menores valores de distinção taxonômica em cavernas podem estar relacionados à similaridade faunística com outras cavernas da região e à presença de táxons comuns; à

homogeneidade ambiental (e.g., mesmo tipo de substrato); e aos impactos antrópicos devido à visitação (e.g., pisoteamento no solo e poluição sonora que afasta os morcegos e diminui quantidade de guano) e outras atividades, como a mineração. As cavernas Água Sumida, Temimina e Aranhas compartilham diversos táxons (para mais detalhes, ver Capítulo 1), o que contribui para uma menor distinção taxonômica. Em contrapartida, estas cavernas possuem elevada riqueza por serem são ambientalmente heterogêneas (ver Capítulo 1). Ainda, a caverna Água Sumida não recebe visitas turísticas. Já as cavernas Temimina e Aranhas, ainda que não sejam intensamente visitadas quando comparadas às cavernas Santana e Água Suja, apresentam impacto significativo causado pelo turismo, pois o caminhamento de turistas ocorre pelo leito de seus rios (Fundação Florestal, 2010).

A Caverna Santana apresentou maior distinção taxonômica devido à ocorrência de espécies troglóbias e, mesmo sendo menos rica, suas espécies pertencem a táxons superiores distintos filogeneticamente, corroborando com outros estudos (Gallão & Bichuette, 2015; Monte & Bichuette, 2020). Apesar desta caverna ser a que mais recebe visitação turística no PETAR (centenas de visitantes aos finais de semana), os visitantes caminham sobre pontes e passarelas construídas e, portanto, não causam impacto direto para esta fauna (Fundação Florestal, 2010). Nas cavernas Pescaria e Água Suja, táxons não troglóbios exclusivos de cada caverna contribuíram para elevada distinção taxonômica, como observado em cavernas de Goiás (Bichuette et al., 2019). Além disso, a Gruta da Pescaria não é aberta à visitação, não sendo impactada pelo turismo. Já a Gruta Água Suja é intensamente visitada e, ao contrário da Santana, a visitação se dá por um trajeto de caminhada sobre o leito do rio fauna (Fundação Florestal, 2010) e, portanto, o monitoramento de sua fauna deve ser realizado para avaliar o impacto do turismo. Assim, a avaliação eficiente da diversidade e o planejamento da conservação de comunidades subterrâneas aquáticas não deve ser baseado em uma única medida de biodiversidade (e.g., riqueza), mas deve levar em consideração outras características da comunidade, como o status filogenético das espécies, assim como proposto para ecossistemas de água doce em geral (Heino et al., 2005).

Apesar das cavernas estudadas estarem dentro de uma unidade de conservação, além do impacto gerado pelo turismo, a região apresenta contaminação de ambientes terrestres e aquáticos decorrente principalmente de agricultura (pesticidas) e assentamentos humanos (esgoto doméstico) (Moraes et al., 2002). Assim, solos poluídos em áreas acima dos afloramentos podem contaminar a água que percola e é armazenada em aquíferos epicársticos, os quais podem ser uma via de contaminação para outros habitats, como rios presentes nas cavernas (Pipan, 2015). As

águas dos rios de todas cavernas estudadas foram avaliadas como de excelente balneabilidade, mas como não potáveis devido a presença de coliformes totais, fecais e *Escherichia coli* (Fundação Florestal, 2010), o que reforça a necessidade de monitoramento da fauna aquática da região.

5. Conclusão

Estudos que visam avaliar a fauna aquática subterrânea de uma região devem considerar a heterogeneidade ambiental em amostragens, uma vez que espécies exclusivas podem ser encontradas em diferentes hierarquias geográficas (e.g., cavernas de diferentes sub-bacias) e hidrológicas (e.g., diferentes tipos de habitats). A ocorrência de espécies raras e endêmicas é comum em cavernas e, por isso, mesmo após diversas amostragens, dificilmente a riqueza total de espécies é acessada. Isto reforça a necessidade de amostragens padronizadas e em diferentes ciclos anuais para a obtenção de dados mais completos sobre a fauna de determinada região.

Além disso, cavernas de diferentes tamanhos devem ser amostradas, pois nem sempre cavernas maiores possuem maior riqueza. Diversos fatores, além da dimensão das cavernas, contribuem para a riqueza e abundância de espécies, como a disponibilidade de recursos alimentares e microhabitats, a influência de variáveis abióticas e, no caso das espécies troglóbias, de fatores históricos. Ainda, cavernas que apresentam maior diversidade filogenética não necessariamente são as mais ricas, mas aquelas que possuem mais troglóbios ou táxons não troglóbios filogeneticamente distintos. Assim, cavernas que possuem espécies raras e endêmicas, elevada distinção taxonômica e que apresentam impactos, como visitação turística e contaminação de águas, devem ter sua fauna monitorada, pois tais impactos podem levar à perda dessa biodiversidade única.

6. Agradecimentos

Somos gratas aos guias (Jurandir A dos Santos, Gastão A Conceição, Ozeas Ferreira, João Paulo S Almeida, Joilson S Barbosa) e aos que auxiliaram em campo (BGO do Monte, CS Fernandes, CM Borges, DM von Schimonsky, G Damasceno, JE Gallão, JS Gallo, MP Bolfarini); aos gestores (Rodrigo JS Aguiar e Juliana Conrado) e funcionários do PETAR e a Fabio SC Cruz pelo apoio logístico; aos grupos de

espeleologia - Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME), União Paulista Espeleológica (UPE), Grupo da Geologia de Espeleologia – USP (GGEO) e Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas (GBPE) pela disponibilização e cessão do uso dos mapas das cavernas; aos especialistas que identificaram o material zoológico: O Rocha, T Ribeiro, K Reis, M Duarte, S Trivinho-Strixino, R Freitas, MS Araújo, R Guillermo-Ferreira, LR Penoni, RKF Borges, CS Fernandes, AM Leal-Zanchet; a A Gambarini, JE Gallão e LBR Fernandes pelas fotografias; a AMP Martins-Dias, coordenadora do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitoides da Região Sudeste Brasileira (INCT Hympar Sudeste – Processo FAPESP 2008/57949-4 e CNPq 573802/2008-4) pela disponibilidade do uso do estereomicroscópio; ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - UFSCar (PPG-ERN) pela infraestrutura para o desenvolvimento do trabalho; ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) (nº 28992-11) e Instituto Florestal do Estado de São Paulo (processo SMA nº 260108 – 002.120/2017) pela autorização de coleta; à Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da UFSCar (nº 8246020517) pela permissão do uso de animais vertebrados na pesquisa. TZ foi financiada pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001; MEB pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (bolsa produtividade - 303715/2011-1, 308557/2014-0, 310378/2017-6; projeto regular - 57413/2014-0; e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP (2008/05678-7 e 2010/08459-4).

7. Referências

- Bakalowicz, M., 2012. Epikarst In White, W. B., & D. C. Culver (eds), *Encyclopedia of Caves*. Elsevier Press, Amsterdam: 284–288.
- Barr, T. C., & J. R. Holsinger, 1985. Speciation in cave faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 313–337.
- Bichuette, M. E., L. B. Simões, T. Zepon, D. M. von Schimonsky, & J. E. Gallão, 2019. Richness and taxonomic distinctness of cave invertebrates from the northeastern state of Goiás, central Brazil: A vulnerable and singular area. *Subterranean Biology* 29: 1–33.
- Bichuette, M. E., & E. Trajano, 2018. Diversity of *Potamolithus* (Littorinimorpha, Truncatelloidea) in a high-diversity spot for troglobites in southeastern Brazil: Role of habitat fragmentation in the origin of subterranean fauna, and conservation status. *Subterranean Biology* 25: 61–88.
- Bonacci, O., T. Pipan, & D. C. Culver, 2009. A framework for karst ecohydrology. *Environmental Geology* 56: 891–900.

- Brancelj, A., 2004. Biological sampling methods for epikarst water. In WK, J., D. Culver, & J. Herman (eds), Epikarst. Proceedings of the symposium October 1–4, 2003. Waters Institute Special Publ, Sheperdstown, West Virginia, USA: 99–103.
- Brancelj, A., C. Boonyanusith, S. Watiroyam, & L. O. Sanoamuang, 2013. The groundwater-dwelling fauna of South East Asia. *Journal of Limnology* 72: 327–344.
- Brasil, 2008. Lei nº 11.794, de 8 de outubro de 2008. Regulamenta o inciso VII do § 1º do art. 225 da Constituição Federal, estabelecendo procedimentos para o uso científico de animais; revoga a Lei no 6.638, de 8 de maio de 1979; e dá outras providências. Diário Oficial da União de 09/10/2008, Brasília, DF, 1.
- Campanha, G., 1991. Tectônica proterozóica no Alto e Médio Vale do Ribeira, Estados de São Paulo e Paraná. Universidade de São Paulo.
- Chambers, J. M., 1992. Chapter 4 of Statistical Models in S In Chambers, J. M., & T. J. Hastie (eds), Linear models. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Chao, A., 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783–791.
- Chao, A., N. J. Gotelli, T. C. Hsieh, E. L. Sander, K. H. Ma, R. K. Colwell, & A. M. Ellison, 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84: 45–67.
- Cianciaruso, M. V., I. A. Silva, & M. A. Batalha, 2009. Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community ecology. *Biota Neotropica* 9: 93–103.
- Clarke, K. R., & R. M. Warwick, 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties.pdf. *Journal of Applied Ecology* 35: 523–531.
- Clarke, K. R., & R. M. Warwick, 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: Variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series* 216: 265–278.
- Costa, C., S. Ide, & C. E. Simonka, 2006. Insetos Imaturos – Metamorfose e identificação. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Culver, D. C., & T. Pipan, 2009. The biology of caves and other subterranean habitats. Oxford University Press, Oxford.
- Datry, T., F. Malard, & J. Gibert, 2005. Response of invertebrate assemblages to increased groundwater recharge rates in a phreatic aquifer. *Journal of the North American Benthological Society* 24: 461–477.
- Dessen, E. M. B., V. R. Eston, M. S. Silva, M. T. Temperini-beck, & E. Trajano, 1980. Levantamento preliminar da fauna de cavernas de algumas regiões do Brasil. *Ciência e Cultura* 32: 714–725.
- Dole-Olivier, M. J., F. Castellarini, N. Coineau, D. M. P. Galassi, P. Martin, N. Mori, A. Valdecasas, & J. Gibert, 2009. Towards an optimal sampling strategy to assess groundwater biodiversity : comparison across six European regions. *Freshwater Biology* 54: 777–796.
- Dreybrodt W, 1988. Processes in karst systems. Series in Physical Environment. Springer, Heidelberg.
- Fernandes, C. S., M. E. Bichuette, & S. L. de S. Bueno, 2013. Distribution of cave-dwelling *Aegla* spp. (Decapoda: Anomura: Aeglididae) from the Alto Ribeira karstic area in southeastern Brazil based on geomorphological evidence. *Journal of Crustacean Biology* 33: 567–575.
- Ford, D., & P. Williams, 2007. Karst Hydrogeology and Geomorphology. Karst Hydrogeology and Geomorphology. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.

- Fundação Florestal, 2010. Plano de manejo espeleológico - PETAR. São Paulo, 720.
- Galassi, D. M. P., R. Huys, & J. W. Reid, 2009. Diversity, ecology and evolution of groundwater copepods. *Freshwater Biology* 54: 691–708.
- Gallão, J. E., & M. E. Bichuette, 2015. Taxonomic distinctness and conservation of a new high biodiversity subterranean area in Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 209–217.
- Gotelli, N. J., & R. K. Colwell, 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379–391.
- Heino, J., J. Soininen, J. Lappalainen, & R. Virtanen, 2005. The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms. *Limnology oceanography* 50: 978–986.
- Hsieh, T. C., K. H. Ma, & A. Chao, 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1451–1456.
- Hsieh, T. C., K. H. Ma, & A. Chao, 2020. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. , <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software-download/>.
- Juberthie, C., 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world In Wilkens, H., D. C. Culver, & W. F. Humphreys (eds), *Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam: 17– 39.
- Karmann, I., & J. A. Ferrari, 2002. Carste e cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP In Winge, M., C. Schobbenhaus, C. Souza, & A. Fernandes (eds), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos – (SIGEP)*, Brasília: 401–413.
- Karmann, I., & L. E. Sánchez, 1979. Distribuição das rochas carbonáticas e províncias espeleológicas do Brasil. *Espeleo-Tema* 13: 105–107.
- Krantz., G. W., & D. E. Walter, 2009. *A Manual of Acarology*. Texas Tech University Press, Texas.
- Magurran, A. E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford.
- Maia, K., S. Bueno, & E. Trajano, 2013. Ecologia populacional e conservação de eglídeos (Crustacea: Decapoda: Aeglidae) em cavernas da área cárstica do Alto Ribeira, em São Paulo. *Revista da Biologia* 10: 40–45.
- Malard, F., M.-J. Dole-Olivier, J. Mathieu, F. Stoch, C. Boutin, A. Brancelj, A. I. Camacho, F. Fiers, D. Galassi, J. Gibert, T. Lefebure, P. Martin, B. Sket, & A. G. Valdecasas, 2002. *Sampling Manual for the Assessment of Regional Groundwater Biodiversity - PASCALIS Project Report*. , 74.
- McCafferty, W. P., 1983. *Aquatic Entomology*. Jones and Bartlett Publishers, Inc, Boston.
- Monte, B. G. O., & M. E. Bichuette, 2020. Taxonomic Distinctness of the subterranean fauna from Peruaçu Caves National Park, state of Minas Gerais, eastern Brazil. *Biota Neotropica* 20: 1–20.
- Moraes, R., W. G. Landis, & S. Molander, 2002. Regional risk assessment of a brazilian rain forest reserve. *Human and Ecological Risk Assessment* 8: 1779–1803.
- Mugnai, R., J. L. Nessimian, & D. Baptista, 2010. *Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Technical Books, Rio de Janeiro.
- Nimer, E., 1977. *Geografia do Brasil - Região Sudeste*. Rio de Janeiro.

- Oksanen, J., M. Blanchet, Guillaume F. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, E. Stevens, M. Henry H., Szoecs, & H. Wagner, 2019. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. , <https://cran.r-project.org/package=vegan>, version 2.5-6.
- Pipan, T., 2015. The role of epikarst fauna as indicators of subterranean aquatica ecosystem health In Hajna, N. Z., N. Ravbar, J. Rubinić, & M. Petrič (eds), *Life and water on karst: monitoring of transboundary water resources of Northern Istria*. Založba ZRC, Ljubljana: 75–81.
- Pipan, T., & D. C. Culver, 2005a. Copepod distribution as an indicator of epikarst system connectivity. *Hydrogeology Journal* 15: 817–822.
- Pipan, T., & D. C. Culver, 2005b. Estimating biodiversity in the epikarstic zone of a West Virginia cave. *Journal of Cave and Karst Studies* 62: 103–109.
- Pipan, T., & D. C. Culver, 2007. Regional species richness in an obligate subterranean dwelling fauna - Epikarst copepods. *Journal of Biogeography* 34: 854–861.
- Pipan, T., & D. C. Culver, 2013. Forty years of epikarst: What biology have we learned?. *International Journal of Speleology* 42: 215–223.
- Pipan, T., D. C. Culver, F. Papi, & P. Kozel, 2018. Partitioning diversity in subterranean invertebrates: The epikarst fauna of Slovenia. *PLoS ONE* 13: 1–19.
- Poulson, T. L., & W. B. White, 1969. The cave environment. *Science* 67: 103–109.
- R Core Team, 2019. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria, <https://www.r-project.org/>.
- Rafael, J. A., G. A. R. Melo, C. J. B. Carvalho, S. A. Casari, & R. Constantino, 2012. *Insetos do Brasil – Diversidade e taxonomia*. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Rouch, R., & D. L. Danielopol, 1997. Species richness of microcrustacea in subterranean freshwater habitats. comparative analysis and approximate evaluation. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 82: 121–145.
- Rubiolli, E., A. Auler, D. Menin, & R. Brandi, 2019. *Cavernas – Atlas do Brasil Subterrâneo*. Brasília.
- Schneider, K., & D. C. Culver, 2004. Estimating subterranean species richness using intensive sampling and rarefaction curves in a high density cave region in West Virginia. *Journal of Cave and Karst Studies* 66: 39–45.
- Segers, H., 2008. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 49–59.
- Segura, M. O., F. Valente-Neto, & A. Fonseca-Gessner, 2011. A Family level key to aquatic Coleoptera (Insecta) of Sao Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 11: 393–412.
- Simões, L. B., T. C. dos S. Ferreira, & M. E. Bichuette, 2013. Aquatic biota of different karst habitats in epigeal and subterranean systems of Central Brazil - visibility versus relevance of taxa. *Subterranean Biology* 11: 55–74.
- Simon, K. S., T. Pipan, & D. C. Culver, 2007. A conceptual model of the flow and distribution of organic carbon in caves. *Journal of Cave and Karst Studies* 69: 279–284.
- Souza-Silva, M., & R. L. Ferreira, 2015. Cave invertebrates in Espírito Santo state, Brazil: A primary analysis of endemism, threats and conservation priorities. *Subterranean Biology* 16: 79–102.
- Souza-Silva, M., R. P. Martins, & R. L. Ferreira, 2011. Cave lithology determining the structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Biodiversity and Conservation* 20: 1713–1729.

- Trajano, E., 1987. Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. *Revista Brasileira de Zoologia* 3: 533–561.
- Trajano, E., 1991. Population ecology of *Pimelodella kronei*, troglobitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodiidae). *Environmental Biology of Fishes* 30: 407–421.
- Trajano, E., 2010. Políticas de conservação e critérios ambientais: princípios, conceitos e protocolos. *Estudos Avançados* 24: 135–146.
- Trajano, E., J. E. Gallão, & M. E. Bichuette, 2016. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. *Biodiversity and Conservation* 25: 1805–1828.
- Voigt, M., 1957. *Rotatoria Di Rädertiere Mitteleuropas*. Borntraeger, Berlin.
- Weinstein, P., & D. Slaney, 1995. Invertebrate faunal survey of Rope Ladder Cave, Northern Queensland: a comparative study of sampling methods. *Australian Journal of Entomology* 34: 233–236.
- Wickham, H., 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wilke, C. O., 2019. cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for “ggplot2.”
- Williams, P. H., C. J. Humphries, & R. I. Vane-Wright, 1991. Measuring biodiversity: taxonomic relatedness for conservation priorities. *Australian Systematic Botany* 4: 665–679.
- Williams, P. W., 2008. The role of the epikarst in karst and cave hydrogeology: A review. *International Journal of Speleology* 37: 1–10.
- Wilson, M. S., & H. C. Yeatman, 1959. Free-living copepods In Edmondson, W. T. (ed), *Fresh-water biology*. John Wiley & Sons Ltd, New York: 1248.

Táxons	Género/ especie	Clas	CAVERNAS												Det	
			CS		SU		AS		AR		PE		TE			
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av		
Sf. Loricariinae	cf. <i>Harttia</i> sp. 1	TF												3	15	MEB
Sf. Neoplecostominae	cf. <i>Harttia</i> sp. 2	TF									1	1				MEB
	<i>Isbrueckerichthys alipionis</i> (Gosline, 1947)	TF	5	3			1	7								MEB
C. Arachnida																
Sc. Acari																
O. Prostigmata																
So. Hydrachnidia	sp. n. 1	TF												1		MSA
	sp.	TF					1									MSA
C. Copepoda																
O. Cyclopoida	sp.	TF							1		1			6		MD
O. Harpacticoida	sp.	TF			1		3		1		1			2		MD
C. Malacostraca																
O. Amphipoda																
F. Hyalellidae	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	TF					23	3	32	2						LRP/ RFB
	<i>Hyalella</i> sp.n. 2	TF												4		LRP/ RFB
	<i>Hyalella</i> sp. n. 8	TM	5	1												LRP/ RFB
O. Decapoda																
F. Aeglidae	<i>Aegla schmitti</i> Hobbs, 1979	TF		1	1									4	169	CSF
F. Palaemonidae	<i>Macrobrachium</i> aff. <i>iheringi</i> (Ortmann, 1897)	TF					4	4	3	25						CSF
F. Trichodactylidae	<i>Trichodactylus</i> aff. <i>fluviatilis</i> Latreille, 1828	TF					1									
O. Ostracoda	sp.	TF			1											
C. Insecta																
O. Coleoptera																
F. Dryopidae	sp. 1	TF												1		RF
	sp. 2	TF			2		2									RF
	sp. 3	TF					2									RF
F. Elmidae	sp. 2	TF									1					RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 1	TF					1				3					RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 2	TF					1									RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 3	TF			3		2		1							RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 4	TF			1		3									RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 5	TF					3		1				4			RF
	<i>Hexacylloepus</i> sp. 2	TF					1		1							RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 2	TF			1		2		3							RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 5	TF							1							RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 6	TF			1				1							RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 1	TF					3									RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 3	TF			1		1									RF
	<i>Microcyllloepus</i> sp. 1	TF					3				1		1			RF

Táxons	Gênero/ espécie	Clas	CAVERNAS												Det		
			CS		SU		AS		AR		PE		TE				
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av			
	<i>Microcylloepus</i> sp. 2	TF			2		1										RF
	<i>Microcylloepus</i> sp. 3	TF					1								1		RF
	<i>Neoelmis</i> sp. 1	TF					1										RF
	<i>Neoelmis</i> sp. 2	TF					1		1								RF
	<i>Xenelmis</i> sp. 1	TF										1					RF
	<i>Xenelmis</i> sp. 2	TF										1					RF
F. Gyrinidae	<i>Gyretes</i> sp.	TF							22	29							RF
F. Hydrophilidae	sp.	TF					3										RF
F. Psephenidae	sp.	?					1		1			1					RF
O. Diptera																	
So. Nematocera																	
F. Chironomidae																	
Sf. Chironominae																	
T. Chironomini	<i>Nilothauma</i> sp.	TF					1										STS
T.	<i>Phaenopsectra</i> sp.	TF								8							STS
T. Pseudochironomini	gen. n. sp. n.	TF	25		48		2					1					STS
T. Tanytarsini	<i>Rheotanytarsus</i> sp.	TF			1		20					5					STS
	<i>Tanytarsus</i> sp.	TF					1										STS
Sf. Orthoclaadiinae	<i>Corynoneura</i> sp.	TF					1		1			1					STS
	<i>Cricotopus</i> sp.	TF	1												1		STS
	<i>Lopescladius</i> sp.	TF													2		STS
	<i>Nanocladius</i> sp.	TF								1							STS
	<i>Parametricnemus</i> sp.	TF	1				10		2			4		10			STS
Sf. Tanypodinae																	
T. Procladiini	<i>Djalmabatista</i> sp.	TF	10		1												STS
T. Pentaneurini	<i>Ablabesmyia</i> sp.	TF					4								1		STS
F. Tipulidae	sp. 1	TF					3			2					3		
	sp. 2	TF								1					1		
	sp. 3	TF					2			2							
	sp. 4	TF													1		
F. Ceratopogonidae	sp. 1	TF			2												
	sp. 2	TF								3					1		
F. Dixidae	sp.	?					1										
F. Simuliidae																	
Sf. Simuliinae																	
T. Simuliini	<i>Simulium</i> sp.	?			3		26		2			12		1			STS
O. Ephemeroptera																	
F. Baetidae	sp.	?					3		3			2		1			
F. Caenidae	sp.	?												1			
F. Euthyplociidae	sp.	?								7							
F. Leptohyphidae	sp.	?					17							8			
F. Leptophlebiidae	sp. 1	?					10							209	94		

Táxons	Gênero/ espécie	Clas	CAVERNAS												Det
			CS		SU		AS		AR		PE		TE		
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	
O. Ploima F. Lecanidae	sp. 1	?	1		7		10		1		1		5		
	sp. 2	?	1												
	<i>Lecane</i> aff. <i>arcuata</i> Bryce, 1981	?									1				TR
	<i>Lecane</i> cf. <i>bullae</i> (Gosse, 1851)	?					1								TR
	<i>Lecane</i> aff. <i>flexilis</i> (Gosse, 1886)	?									2				TR
	<i>Lecane</i> aff. <i>hamata</i> (Stokes, 1896)	?									1				TR
	<i>Lecane</i> aff. <i>pyriformes</i> (Daday, 1905)	?			2									1	TR/ KR
	<i>Lecane</i> sp.	?	1		7		9		4		14			2	TR TR/ OR
	<i>Lecane</i> sp. n. <i>Lecane</i> cf. <i>hornemanni</i> (Ehrenberg, 1834)	?									1				TR
	?	?	2		1										TR
F. Lepadellidae	sp.	?			1		5		2		2			TR	
	<i>Colurella</i> sp. <i>Colurella</i> cf. <i>colurus</i> (Ehrenberg, 1830)	?			1		4				2			TR	
	<i>Colurella</i> cf. <i>uncinata</i> (Müller, 1773)	?			1									TR	
	<i>Lepadella</i> aff. <i>patella</i> (Müller, 1773)	?			1				1		1		2	TR	
	<i>Lepadella</i> sp.	?			2		3				1		5	TR	
F. Notommatidae	<i>Cephalodella</i> sp.	?			13						1			TR	
C. Gastropoda O. Caenogastropoda															
F. Hydrobiidae	<i>Potamolithus</i> sp. 4	TF			90	139								MEB	
	<i>Potamolithus</i> sp. 5	TF	44	399										MEB	
	<i>Potamolithus</i> sp. 6	TF					2							MEB	
	<i>Potamolithus</i> sp. 9	TB								102	841			MEB	
O. Pulmonata SpO. Basommatophora															
F. Ancyliidae	cf. <i>Uncancyllus</i> sp.	TF			42	48	1		1		15	1		MEB	
F. Planorbidae	sp.	TF					3							MEB	
F. Helicinidae	sp.	TF					1							MEB	
IC. Heterobranchia	sp.	AC					1							MEB	
C. Clitellata															
O. Haplotaxida	sp. 1	TF			2		3		1				2		
	sp. 2	TF					1								
	sp. 4	TF							1						
	sp. 6	TF			1										
O. Hirudinea	sp.	AC							1						

CAPÍTULO 3

Fragilidade da fauna de cavernas da área cárstica do Alto Ribeira, sudeste do Brasil: propostas de manejo e conservação

Resumo

Comunidades subterrâneas são consideradas frágeis e vulneráveis a alterações ambientais, pois possuem menor riqueza e abundância de espécies e são mais estáveis quando comparadas às comunidades epígeas. Ainda, podem apresentar espécies endêmicas, relictuais e troglóbias que geralmente possuem populações pequenas e com baixa resiliência. O Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, possui cavernas com intensa visitação turística. Seu Plano de Manejo Espeleológico (PME) foi realizado em 2008 e aprovado somente em 2018. Este estudo teve como objetivo verificar a fragilidade da fauna aquática e terrestre em sete cavernas do PETAR e seu entorno, a fim de propor estratégias de manejo e conservação. Para isso, foram realizadas cinco amostragens sistematizadas da fauna. Os graus de fragilidade da fauna (baixo, médio, alto e máximo) foram determinados baseando-se nos critérios propostos no PME. Estes consideraram a ocorrência de espécies novas e troglóbias com distribuição restrita e/ou com baixas densidades populacionais e presentes em listas de fauna ameaçada de extinção, assim como alta riqueza de espécies, principalmente indicadoras de boa qualidade da água. Tanto para a fauna aquática quanto para a terrestre, seis cavernas foram consideradas de fragilidade máxima e uma de fragilidade alta. As fragilidades de cada setor das cavernas variaram de média a máxima considerando-se a fauna aquática, e de baixa à máxima considerando-se a fauna terrestre. Para todas as cavernas estudadas, o caminhamento proposto no PME permanece adequado. Em setores com fragilidade máxima e alta é recomendada a construção de pontes sobre os rios e de passarelas suspensas em áreas terrestres. Em setores com fragilidade média ou baixa, o caminhamento deve ser restringido aos substratos que já foram mais pisoteados. Ainda, devem ser realizados o monitoramento da fauna, a fiscalização das atividades e a educação ambiental e patrimonial. Considerando-se a fragilidade da fauna e os impactos presentes na região, é necessário que os limites do PETAR sejam ampliados para que sua fauna subterrânea seja efetivamente protegida.

Palavras-chave: bioindicadores, espécies ameaçadas, riqueza, troglóbios, turismo.

Abstract

Subterranean communities are considered fragile and vulnerable to environmental changes because they have lower species richness and abundance and are more stable when compared to epigeal communities. Moreover, they may have endemic, relict and troglobitic species, which generally have small populations and low resilience. The Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), state of São Paulo, has caves with intense tourist visitation. Its Speleological Management Plan (SME) was carried out in 2008 and approved only in 2018. This study aimed to verify the fragility of the aquatic and terrestrial fauna in seven caves of PETAR and its surroundings, in order to propose management and conservation strategies. For this, five systematic samplings of fauna were performed. The fauna fragility degrees (low, medium, high, and maximum) were determined based on criteria proposed in the SME. These considered the occurrence of new and troglobitic species with restricted distribution and/or with low population densities, and present in lists of endangered fauna, as well as high species richness, mainly indicators of good water quality. For both aquatic and terrestrial fauna, six caves were considered of maximum fragility and one of high fragility. The fragility of each sector of the caves varied from medium to maximum considering the aquatic fauna, and from low to maximum considering the terrestrial fauna. For all the caves studied, the route proposed in the SME remains adequate. In sectors with maximum and high fragility, the construction of bridges over streams and suspended walkways in terrestrial areas is recommended. In sectors with medium or low fragility, the routes should be restricted to substrates that have already been trampled. In addition, fauna monitoring, inspection of activities, and environmental and patrimonial education must be carried out. Considering the fragility of the fauna and the impacts in the region, the limits of PETAR should be extended for its subterranean fauna be effectively protected.

Keywords: bioindicators, threatened species, richness, troglobites, tourism.

1. Introdução

1.1. A fragilidade do ambiente subterrâneo e seus habitantes

A fragilidade é uma propriedade inerente de um ecossistema e pode ser definida como o inverso da estabilidade (Nilsson & Grelson, 1995). De maneira geral, a fragilidade e a estabilidade de um ecossistema estão relacionadas ao grau de alteração na abundância e na composição das espécies resultantes de uma perturbação (Nilsson & Grelson, 1995). Como diversos processos ecológicos estão relacionados a essas alterações, a fragilidade do ecossistema é um critério de avaliação central no manejo da conservação (Nilsson & Grelson, 1995). Dessa forma, compreender as respostas de um ecossistema a extinções e invasões de espécies é fundamental para avaliar sua fragilidade (Nilsson & Grelson, 1995). Além disso, espécies indicadoras de alterações no ecossistema (como bioindicadoras de qualidade da água) podem indicar possíveis efeitos de distúrbios em outras espécies com necessidades de habitat semelhantes (Noss, 1990; Nilsson & Grelson, 1995).

O ambiente subterrâneo consiste em espaços interconectados do subsolo com dimensões heterogêneas, formando um *continuum* disponível à colonização por seres vivos (Juberthie & Decu, 1994; Juberthie, 2000). As cavernas e outros habitats (*e.g.*, meio intersticial, hiporreico, epicarste) fazem parte deste ambiente que tem como principais características a relativa estabilidade ambiental (baixa amplitude térmica e elevada umidade relativa do ar) e a ausência de luz, e conseqüentemente de fotoperíodo, nas zonas mais profundas (Juberthie, 2000). Em decorrência destas características abióticas, as comunidades subterrâneas geralmente possuem menor riqueza e abundância de espécies (Culver & Sket, 2000) e são consideradas mais estáveis do que as comunidades epígeas (superficiais) (Simon et al., 2003). Portanto, mesmo pequenos impactos podem causar alterações significativas na dinâmica trófica de redes alimentares subterrâneas (Poulson & Lavoie, 2000; Wood et al., 2008).

Ainda, devido à relativa estabilidade ambiental e à fragmentação de habitats subterrâneos, é comum encontrar táxons endêmicos e relictuais (*i.e.*, táxons com parentes epígeos que foram extintos regional ou globalmente) neste ambiente (Poulson & White, 1969; Gibert & Deharveng, 2002). Espécies troglóbias (*i.e.*, que têm suas populações fonte restritas ao ambiente subterrâneo) (Trajano, 2012) geralmente possuem especializações morfológicas, fisiológicas e comportamentais associadas à vida neste meio, chamadas de troglomorfismos (Christiansen, 2012). Estas espécies frequentemente possuem populações pequenas e com baixa resiliência e, portanto, são

frágeis e vulneráveis a alterações ambientais (Trajano et al., 2016).

De acordo com Gallão & Bichuette (2018), das 14 categorias propostas por Primack & Rodrigues (2001) que indicam a vulnerabilidade à extinção de uma espécie, os troglóbios se encaixam em ao menos oito: área de ocorrência limitada; uma ou poucas populações conhecidas; pequenas populações; baixa densidade populacional; espécies que não são dispersores eficazes; baixa variabilidade genética; espécies que requerem nichos especiais; espécies que ocorrem em ambientes estáveis.

1.2. Manejo ambiental e impactos em cavernas da área cárstica do Alto Ribeira

A área cárstica do Alto Ribeira, uma das mais expressivas áreas cársticas brasileiras, reúne complexos sistemas de cavernas e feições cársticas únicas (Karmann & Sánchez, 1979; Karmann & Ferrari, 2002). Além disso, esta área é considerada um *spot* de alta diversidade de troglóbios (Trajano et al., 2016). O Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), localizado no sul do estado de São Paulo, foi criado em 1958 pelo Decreto estadual nº 32.283 (São Paulo, 1958). O parque faz parte do contínuo ecológico de Paranapiacaba, composto pelos Parques Estaduais Carlos Botelho, Intervales, Turístico do Alto Ribeira e a Estação Ecológica de Xitué. Este contínuo representa uma das áreas mais bem conservadas de remanescentes de Mata Atlântica no Brasil, com mais de 120.000 ha de florestas, e faz parte da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica (Fundação Florestal, 2010).

Os primeiros trabalhos de manejo ambiental e turístico das cavernas do PETAR ocorreram nos anos de 1970 (Lino, 1976; São Paulo, 1976), e começaram a ser implantados em 1983 por meio da constituição de uma equipe multidisciplinar e instalação de equipamentos de apoio à visitação (Fundação Florestal, 2010). Entretanto, o Plano de Manejo Espeleológico (PME), necessário para orientar o uso do patrimônio natural, visando a conservação e o manejo sustentável, foi executado em somente 2008 quando a Fundação Florestal firmou Termos de Ajustamento de Conduta (TAC) com o Ministério Público Federal (MPF) após a interdição das cavernas pelo Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) (Fundação Florestal, 2010). Apenas em 2018, o PME do PETAR foi aprovado pela Resolução SMA nº 57 (São Paulo, 2018).

No que diz respeito à fauna associada às cavernas, o PME teve como objetivo geral caracterizar a composição faunística, os recursos tróficos, as zonas e os substratos disponíveis, visando subsidiar as ações de manejo e monitoramento de impactos, como o estabelecimento das rotas para os visitantes dentro das cavernas

(Fundação Florestal, 2010). Para isso, em cada caverna, uma ou duas amostragens sistemáticas foram realizadas, utilizando-se diferentes aparatos de coleta para a fauna (Fundação Florestal, 2010). Entretanto, as duas amostragens foram insuficientes para a caracterização da fauna presente em cada caverna, como mencionado no próprio PME (Fundação Florestal, 2010) e como esperado para estudos em cavernas (Trajano, 2010).

Os parâmetros para determinação do grau de fragilidade da fauna no PME basearam-se em critérios internacionalmente aceitos para prioridades de proteção de ecossistemas subterrâneos (Trajano, 2000; Fundação Florestal, 2010). Estes incluem: presença de espécies/populações endêmicas (troglóbios); alta biodiversidade total; táxons relictuais, táxons basais em filogenias, populações altamente especializadas; localidades-tipo de táxons; populações variáveis, com especialização clinal ao meio subterrâneo; locais de reprodução/nidificação; comunidades com habitat, interações tróficas ou outras características ecológicas peculiares (e.g., densidades populacionais excepcionalmente altas, dependência de fontes alimentares não usuais) (Trajano, 2000; Fundação Florestal, 2010). Assim, no PME os critérios considerados para avaliar a fragilidade da fauna aquática foram a ocorrência de espécies novas e de espécies troglóbias, principalmente aquelas com distribuição restrita e/ou com baixas densidades populacionais, e a alta riqueza de espécies (principalmente indicadoras de boa qualidade da água). Para espécies terrestres, foram considerados como critérios organismos troglóbios, espécies com distribuição restrita e/ou densidades populacionais baixas (Fundação Florestal, 2010).

Diversas atividades minerárias ocorreram na região do Alto Ribeira antes da criação do Parque no ano de 1958, tais como mineração de depósitos secundários de ouro associados ao cascalho fluvial (séculos XVI e XVII), exploração de chumbo e prata (segunda metade século XIX) e mineração de calcário para produção de cal e cimento (a partir do século XX) (Brandi & Shimada, 2006). Estudos têm indicado que a região apresenta contaminação dos ambientes terrestres e aquáticos decorrentes da mineração (presença de metais pesados devido as minas abandonadas de chumbo, prata e ouro), da agricultura (pesticidas) e de assentamentos humanos (esgoto doméstico) (Moraes et al., 2002). Durante o PME, as águas de diversos rios que atravessam as cavernas foram classificadas como não potáveis, devido à presença de coliformes totais e fecais e de *Escherichia coli* (Fundação Florestal, 2010).

Além disso, a visitação humana pode ter um impacto importante na fauna associada às cavernas devido à possíveis mudanças topoclimáticas causadas, por exemplo, por fontes de luz quente e abertura de passagens artificiais durante a

exploração e manejo, introdução de organismos epígeos exóticos e matéria orgânica em geral, compactação do solo, e perturbação direta e pisoteamento de animais (Trajano, 2000). Além dos impactos causados pelo turismo e pela poluição de ambientes terrestres e aquáticos, diversas ameaças estão presentes na região, pois áreas de cabeceiras, bacias de captação e parte de sistemas subterrâneos localizam-se fora dos limites do PETAR (Karmann & Ferrari, 2002). Assim, a avaliação da fauna subterrânea local é importante para fins de proteção e conservação (Simões et al., 2013) e para estabelecer estratégias de manejo e monitoramento em cavernas.

Dessa forma, o objetivo deste estudo foi verificar a fragilidade da fauna aquática e terrestre em cavernas da área cárstica do Alto Ribeira, utilizando-se dados de amostragens adicionais realizadas, a fim de propor estratégias de manejo e conservação da fauna subterrânea. Para isso, os critérios de fragilidade da fauna foram baseados nos critérios determinados no Plano de Manejo Espeleológico do PETAR.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em cavernas presentes na área cárstica do Alto Ribeira, a maioria das quais estão inseridas no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) (24°27'36" S, 48°36'0" O) (Figura 1). Este está localizado nos municípios de Iporanga e Apiaí, São Paulo (Fundação Florestal, 2010), na margem esquerda do médio a alto curso do Rio Ribeira de Iguape, e é drenado pelas bacias hidrográficas dos rios Betari, Iporanga e Pilões (Karmann & Ferrari, 2002) (Figura 1).

A região tem como fitofisionomia a Mata Atlântica, com o desenvolvimento de Floresta Ombrófila Densa (Fundação Florestal, 2010). É caracterizada por um clima subquente e superúmido, sem estação seca definida, com amplitudes térmicas geralmente baixas (Nimer, 1977) e médias anuais entre 20 e 22°C (Karmann & Ferrari, 2002). A precipitação anual total é em torno de 1.500 mm e a precipitação no mês mais seco e frio (julho) é maior que 30 mm (Bichuette & Trajano, 2018). As rochas calcárias, onde formaram-se as cavernas, pertencem às rochas metassedimentares Pré-Cambrianas do Grupo Açungui (Karmann & Sánchez, 1979).

2.2. Amostragens

Amostragens foram realizados em oito cavernas (Tabela 1) ao longo de cinco

ocasiões de visita (julho e novembro-dezembro/2017, abril e julho/2018 e abril/2019). Entre novembro de 2018 e março de 2019 não foi possível realizar a atividade de campo devido às fortes chuvas na região.

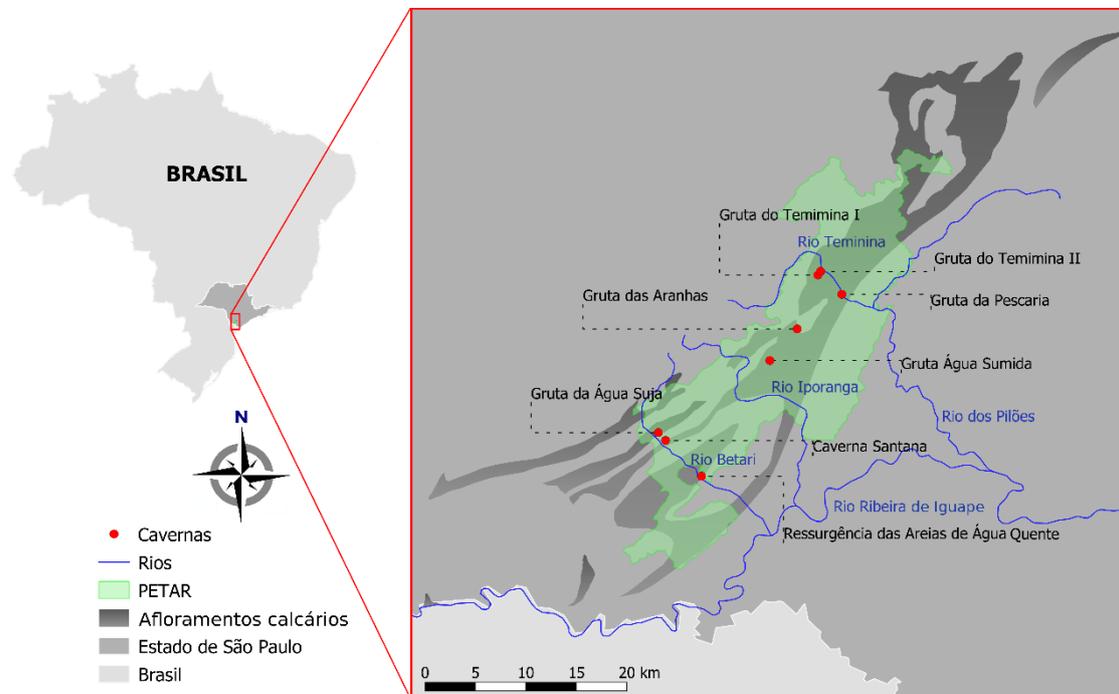


Figura 1: Localização das cavernas estudadas no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno, estado de São Paulo, Brasil. Mapa: DM von Schimonsky.

2.2.1. Rios

Em cada caverna foram delimitadas 10 bases (“setores”) de 20 metros de comprimento cada uma, considerando-se o curso do rio (Apêndice Geral - Figuras 1 a 6). Em cada ocasião de visita, cinco bases em cada caverna foram sorteadas para realizar as amostragens. O esforço amostral em cada base e em cada ocasião foi de 15 minutos pelo método de busca direta qualitativa (Weinstein & Slaney, 1995) e utilizando-se 10 *Surber* de 900 cm² de área (malha de 250 µm). Além disso, duas bases em cada caverna foram sorteadas para a instalação de redes de plâncton (malha de 20 µm).

Na Ressurgência das Areias de Água Quente não foram delimitadas bases de amostragens devido à inacessibilidade da maior parte de seu rio. Em cada ocasião de visita, o esforço amostral foi de 75 minutos pelo método de busca direta qualitativa e utilizando-se dez (10) *Surber*, além da instalação uma rede de plâncton. As amostragens foram realizadas sempre na mesma porção do rio na zona afótica da caverna, em um local anterior ao sifão (Apêndice Geral – Figura 7).

Tabela 1: Localização, projeção horizontal (extensão), informações sobre visitas turísticas, e pontos de gotejamentos e poças onde foram realizadas as amostragens nas cavernas estudadas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno (São Paulo, Brasil).

Caverna	Coordenada	Localização	Extensão (m)	Visitação turística regular (atualmente) ¹	Gotejamentos e poças onde foram realizadas as amostragens
Caverna Santana	24°54'33,8" S, 48°59'22,6" O	Núcleo Santana - PETAR	8.540	Visitação intensa. O percurso tem 495 metros equipados com passarelas de pedra, pontes e escadas ou caminhamento plano no substrato (argila ou rocha).	"CSg": Água proveniente de escoamento de um espeleotema. Localizado na base CS07.
Gruta da Água Suja	24°31'26,5" S, 48°42'28,5" O	Núcleo Santana - PETAR	2.985	Visitação intensa. O percurso tem cerca de 1000 metros. Caminhada acompanhando o leito e patamares do rio.	"SUg": Água proveniente de gotejamento/ escoamento de uma estalactite na parte superior da caverna. Localizado na base SU09. "SUu": Água proveniente de escoamento por paredes na parte inferior da caverna, forma um corpo da água de cerca de 8,7m comprimento e 4,5m largura. Escoamento ativo não acessível. Localizado na base SU10.
Gruta da Pescaria	24°24'16,6" S, 48°33'02,5" O	Núcleo Caboclos - PETAR	2.780	Não.	"PEg": Água proveniente de gotejamento de uma estalactite presente na parte superior da caverna. Localizado na base PE07.
Gruta do Temimina I ²	24°23'16,5" S, 48°34'16,5" O	Núcleo Caboclos - PETAR	52	Pouca visitação. O percurso tem cerca de 50 metros, principalmente acompanhando o leito e patamares do rio.	-
Gruta do Temimina II ²	24°23'04,2" S, 48°34'07,6" O	Núcleo Caboclos - PETAR	1.969	Pouca visitação. O percurso tem cerca de 1.500 metros, principalmente acompanhando o leito e patamares do rio.	"TEg": Água proveniente de gotejamento de um espeleotema presente na parte superior da caverna, o "chuveiro", um dos principais atrativos da caverna. Localizado na base TE06.
Gruta da Água Sumida	24°27'42,3" S, 48°36'44,1" O	Núcleo Caboclos - PETAR	298	Não.	"ASp": Água proveniente de escoamento de estalactites e da parede formando travertinos. O maior travertino possui cerca de 4,5m de comprimento x 1,2m de largura x 1m de profundidade. Escoamento ativo e acessível. Localizado na base AS06.
Gruta das Aranhas	24°26'04,0 S, 48°35'20,0" O	Núcleo Caboclos - PETAR	210	Pouca visitação. O percurso tem cerca de 100 metros, principalmente acompanhando o leito e patamares do rio.	"ARg": Água proveniente de gotejamento/ escoamento de estalactites na parte inferior da caverna. Localizado na base AR04.
Ressurgência das Areias de Água Quente	24°33'53,0" S, 48°40'15,0" O	Fora dos limites do PETAR	1.200	Não.	-

¹ Informações de acordo com o Plano de Manejo Espeleológico do PETAR (Fundação Florestal, 2010).

² As cavernas Temimina I e II são separadas apenas por uma claraboia, formando um único sistema, portanto, neste estudo consideramos estas duas cavernas como "Gruta do Temimina".

Alguns crustáceos decápodes e moluscos foram anestesiados com cristais de benzocaína e posteriormente fixados em formalina 4% e preservados em etanol 70%. Os demais invertebrados foram fixados *in loco* em etanol 70%. Peixes foram anestesiados com cristais de benzocaína, fixados em formalina 10% e preservados em etanol 70%, seguindo os protocolos de bem-estar animal dispostos na Lei nº 11.794 de 8 de outubro de 2008 (Brasil, 2008). Quando determinada espécie aparecia com frequência, seus indivíduos eram apenas contabilizados, a fim de evitar eutanásia excessiva de espécimes. Para preservação da fauna presente em amostras de água provenientes das coletas com rede de plâncton foi utilizada formalina 4%.

2.2.2. Gotejamentos e poças

Foram identificados nas cavernas amostradas um total de cinco pontos de gotejamentos intensos (“SUg”, “CSg”, “ARg”, “PEg” e “TEg”) e dois pontos de águas aprisionadas provenientes de infiltrações (“SUp” e “ASp”), ambos com seus escorrimentos ativos (ver Tabela 1). Redes de plâncton (malha de 20 µm) foram instaladas sob gotejamentos por períodos que variaram de 30 minutos a três horas e 30 minutos dependendo das condições locais. No caso de águas provenientes de gotejamentos aprisionadas em poças, utilizou-se a técnica de arrasto com a rede de plâncton (20 µm) quando não havia fluxo de água. O material foi preservado *in loco* com formalina 4%. Para mais detalhes, ver capítulo 2.

Alguns espécimes de invertebrados foram fotografados com uma câmera Leica DFC 295 acoplada a um estereomicroscópio Leica M205C com objetiva Planapo 1.0x. As figuras foram produzidas por meio de montagem de múltiplas fotos utilizando o software LAS (Leica Application Suite v. 3.7).

2.2.3. Habitats terrestres

Para a coleta de invertebrados terrestres, o esforço amostral foi de 15 minutos pelo método de busca direta qualitativa em cada base sorteada, amostrando os diferentes substratos disponíveis (*e.g.*, rochas, paredes, areia, argila, guano, acúmulos de matéria orgânica vegetal). Na Ressurgência das Areias de Água Quente as amostragens foram realizadas pelo método de busca direta qualitativa ao longo de um percurso com cerca de 300 m, desde a entrada da caverna até chegar ao local de coleta no rio (Apêndice Geral - Figura 7). Os espécimes foram preservados em etanol 70%.

2.2.4. Vertebrados (exceto peixes)

A ocorrência de vertebrados e seus vestígios, como fezes e pegadas, foram registrados, mas estes animais não foram coletados.

2.3. Análise de dados

Os espécimes foram identificados até o nível taxonômico menos inclusivo com auxílio de bibliografia especializada (Voigt, 1957; Wilson & Yeatman, 1959; McCafferty, 1983; Adis, 2002; Costa et al., 2006; Segers, 2008; Krantz. & Walter, 2009; Mugnai et al., 2010; Segura et al., 2011; Rafael et al., 2012). Gastrópodes do gênero *Potamolithus* (Hydrobiidae) foram identificados de acordo com o trabalho de Bichuette & Trajano (2018). O material também foi analisado por especialistas dos diferentes grupos taxonômicos registrados, a fim de se obter identificações mais precisas. Os espécimes foram depositados na coleção científica de fauna subterrânea do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) (Curador: ME Bichuette). Indivíduos imaturos que não puderam ser identificados ou comparados com os possíveis adultos não foram considerados nas análises a fim de se evitar vieses.

2.3.1. Determinação do grau de fragilidade

No PME consta como o grau de fragilidade máximo foi determinado. Entretanto, para os graus de fragilidade altos, médios e mínimos, os critérios não foram especificados (Fundação Florestal, 2010). Assim, a partir das amostragens realizadas neste estudo e baseando-se nos critérios de fragilidade PME (Fundação Florestal, 2010) e em critérios adicionais, o grau de fragilidade da fauna aquática e terrestre foi determinado tanto para as bases de amostragens (setores) quanto para as cavernas como um todo, de maneira a permitir as propostas de manejo mais adequadas em cada setor das cavernas.

De acordo com o PME, o grau máximo de fragilidade foi atribuído a cavernas ou setores destas com alta riqueza de espécies troglomórficas (possivelmente troglóbias) e troglóbias; e/ou troglóbios de distribuição restrita e/ou com baixas densidades populacionais, considerando-se a fauna terrestre. No caso da fauna aquática, considerou-se a ocorrência de espécies troglomórficas; e/ou troglóbios de distribuição restrita e/ou com baixas densidades populacionais; e/ou alta riqueza de espécies, principalmente indicadoras de boa qualidade da água (Fundação Florestal, 2010) (Tabela 2). Cavernas com troglóbios endêmicos (restritos a uma única caverna) (Fundação Florestal, 2010) ou com espécies presentes nas listas de espécies

ameaçadas de extinção no Estado de São Paulo (São Paulo, 2014) e no Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (ICMBio, 2018a), foram classificadas como de fragilidade máxima (Tabela 2).

Tabela 2: Critérios utilizados para a determinação do grau de fragilidade de cavernas (ou setores destas) no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno, estado de São Paulo, Brasil.

Grau de fragilidade	Critérios
Máximo	<p><i>Fauna terrestre:</i></p> <p>(1) alta riqueza de espécies troglomórficas (possivelmente troglóbias) e troglóbias; e/ou</p> <p>(2) espécies troglóbias de distribuição restrita ¹ e/ou com baixas densidades populacionais ²; e/ou</p> <p>(3) espécies presentes em lista de fauna ameaçada de extinção.</p> <p><i>Fauna aquática:</i></p> <p>(1) ocorrência de espécies troglomórficas (possivelmente troglóbias) e troglóbias; e/ou</p> <p>(2) espécies troglóbias de distribuição restrita ¹ e/ou com baixas densidades populacionais ²; e/ou</p> <p>(3) espécies presentes em lista de fauna ameaçada de extinção; e/ou</p> <p>(4) alta riqueza de espécies, principalmente indicadoras de boa qualidade da água ³.</p>
Alto	<p>(1) ocorrência de espécies não troglóbias de distribuição restrita ¹ e/ou com baixas densidades populacionais ² (terrestre/aquática); e/ou</p> <p>(2) ocorrência de espécies novas ⁴ (terrestre/aquática); e/ou</p> <p>(3) Fauna terrestre: alta riqueza de espécies. Fauna aquática: moderada riqueza de espécies e/ou de espécies indicadoras de boa qualidade da água.</p>
Médio	(1) moderada riqueza de espécies (terrestre/ aquática) e/ou ocorrência de poucas espécies indicadoras de boa qualidade da água;
Baixo	(1) baixa riqueza de espécies (terrestre/aquática).

¹ Foram consideradas espécies com distribuição restrita aquelas que ocorrem em uma única caverna.

² Foram consideradas espécies com baixas densidades populacionais aquelas que apresentam poucos indivíduos em relação à sua área de ocorrência, considerando-se a caverna como um todo.

³ Macroinvertebrados indicadores de boa qualidade da água (*i.e.*, espécies sensíveis a alterações ambientais e poluição): Megaloptera, Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Odonata, Decapoda Aeglidae, Amphipoda e Tricladida. Gastrópodes do gênero *Potamolithus* também foram considerados como bioindicadores como sugerido por Bichuette e Trajano (2018).

⁴ Foram consideradas espécies novas aquelas que ainda não haviam sido registradas/identificadas como novas em estudos anteriores e que foram confirmadas por especialistas dos respectivos grupos taxonômicos.

Foram considerados de alta fragilidade cavernas ou setores destas com espécies não troglóbias de distribuição restrita e/ou com baixas densidades populacionais; com ocorrência de espécies novas (devido à possibilidade destas cavernas tornarem-se localidades-tipo); e/ou com moderada riqueza de espécies e/ou de espécies indicadoras de boa qualidade da água; de média fragilidade aqueles com

moderada riqueza de espécies e com poucas espécies indicadoras de boa qualidade da água; e de baixa fragilidade aqueles com baixa riqueza de espécies (Tabela 2). Na proposta final de fragilidade para cada caverna, foi considerado o maior grau de fragilidade obtido para a fauna terrestre, aquática ou ambas (Fundação Florestal, 2010).

O PME também não especifica qual parâmetro caracteriza uma caverna ou um setor como de baixa, média ou elevada riqueza de espécies terrestres, aquáticas e indicadoras de boa qualidade da água. Assim, estes parâmetros foram propostos para o nível de caverna (ver Tabela 3) a partir dos dados de riqueza disponíveis no PME para as sete cavernas presentes no PETAR e que foram estudadas aqui (ver Tabela 4). A riqueza de espécies terrestres, aquáticas e bioindicadoras de cada caverna foi classificada utilizando-se a riqueza média (49 para a fauna terrestre e 17 para a aquática) calculada a partir dos dados de riqueza do PME. Cavernas que apresentaram riqueza compreendida entre o intervalo delimitado pela média $\pm 25\%$ (37 a 61 para a fauna terrestre e 14 a 21 para a aquática) foram considerados como de riqueza média (Tabela 3). Valores de riqueza abaixo deste intervalo foram classificados como de baixa riqueza e valores acima como de alta riqueza (Tabela 3).

Para o nível de setor, a riqueza de espécies bioindicadoras foi classificada da mesma maneira como explicado acima. Já para as espécies terrestres e aquáticas, devido a impossibilidade de acessar os valores de riqueza por setor a partir do PME, foram utilizados os valores médios de riqueza por setor calculados a partir dos dados obtidos neste estudo (Tabela 3).

Tabela 3: Parâmetros para classificação da riqueza de espécies aquáticas, terrestres e espécies indicadoras de boa qualidade da água para as cavernas estudadas e para as bases de amostragens (setores) em cada caverna no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno, estado de São Paulo, Brasil.

Classificação riqueza	Caverna		Setor		
	Terrestre	Aquática	Bioindicador	Terrestre	Aquática
Baixa	≤ 37	≤ 12	≤ 5	≤ 3	≤ 7
Média	38 a 61	13 a 21	6 a 10	4 a 8	8 a 14
Alta	≥ 62	≥ 22	≥ 11	≥ 9	≥ 15

Foi verificada também a ocorrência de espécies troglóbias em cavernas até então não registradas, espécies com densidades populacionais excepcionalmente altas, além da ocorrência de interações ecológicas não usuais.

No caso de gotejamentos e poças, foi verificada a ocorrência de espécies

troglobíicas/ troglóbias, espécies novas e espécies indicadoras de boa qualidade da água. Os critérios de fragilidade não foram aplicados a estes habitats, por este ser o primeiro levantamento faunístico realizado em águas provenientes de infiltração da região.

3. Resultados

Registrámos um total de 302 espécies e 6.749 indivíduos nas cavernas estudadas, 13 espécies novas, 16 troglomórficas (possivelmente troglóbias) e 14 troglóbias (Tabela 4; Apêndice - Tabelas 1, 2 e 3).

Tabela 4: Riqueza (R) abundância (N) e número de espécies novas (sp. n.) aquáticas e terrestres registradas nas cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno, estado de São Paulo, Brasil, no presente estudo e no Plano de Manejo Espeleológico (PME) do PETAR (Fundação Florestal, 2010). Legenda: Areias = Ressurgência das Areias de Água Quente.

Cavernas	Presente estudo									PME	
	Rios			Poças e gotejamentos			Terrestre			Rios	Terrestre
	R	N	sp. n.	R	N	sp. n.	R	N	sp. n.	R	R
Santana	18	506	3	1	2	0	27	231	0	15	50
Água Suja	38	466	1	13	72	0	43	458	1	10	70
Pescaria	34	1067	2	1	1	0	20	191	0	12	29
Temimina	49	792	2	8	50	0	33	393	0	17	82
Água Sumida	67	479	3	23	40	0	34	125	0	31	31
Aranhas	52	277	2	2	2	1	46	654	0	16	43
Areias	14	246	0	-	-	-	46	697	3	-	-
Total	137	3.833	9	35	167	1	164	2.749	4	-	-

3.1. Fauna aquática

Considerando-se todos os habitats aquáticos (gotejamentos, poças e rios), foram registradas 154 espécies e 3.983 indivíduos (Figura 2; Tabela 4; Apêndice - Tabelas 1 e 2). Nos rios foram registradas 137 espécies e 3.833 e nas águas provenientes de gotejamentos, 35 espécies e 167 indivíduos (Tabela 4; Apêndice Tabelas - 1 e 2).

Foram registradas oito espécies novas nos rios das cavernas estudadas: um ácaro Hydrarachnidia, três anfípodas do gênero *Hyalella*, uma libélula da família

Megapodagrionidae (gênero novo), um chironomídeo da tribo Pseudochironomini (gênero novo), uma planária do gênero *Girardia* e um rotífero do gênero *Lecane* (Tabela 4; Apêndice - Tabela 2). Nas águas provenientes de gotejamentos, uma nova espécie de Hydrarachnidia foi registrada para a Gruta das Aranhas (Tabela 4; Apêndice - Tabela 1).

Cinco espécies troglomórficas (possivelmente troglóbias) foram registradas nos rios das cavernas, duas para a Caverna Santana (*Girardia* sp. n. 1 e *Hyaella* sp. n. 8), uma para a Gruta da Pescaria (*Potamolithus* sp. 9), uma para a Gruta das Aranhas (*Girardia* sp. 5) e uma para a Ressurgência das Areias de Água Quente (*Girardia* sp. 3) (Figura 2A). Duas espécies troglóbias foram registradas para a Ressurgência das Areias de Água Quente: *Potamolithus troglobius* Simone & Moracchioli, 1994 (Figura 2B) e *Pimelodella kronei* (Miranda-Ribeiro, 1907).

Ainda, duas espécies troglóbias (*Potamolithus troglobius* e *Pimelodella kronei*) encontram-se em Listas Brasileiras de Espécies Ameaçadas de Extinção (espécies da fauna silvestre no Estado de São Paulo ameaçadas de extinção (São Paulo, 2014) e Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (ICMBio, 2018a) (Tabela 5). Além disso, foram registradas 46 espécies indicadoras de boa qualidade da água nos rios das cavernas e seis nas águas de gotejamento.

Seis espécies apresentaram grandes densidades populacionais, tais como os gastrópodes *Potamolithus troglobius* (Ressurgência das Areias de Água Quente), *Potamolithus* sp. 4 (Gruta da Água Suja), *Potamolithus* sp. 5 (Caverna Santana), *Potamolithus* sp. 9 (Gruta da Pescaria), o efemeróptero Leptophlebiidae sp. 1 (Gruta do Temimina) e o caranguejo *Aegla schimitii* (Gruta do Temimina, onde indivíduos de várias estruturas etárias foram observados). Ainda, uma espécie de pitu considerada invasora (*Macrobrachium* aff. *iheringi* Ortmann, 1897) foi registrada nas cavernas Água Sumida, Aranhas e Ressurgência das Areias de Água Quente.

Considerando-se a fauna aquática, seis cavernas estudadas foram consideradas de fragilidade máxima (Santana, Pescaria, Temimina, Aranhas, Água Sumida, Ressurgência das Areias de Água Quente) e uma de fragilidade alta (Água Suja) (Apêndice - Tabela 4). As fragilidades da fauna aquática de cada setor das cavernas variaram de média a máxima, e estão disponíveis no Tabela 4 do Apêndice.

Nas águas provenientes de infiltração, foram registradas 34 espécies, das quais seis espécies são indicadoras de boa qualidade da água (ver Apêndice - Tabela 1).



Figura 2: Espécimes registrados em rios de cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno, São Paulo, Brasil: (A) *Girardia* sp. 3 (Turbellaria: Tricladida) troglomófica (B) *Potamolithus troglobius* Simone & Moracchioli, 1994 (vistas dorsal, da abertura e apical), (C) cf. *Uncancylus* sp. (Gastropoda: Ancyliidae) (vistas dorsal e ventral), (D) *Hyaella* sp. n. 1 (Amphipoda: Hyaellidae), (E) *Anacroneuria* sp. (Plecoptera: Perlidae), (F) *Laccodytes* sp. 1 (Coleoptera: Dytiscidae). Fotos e edição: LBR Fernandes.

Tabela 5: Espécies presentes em listas de fauna de espécies ameaçadas registradas nas cavernas estudadas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), estado de São Paulo, Brasil. Legenda: SP: espécies da fauna silvestre no Estado de São Paulo ameaçadas de extinção (São Paulo, 2014), AE = ameaçada de extinção, NA = não avaliado; BR = espécie constante no Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (ICMBio, 2018a); EN = Em Perigo; CR = Criticamente em Perigo; VU = Vulnerável.

Espécie	SP	BR	Ocorrência (Cavernas) ¹
<i>Potamolithus troglobius</i> Simone & Moracchioli, 1994	AE	CR	Sistema Areias ²
<i>Pimelodella kronei</i> (Miranda Ribeiro, 1907)	AE	EN	Sistema Areias, Caverna Bombas, Gruta do Córrego Seco, Caverna Alambari de Cima, Abismo do Gurutuva.
<i>Cryptops (T.) iporangensis</i> Ázara & Ferreira, 2013	NA	EN	Ressurgência das Areias de Água Quente
<i>Peridontodesmella alba</i> Schubart, 1957	AE	EN	Registros em cavernas na região do PE Turístico do Alto Ribeira e PE Intervalas, em São Paulo, e no Paraná
<i>Leodesmus yporangae</i> (Schubart, 1946)	AE	CR	Sistema Areias e Caverna Alambari de Cima
<i>Pachylospeleus strinatii</i> Šilhavý, 1974	AE	EN	Sistema Areias
<i>Spelaeochernes gracilipalpus</i> Mahnert, 2001	AE	EN	Gruta do Temimina II, Gruta do Chapéu, Gruta da Arataca, Gruta dos Paiva, Gruta Fóssil Desconhecido, Gruta Jane Mansfield, Gruta Cabeça de Paca, Gruta Minotauro,
<i>Spelaeobochica muchmorei</i> Andrade & Mahnert, 2003	AE	EN	Ressurgência das Areias de Água Quente e Gruta Areias de Cima
<i>Ideoroncus cavicola</i> Mahnert, 2001	NA	VU	Caverna Areias de Cima e a Caverna Alambari de Baixo
<i>Pseudochthonius strinatii</i> Beier, 1969	AE	NA	-

¹ Ocorrência das espécies em cavernas de acordo com Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (ICMBio, 2018a).

² O Sistema Areias é formado pelas Gruta das Areias I, Gruta das Areias II e Ressurgência das Areias de Água Quente.

3.2. Fauna terrestre

Nos habitats terrestres foram registradas 164 espécies e 2.749 indivíduos (Figura 3; Tabela 4; Apêndice - Tabela 3). Quatro espécies novas foram identificadas, uma aranha da família Haniidae na Gruta da Água Suja, uma aranha Symphytognathidae, um Palpigradi da família Eukoenediidae e um quilópode do gênero *Ribautia* na Ressurgência das Areias de Água Quente.

Em todas as cavernas estudadas, 12 espécies troglomórficas (possivelmente troglóbias) e 11 troglóbias foram registradas no ambiente terrestre (Apêndice - Tabela

3). Destas, oito encontram-se em Listas Brasileiras de Espécies Ameaçadas de Extinção (espécies da fauna silvestre no Estado de São Paulo ameaçadas de extinção (São Paulo, 2014) e/ou Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (ICMBio, 2018a)): *Cryptops (Trigonocryptops) iporangensis* Ázara & Ferreira, 2013 (Figura 3J), *Peridontodesmella alba* Schubart, 1957, *Leodesmus yporangae* (Schubart, 1946) (Figura 3I), *Pachylospeleus strinatii* Šilhavý, 1974, *Spelaeochernes gracilipalpus* Mahnert, 2001, *Spelaeobochica muchmorei* Andrade & Mahnert, 2003 (Figura 3D), *Ideoroncus cavicola* Mahnert, 2001, *Pseudochthonius strinatii* Beier, 1969 (Tabela 5).

A ocorrência de duas espécies troglóbias foi verificada em cavernas onde ainda não possuíam registros na literatura, ambas de pseudoescorpiões (Arachnida): *Spelaeochernes gracilipalpus* Mahnert, 2001 na Gruta das Aranhas e *Ideoroncus cavicola* Mahnert, 2001 na Ressurgência das Areias de Água Quente.

Uma interação ecológica relevante e única foi observada na Ressurgências das Areias de Água Quente: dezenas a centenas de colêmbolos Entomobryomorpha (morfoespécies sp. 6 e sp. 7) foram observados em forésia (*i.e.*, associação entre indivíduos de espécies diferentes, na qual um transporta outro, sem se prejudicarem) com os piolhos-de-cobra *Pseudonannolene aff. strinatii* Mauriès, 1974 (Diplopoda) (Figura 3H). Para cada indivíduo do diplópode observou-se apenas uma das morfoespécie do colêmbolo.

Oito espécies apresentaram elevadas densidades populacionais: o opilião *Serracutisoma spelaeum* (Mello-Leitão, 1933) (Gruta das Aranhas), para o qual foram observadas diversas fêmeas em cuidado parental com seus ovos (Figura 3C) e um evento de comportamento agonístico; a aranha *Cuacuba aff. ribeira* Prete & Brescovit, 2019 (Figura 3A) (cavernas Santana e Água Suja); os diplópodes *Pseudonannole aff. strinatii* (Gruta da Pescaria e Ressurgência das Areias de Água Quente) e *Leodesmus yporangae* (Ressurgência das Areias de Água Quente), e os colêmbolos Entomobryomorpha sp. 6 e sp. 7 (ambos para a Ressurgência das Areias de Água Quente).

Considerando-se a fauna terrestre, todas as cavernas estudadas foram consideradas de fragilidade máxima, exceto a Temimina que foi classificada como de fragilidade alta. As fragilidades da fauna terrestre de cada setor das cavernas variaram de baixa à máxima e são apresentadas no Tabela 5 do Apêndice.

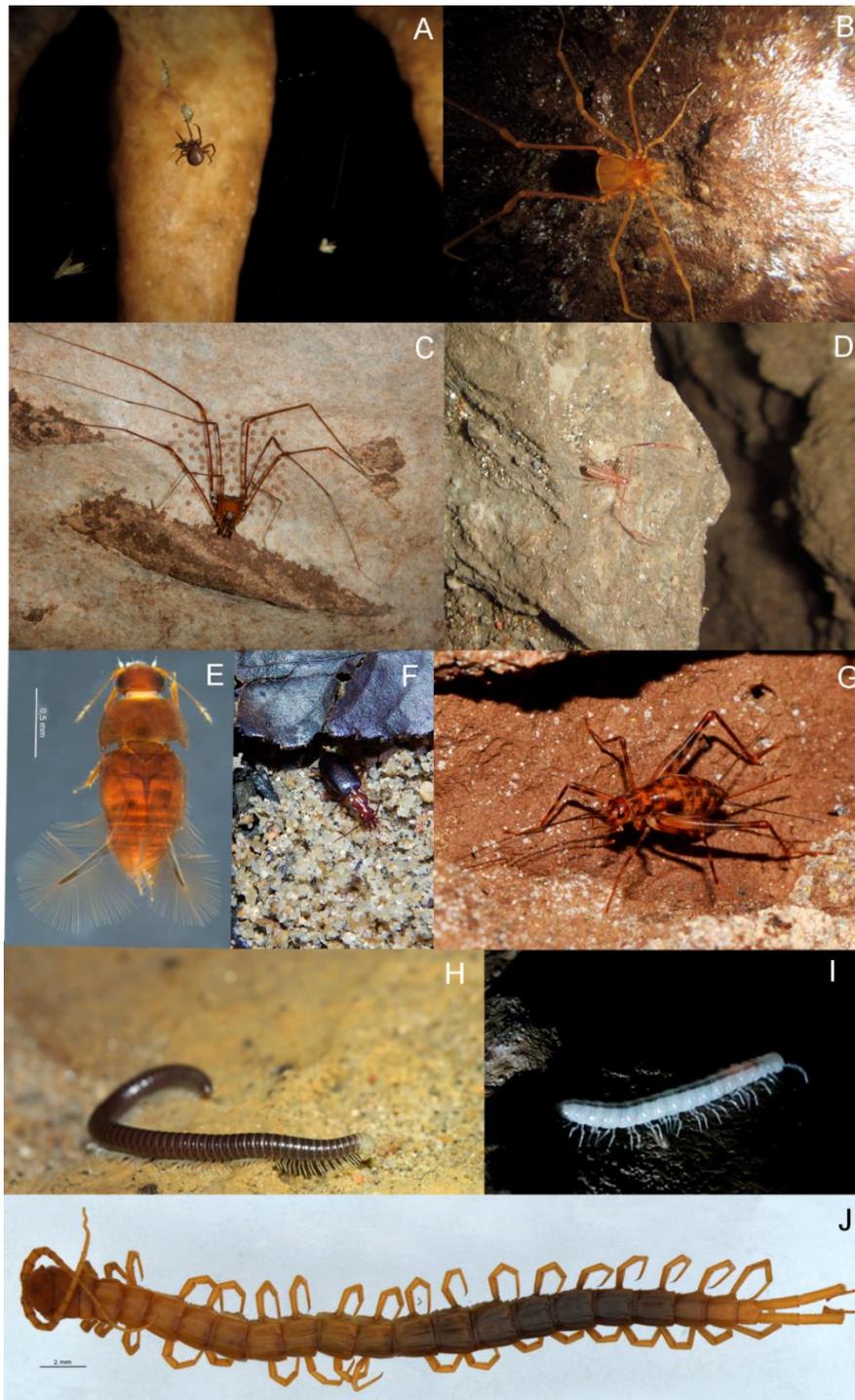


Figura 3: Espécimes terrestres registrados em cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno, São Paulo, Brasil: (A) *Cuacuba* aff. *ribeira* Prete & Brescovit, 2019 (Araneae: Theridiosomatidae); (B) Pachylinae gen. n. sp. n. (Opiliones: Gonyleptidae); (C) *Serracutisoma spelaeum* (Mello-Leitão, 1993) (Opiliones: Gonyleptidae) em cuidado parental com os ovos; (D) *Spelaeobochica muchmorei* Andrade & Mahnert, 2003 (Pseudoscorpiones: Bochicidae); (E) Ptiliidae sp. (Coleoptera); (F) Carabidae (Coleoptera); (G) *Strinatia brevipennis* Chopard, 1970 (Orhoptera: Phalangopsidae); (F) *Pseudonannolene* aff. *strinatii* Mauriès, 1974 (Spirostreptida: Pseudonannolenidae); (G) *Leodesmus yporangae* (Schubart, 1946) (Polydesmida: Pyrgodesmidae); (J) *Cryptops* (*T.*) *iporangensis* Ázara & Ferreira, 2013 (Scolopendromorpha: Cryptopidae). Fotos: (A), (B) e (D) JE Gallão; (C) e (F) ME Bichuette; (E) e (J) LBR Fernandes; (G) e (H) MP Bolfarini; (I) JS Gallo.

3.3. Vertebrados (exceto peixes)

Pegadas e fezes de *Lontra longicaudis* (Olfers, 1818) (Carnivora: Mustelidae: Lutrinae) foram avistadas nas cavernas Aranhas e Água Sumida. Também foram avistados anuros de diferentes estruturas etárias (de girinos a indivíduos adultos) nas cavernas Aranhas, Água Sumida e Temimina. Em todas as cavernas, morcegos e depósitos de guano foram avistados, principalmente de hematófagos.

4. Discussão

O esforço amostral, em termos de metodologias e número de amostragens, empregado neste estudo foi diferente daquele observado no Plano de Manejo Espeleológico (PME) do PETAR. Portanto, não é possível comparar diretamente a riqueza e abundância de espécies, bem como determinar o grau de perturbação ocorrido nas cavernas. Os maiores valores de riqueza e abundância de organismos aquáticos observados neste estudo quando comparados ao PME (Fundação Florestal, 2010) podem ser devido ao uso de redes de plâncton e ao maior número de ocasiões de amostragens. Como a ocorrência de espécies raras e endêmicas é comum em cavernas, recomenda-se que amostragens repetidas sejam realizadas a fim de uma melhor compreensão desta fauna (Trajano, 2010) (ver Capítulo 2).

A riqueza de espécies terrestres, exceto para as cavernas Aranhas e Água Sumida, foi menor neste estudo quando comparado ao PME (Fundação Florestal, 2010) (ver Tabela 4). A equipe do PME utilizou diferentes metodologias de amostragens (busca direta qualitativa, armadilhas com iscas, extratores tipo *Winkler* para coleta de fauna associada a folhiço, armadilhas para insetos voadores, armadilhas de queda – “*pitfalls*” e coleta de amostras de guano) (Fundação Florestal, 2010), enquanto apenas o método de busca direta qualitativa foi utilizado neste estudo. A utilização de diferentes metodologias a fim de obter amostragens mais completas de comunidades em cavernas vêm sendo discutida (e.g., Bichuette et al., 2015; Wynne et al., 2019). Portanto, recomenda-se a utilização de diferentes metodologias para melhor compreensão da fauna e, conseqüentemente, para propostas mais adequadas de manejo e conservação. Além disso, para a fauna terrestre, dados do PME devem ser levados em consideração para a proposta de caminamento dos visitantes.

Mesmo realizando cinco ocasiões de amostragens, não encontramos quatro espécies constantes em listas de espécies ameaçadas já registradas nas cavernas estudadas: *Aegla microphthalmia* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (Caverna Santana);

Schizogenius ocellatus Whitehead, 1972 (que ocorrem no Sistema Areias, Caverna Santana, Gruta da Laje Branca, Gruta da Pescaria), *Maxcheres iporangae* Mahnert & Andrade, 1998 (Ressurgência das Areias de Água Quente) e *Progarypus nigrimanus* Mahnert, 2001 (Caverna Santana) (São Paulo, 2014; ICMBio, 2018a). Estas observações reforçam a raridade da fauna subterrânea do PETAR e, conseqüentemente, a necessidade de monitoramento constante nestas cavernas a fim de se evitar perda de espécies que possuem baixas densidades populacionais.

4.1. Grau de fragilidade

As cavernas Santana, Pescaria, Temimina, Aranhas, Água Sumida e Ressurgência das Areias de Água Quente apresentaram fragilidade máxima tanto para a fauna aquática quanto para a terrestre. Já a caverna Água Suja apresentou fragilidade alta para a fauna aquática e máxima para a terrestre, e a Temimina apresentou fragilidade máxima para a fauna aquática e alta para a terrestre. Para cada caverna, os critérios que determinaram estes graus de fragilidade são discutidos abaixo.

4.1.1. Caverna Santana

Em relação à fauna aquática, a Caverna Santana apresentou máxima fragilidade, pois foi registrada a ocorrência de duas espécies troglomórficas novas, além de espécies de peixes, em setores turísticos e não turísticos da caverna, diferente do observado no PME (Fundação Florestal, 2010). Também foi registrada elevada densidade populacional de gastrópodes *Potamolithus* troglófilos, os quais são indicadores de boa qualidade da água (Bichuette & Trajano, 2018). Portanto, apesar da contaminação existente no rio (Fundação Florestal, 2010), suas águas apresentam elevada qualidade.

O caranguejo troglóbio *Aegla microphthalma*, endêmico desta caverna e classificado como criticamente em perigo (CR) de acordo com o Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (ICMBio, 2018a), teve seu último registro no ano de 2007 (Maia et al., 2013). De acordo com estes autores, o declínio populacional desta espécie pode ser devido à poluição decorrente de mineração na região e da ocorrência de um de camarão de água-doce introduzido do gênero *Macrobrachium*, também encontrado em cavernas neste estudo. A ocorrência desta espécie na Caverna Santana, apesar de não ter sido observada neste estudo e no PME (Fundação Florestal, 2010), foi documentada no estudo de Maia et al. (2013). De acordo com a população local, estes animais foram introduzidos para fins recreativos em riachos do Núcleo

Caboclos do PETAR nos anos de 1950, e até os anos de 1980 não eram comuns em rios da região (Maia et al., 2013). Este pitu possui maior capacidade competitiva e reprodutiva que as espécies de crustáceos nativas (Maia et al., 2013) podendo gerar um desequilíbrio ecológico nas comunidades da região.

Alguns estudos também documentaram a propagação de espécies exóticas em cavernas, enfatizando seu impacto ecológico potencial nas comunidades nativas (e.g., Havird et al., 2013; Mazza et al., 2014). Entretanto, de acordo com Mammola (2019), estudos são necessários para entender quais pré-adaptações específicas facilitam o estabelecimento de espécies exóticas em cavernas, quais são as principais rotas e processos envolvidos no processo de colonização e quais podem ser os efeitos a longo prazo nas comunidades biológicas nativas. É desejável, portanto, que o controle populacional desta espécie de *Macrobrachium* seja realizado na região e, para isso, é essencial o monitoramento a fim de verificar possíveis impactos na fauna nativa.

Também foi atribuída fragilidade máxima para a fauna terrestre da Caverna Santana devido a ocorrência de espécies troglóbias com distribuição restrita e/ ou baixa densidade populacional. Como observado no PME, o opilião troglóbico Pachylinae ocorre apenas em áreas onde as atividades turísticas são restritas (Fundação Florestal, 2010). O pseudoescorpião troglóbico *Spelaeochernes dentatus* Mahnert, 2001, que possui baixa densidade populacional, foi observado no substrato parietal de um setor turístico, e não foi registrada nas amostragens do PME (Fundação Florestal, 2010). Assim, os visitantes devem evitar tocar os substratos parietais. Não foi registrado neste estudo o besouro troglóbico *Schizogenius* aff. *ocellatus*, classificado como em perigo (EN) na lista brasileira de espécies ameaçadas (ICMBio, 2018a). Este também não foi encontrado nas amostragens do PME na Caverna Santana (Fundação Florestal, 2010), sugerindo que o caminhar dos visitantes nesta caverna tem impactado sua população.

Assim, é urgente e necessário o monitoramento da fauna terrestre principalmente no trecho turístico da Caverna Santana. Vale ressaltar que não foram amostrados os salões superiores desta caverna. Considerando estas observações, o trecho da caverna onde ocorre a visitação, bem como o caminhar proposto no PME (Fundação Florestal, 2010), podem ser mantidos.

4.1.2. Gruta da Água Suja

A fauna aquática da Gruta da Água Suja apresentou alta fragilidade devido à presença de uma espécie de *Potamolithus* troglófila que não ocorre em outras cavernas (Bichuette & Trajano, 2018), destacando a importância em considerar espécies

troglófilas em análises de fragilidade. Esta espécie vem mostrando um declínio populacional (Bichuette, 1998; Fundação Florestal, 2010) e, além disso, foram registradas poucas espécies bioindicadoras e poucos espécimes de peixes, como observado no PME (Fundação Florestal, 2010). Assim, quase uma década depois estas observações corroboram o proposto no PME, de que o rio desta caverna se encontra altamente degradado possivelmente relacionado à grande visitação e, portanto, medidas urgentes são necessárias para sua recuperação (Fundação Florestal, 2010).

A cavidade foi classificada como fragilidade máxima para a fauna terrestre devido a ocorrência de espécies troglóbias com baixa densidade populacional e/ou distribuição restrita, como aranhas da família Haniidae, também observadas no PME (Fundação Florestal, 2010). Como este estudo não registrou diversas espécies troglomórficas que foram registradas no PME (como colêmbolos, isópodes, quilópodes, pseudoescorpiões) (Fundação Florestal, 2010), a proposta de caminhamento proposta PME deve ser mantida. Os visitantes devem evitar tocar em substratos parietais, onde é observado uma população grande de aranhas *Cuacuba* aff. *ribeira* (também numerosas na Caverna Santana), uma espécie troglófila distribuída em diversas cavernas do Vale do Ribeira (Prete & Brescovit, 2019).

4.1.3. Gruta da Pescaria

A fauna aquática da Gruta da Pescaria apresentou fragilidade máxima principalmente devido à ocorrência de uma espécie troglóbia de *Potamolithus* endêmica desta caverna. Esta espécie é indicadora de boa qualidade da água (Bichuette & Trajano, 2018) e possui com grande densidade populacional, como observada em outros estudos (Bichuette, 1998; Fundação Florestal, 2010).

No caso da fauna terrestre, a caverna também apresentou fragilidade máxima devido à ocorrência de espécies troglomórficas com baixas densidades populacionais (Pyrgodesmidae e Pselaphinae). Entretanto, a maioria dos setores apresentou fragilidade média. O besouro troglóbio *Schizogenius* aff. *ocellatus* foi encontrado em amostragens do PME (Fundação Florestal, 2010), mas não foi registrado neste estudo, o que pode ser devido à limitação da metodologia de amostragem utilizada, uma vez que este besouro possui hábito fossorial (Bessi-Pascoaloto, 2005). Assim, caso o PETAR decida implementar as visitas turísticas nesta caverna, deve-se usar caminhamento proposto no PME. Entretanto, o número de visitantes deve ser restrito e ações como a construção de passarelas sobre o rio. Rotas em áreas terrestres devem ser priorizadas quando possível, mas também de maneira cautelosa, uma vez que há

uma grande população de diplópodes *Pseudonannolene* aff. *strinatti* distribuída ao longo da caverna.

4.1.4. Gruta do Temimina

A Gruta do Temimina I correspondeu à base TE01 deste estudo, a qual foi classificada de média fragilidade para a fauna aquática e baixa para a fauna terrestre. Tais observações se assemelham ao encontrado no PME (Fundação Florestal, 2010).

A fauna aquática da Gruta do Temimina II apresentou fragilidade máxima, apesar de a maioria dos setores das cavernas terem apresentado fragilidade alta, devido à alta riqueza de espécies bioindicadoras. Neste caso, destaca-se a ocorrência do decápode *Aegla schimitti* Hobbs, 1979 (identificada como *Aegla marginata* no PME). Sua população possui elevada abundância de indivíduos de diferentes faixas etárias, configurando a caverna como um sítio reprodutivo desta espécie, o que também foi observado no PME (Fundação Florestal, 2010). Também foi registrada a ocorrência de uma espécie nova com distribuição restrita e baixa densidade populacional.

Para a fauna terrestre, a caverna apresentou alta fragilidade devido à alta riqueza de espécies e, ao contrário do observado no PME, não foram registradas espécies troglomórficas (Fundação Florestal, 2010). Dessa maneira, as propostas de caminhamentos do PME para as Gruta do Temimina I e Gruta do Temimina II podem ser mantidas (Fundação Florestal, 2010).

4.1.5. Gruta da Água Sumida

A Gruta da Água Sumida apresentou fragilidade máxima de sua fauna aquática devido a ocorrência de espécie nova e/ou com distribuição restrita e de espécies indicadoras de boa qualidade da água com elevada abundância, como observado no PME (Fundação Florestal, 2010). Entretanto, a maioria de seus setores apresentaram alta fragilidade. Nesta caverna foram observados alguns indivíduos da espécie invasora de *Macrobrachium*, ao contrário do observado no PME (Fundação Florestal, 2010). Portanto, é necessário que seja realizado o controle populacional desta espécie a partir do monitoramento da fauna.

Para a fauna terrestre, esta caverna apresentou fragilidade máxima devido à ocorrência de uma espécie troglomórfica com baixa densidade populacional, também observada no PME (Fundação Florestal, 2010), mas a maioria de seus setores apresentaram fragilidade média ou baixa. Dessa maneira, caso o PETAR opte por abrir

esta caverna para visita o, o caminhamento proposto no PME pode ser mantido.

4.1.6. Gruta das Aranhas

A fauna aqu tica da Gruta das Aranhas apresentou fragilidade m xima devido a ocorr ncia de esp cie troglom rfica com distribui o restrita (*Girardia* sp. 5), n o registrada no PME (Fundaa o Florestal, 2010), e de indicadoras de boa qualidade da  gua. Nesta caverna foi observado o maior n mero de indiv duos da esp cie invasora de *Macrobrachium*, corroborando o observado no PME (Fundaa o Florestal, 2010), ressaltando a import ncia de se realizar o controle populacional desta esp cie a partir do monitoramento da fauna.

A fragilidade m xima tamb m foi atribu da para a fauna terrestre devido a ocorr ncia de esp cies troglom rficas e trogl bias com baixas densidades populacionais, semelhante ao observado no PME (Fundaa o Florestal, 2010). Foi registrada pela primeira vez nesta caverna a ocorr ncia do pseudoescorpi o trogl bio *Spelaeoernes gracilipalpus*, presente em listas estadual e nacional de fauna ameaada de extin o (S o Paulo, 2014; ICMBio, 2018a), expandindo a distribui o desta esp cie. A maioria dos setores desta caverna apresentou fragilidade alta devido   alta riqueza de esp cies. Os visitantes devem evitar tocar em substratos parietais, onde ocorre uma grande popula o de opili es troglonexos *Serracutissoma spelaeum*, e frequentemente f meas em cuidado parental s o observadas. O caminhamento proposto no PME abrange cerca de 100 m da caverna, e pode ser mantido (Fundaa o Florestal, 2010).

4.1.7. Ressurg ncia das Areias de  gua Quente

A Ressurg ncia das Areias de  gua Quente foi classificada como de m xima fragilidade para as faunas terrestre e aqu tica devido   ocorr ncia de esp cies novas, troglom rficas (possivelmente trogl bias) e trogl bias com distribui o restrita e/ou baixa densidade populacional, esp cies em lista de fauna ameaada, al m de intera oes ecol gicas n o usuais. Mesmo sendo uma caverna historicamente estudada (Trajano, 2007a), foi verificada a ocorr ncia de uma esp cie trogl bia de pseudoescorpi o (*Ideoroncus cavicola*) que ainda n o havia sido registrada para esta caverna. Portanto, cuidados extremos devem ser levados em considera o durante a realiza o de atividades nesta caverna.

Uma numerosa popula o de dip podes trogl bios se encontra em substrato

argiloso na zona afótica da caverna e, portanto, deve-se ter cuidado ao acessar essas áreas. Algumas espécies troglomórficas e troglóbias (e.g., *Indoroncus cavicola*, *Pseudochthonius* aff. *strinatii*, *Spelaeobochica muchmorei*, Symphytognathidae sp. n., Eukoeneriidae sp. n.) foram registradas sob rochas na zona de penumbra da caverna, em áreas próximas aos resquícios de construção do laboratório. Assim, no que diz respeito à fauna terrestre, um caminhamento restrito deve ser delimitado nessa região, desviando de blocos de rocha pequenos e grandes.

Esta fauna provavelmente ainda está em recuperação após os grandes impactos que ocorreram durante a existência do Laboratório Subterrâneo (Trajano, 2007b). Ainda, outras avaliações (e.g., microclimáticas, geoespeleológicas, históricas) devem ser realizadas antes de ser implementada qualquer tipo de visita. Devido à máxima fragilidade da fauna desta caverna, sugere-se que ela seja utilizada somente para fins de educação e pesquisa.

Para todas as cavernas estudadas, os locais de registro de cada espécie correspondem à sua distribuição mínima. A ausência de registro em outras áreas não prova ausência da população nesses locais, e deslocamentos (sazonais ou não) em suas áreas de distribuição podem ocorrer (Fundação Florestal, 2010), o que reforça a necessidade de monitoramento da fauna.

4.2. Outras observações

As águas de infiltração também apresentaram espécies indicadoras de boa qualidade da água e, portanto, é importante realizar o monitoramento destas para identificar possíveis alterações na qualidade das águas. Além disso, tem-se relatos da população local de visitantes que se banharam na água do Chuveiro da Temimina. A ocorrência de espécies bioindicadoras associadas ao fato de serem formações geomorfológicas únicas, reforçam que essas áreas, sobretudo as poças formadas por águas de infiltração e o “chuveiro” da Temimina, não devem ser acessadas por visitantes, pois podem gerar impactos irreversíveis.

Além disso, comunidades zooplanctônicas caracteristicamente são compostas por organismos altamente sensíveis que respondem a mudanças ambientais em períodos de tempos relativamente curtos (Gazonato-Neto et al., 2014). Em áreas temperadas, como na Eslovênia, copépodes troglóbios são considerados como indicadores de boa qualidade da água no epicarste (Pipan, 2015). No Brasil, estudos sobre copépodes e rotíferos em cavernas e outros habitats subterrâneos são escassos (e.g., Souza-Silva et al., 2012; Simões et al., 2013). Portanto, são necessários estudos

adicionais para compreender a resposta destes organismos a alterações ambientais em águas subterrâneas.

A ocorrência de anuros em cavernas é recorrente, e muitas vezes esses animais são considerados com acidentais neste habitat (Pinto-da-Rocha, 1995). Independentemente de sua classificação em relação ao uso da caverna, a presença de indivíduos de diferentes estruturas etárias indica que estes habitats provêm, ao menos parcialmente, recursos e condições necessários para seu desenvolvimento. A presença de pegadas e fezes de lontra também indicam que esta espécie utiliza regularmente as cavernas como abrigo. Ainda, suas fezes servem de alimento para invertebrados.

Os morcegos são de extrema importância para comunidades subterrâneas, pois suas fezes consistem em recursos tróficos para diversos táxons, com espécies apresentando preferência por este tipo de alimento (Gnaspini, 1989, 1992). O fato de que não foram observadas grandes colônias de morcegos ou grandes depósitos de guano durante as amostragens não significa sua ausência nas cavernas. Colônias de morcegos têm o hábito de mudarem de abrigos, e o movimento frequente desses animais entre e dentro de cavernas da região já foi relatado (Trajano, 1996). Por isso, é necessário o monitoramento para compreender as causas de sua movimentação. Morcegos também apresentam uma grande diversidade de hábitos alimentares, e há espécies de invertebrados que se alimentam exclusivamente de um determinado tipo de guano (*e.g.*, frugívoros, hematófagos) (para detalhes ver Gnaspini, 1992 e Gnaspini & Trajano, 2000). Portanto, impactos no entorno de cavernas que alterem as comunidades de morcegos (por exemplo, substituindo espécies frugívoras por hematófagos) podem afetar diretamente as comunidades subterrâneas (Gnaspini & Trajano, 2000).

4.3. Propostas de manejo e conservação

Para as cavernas estudadas, o caminhamento proposto no PME permanece adequado. Entretanto, algumas ações devem ser realizadas nos setores das cavernas com fragilidade máxima e alta, tais como a construção de pontes sobre os rios (como já presente na Caverna Santana) e passarelas suspensas em áreas terrestres. Ainda, sempre que possível, deve-se evitar o uso de áreas com fragilidade máxima. Nos setores de fragilidade média ou baixa fragilidade, o caminhamento deve ser restringido aos substratos que já foram mais pisoteados, a fim de evitar a compactação de áreas que foram menos impactadas.

De acordo com o Mapa de Áreas Prioritárias para Conservação do Patrimônio

Espeleológico de 2018 (ICMBio, 2018b), as cavernas do PETAR enquadram-se na categoria 1 de ações prioritárias voltadas para: i) criação ou ampliação de unidades de conservação; ii) fiscalização e monitoramento; iii) educação ambiental e patrimonial (ICMBio, 2018b).

A fragilidade da fauna subterrânea da região associada aos impactos e à poluição de solos e águas decorrentes da mineração, agricultura e esgoto doméstico (Moraes et al., 2002; Fundação Florestal, 2010), destacam a necessidade de os limites do parque serem ampliados para abranger nascentes e áreas de recargas. O PETAR tem controle de entrada e saída de seus visitantes, os quais devem estar sempre acompanhados de monitores ambientais. Entretanto, é necessária a fiscalização a fim de verificar se os caminhamentos no interior das cavernas estão sendo cumpridos, principalmente em cavernas que possuem acesso mais difícil, como algumas das localizadas no Núcleo Caboclos.

O monitoramento a fim de verificar os impactos sobre a fauna, deve ser realizado de maneira padronizada, pois o fluxo turístico e as transformações ambientais associadas (como passarelas e escadas) contribuem para alterar o equilíbrio da caverna (Mammola, 2019). O monitoramento também deve considerar diferentes ciclos anuais, devido a possível influência da sazonalidade e a ocorrência de espécies raras (Trajano, 2010).

Ações de educação ambiental e patrimonial para monitores ambientais devem ser realizadas com uma frequência determinada, a fim de reforçar a importância de algumas práticas e conhecimentos que, conseqüentemente, serão transmitidos para os visitantes. Para isso, pode-se pedir a colaboração de professores e pesquisadores que realizam atividades educacionais e científicas na Unidade de Conservação. Estes podem contribuir ministrando palestras, aulas e cursos e produzindo material de divulgação para ser entregue aos funcionários e visitantes do parque.

5. Considerações finais

A elevada riqueza de espécies, muitas com distribuição restrita (para detalhes, ver Capítulo 1), a presença de espécies novas, troglomórficas e troglóbias e de espécies em listas de espécies ameaçadas, reforça a fragilidade da fauna associada às cavernas estudadas. Uma vez que espécies só podem ser avaliadas e incluídas em listas de espécies ameaçadas após sua descrição formal (ICMBio, 2018a), é urgente que as espécies novas registradas sejam descritas, pois muitas possuem troglomorfose e

distribuição restrita.

A fauna de todas as cavernas estudadas apresentou fragilidade máxima ou alta e, portanto, impactos podem acarretar a perda de uma diversidade única. Isto reforça a importância em não só manter as cavernas dentro de unidades de conservação, mas também proteger toda sua área de influência ampliando os limites do PETAR. Além disso, a visitação turística na região, que tem uma contribuição ambiental, social, cultural e econômica essencial sobretudo para a população local, deve ser realizada considerando estratégias de manejo propostas. Estas incluem não somente a restrição do caminhamento nas cavernas, mas também o monitoramento da fauna, a fiscalização das atividades, e a educação ambiental e patrimonial.

Por fim, a análise proposta para a determinação do grau de fragilidade se mostrou satisfatória para as cavernas estudadas do PETAR e, assim, sugere-se que seja utilizada em outras regiões. Entretanto, os parâmetros para classificação da riqueza de espécies como alta, média e baixa devem ser definidos a partir de dados da região em questão. Ainda, estudos de monitoramento podem utilizar critérios adicionais, como índices de diversidade filogenética, pois estes indicam impactos sobre a fauna ao longo do tempo não detectados através do monitoramento da riqueza de espécies (Cianciaruso et al., 2009). Por exemplo, o índice de distinção taxonômica para as cavernas estudadas (inseridas no PETAR) indicou que a caverna Santana possui maior diversidade taxonômica quando comparada às demais, mesmo possuindo menor riqueza (ver Capítulo 2). Esta caverna apresentou fragilidade máxima tanto para a fauna aquática quanto para a terrestre. Assim, a aplicação deste índice para dados de amostragens futuras pode indicar se está havendo perda de diversidade taxonômica nessas comunidades.

6. Agradecimentos

Somos gratas aos guias (Jurandir A dos Santos, Gastão A Conceição, Ozeas Ferreira, João Paulo S Almeida, Joilson S Barbosa) e aos que auxiliaram em campo (BGO do Monte, CS Fernandes, CM Borges, DM von Schimonsky, G Damasceno, JE Gallão, JS Gallo, MP Bolfarini); aos gestores (Rodrigo JS Aguiar e Juliana Conrado) e funcionários do PETAR e a Fabio SC Cruz pelo apoio logístico; a Osmari F de Ramos pela permissão ao acesso da Ressurgência das Areias de Água Quente; aos grupos de espeleologia - Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME), União Paulista Espeleológica (UPE), Grupo da Geologia de Espeleologia – USP (GGEO) e Grupo

BambuÍ de Pesquisas Espeleol3gicas (GBPE) pela disponibiliza73o e cess3o do uso dos mapas das cavernas; aos especialistas que identificaram o material zool3gico: O Rocha, T Ribeiro, K Reis, M Duarte, S Trivinho-Strixino, R Freitas, MS AraÍjo, R Guillermo-Ferreira, LR Penoni, RKF Borges, CS Fernandes, AM Leal-Zanchet, JE Gall3o, DM von Schimonsky, JS Gallo, CM Borges, FM Labarque, LM Vieira, TG Pellegrini; A Chagas-Jr, RM Pacheco, MP Bolfarini; a DM von Schimonsky pela confec73o do mapa; LBR Fernandes, JE Gall3o, JS Gallo, MP Bolfarini pelas fotografias; a AMP Martins-Dias, coordenadora do Instituto Nacional de Ci4ncia e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitoides da Regi3o Sudeste Brasileira (INCT Hympar Sudeste – Processo FAPESP 2008/57949-4 e CNPq 573802/2008-4) pela disponibilidade do uso do estereomicrosc3pio; ao Programa de P3s-Gradua73o em Ecologia e Recursos Naturais - UFSCar (PPG-ERN) pela infraestrutura para o desenvolvimento do trabalho; ao Instituto Chico Mendes de Conserva73o da Biodiversidade (ICMBio) (n3 28992-11) e Instituto Florestal do Estado de S3o Paulo (processo SMA n3 260108 – 002.120/2017) pela autoriza73o de coleta; 3 Comiss3o de 4tica no Uso de Animais (CEUA) da UFSCar (n3 8246020517) pela permiss3o do uso de animais vertebrados na pesquisa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordena73o de Aperfei73amento de Pessoal de NÍvel Superior - Brasil (CAPES) - C3digo de Financiamento 001 (bolsa de estudos TZ); MEB foi financiada pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnol3gico – CNPq (bolsa produtividade - 303715/2011-1, 308557/2014-0, 310378/2017-6; projeto regular - 57413/2014-0; e Funda73o de Amparo 3 Pesquisa do Estado de S3o Paulo - FAPESP (2008/05678-7 e 2010/08459-4).

7. Refer4ncias

- Adis, J., 2002. Amazonian Arachnida and Myriapoda: identification keys to all classes, orders, families, some genera, and lists of known terrestrial species. Pensoft Publishers.
- Bessi-Pascoaloto, R., 2005. Din3mica populacional do carabÍdeo cavernÍcola *Schizogenius ocellatus* Whitehead, 1972 (Coleoptera) e sua recupera73o ap3s eventos de enchentes (Sudeste do Estado de S3o Paulo, Brasil). Universidade de S3o Paulo.
- Bichuette, M. E., 1998. Distribu73o e biologia de gastr3podes de 3gua doce, g4nero *Potamolithus*, no Vale do Alto Ribeira, S3o Paulo (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae). Universidade de S3o Paulo.
- Bichuette, M. E., L. B. Sim3es, D. M. Von Schimonsky, & J. E. Gall3o, 2015. Effectiveness of quadrat sampling on terrestrial cave fauna survey - a case study in a Neotropical cave. *Acta Scientiarum* 37: 345–351.
- Bichuette, M. E., & E. Trajano, 2018. Diversity of *Potamolithus* (Littorinimorpha, Truncatelloidea) in a high-diversity spot for troglobites in southeastern Brazil: Role of

- habitat fragmentation in the origin of subterranean fauna, and conservation status. *Subterranean Biology* 25: 61–88.
- Brandi, R., & H. Shimada, 2006. O núcleo Caboclos e o seu papel na história das minerações, no estudo das cavernas e nos primórdios do PETAR. *O carste* 12: 40–65.
- Brasil, 2008. Lei nº 11.794, de 8 de outubro de 2008. Regulamenta o inciso VII do § 1o do art. 225 da Constituição Federal, estabelecendo procedimentos para o uso científico de animais; revoga a Lei no 6.638, de 8 de maio de 1979; e dá outras providências. *Diário Oficial da União* de 09/10/2008, Brasília, DF, 1.
- Christiansen, K., 2012. Morphological adaptations In White, W. B., D. C. Culver, & T. Pipan (eds), *Encyclopedia of Caves*. Elsevier, Amsterdam: 517–528.
- Cianciaruso, M. V., I. A. Silva, & M. A. Batalha, 2009. Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community ecology. *Biota Neotropica* 9: 93–103.
- Costa, C., S. Ide, & C. E. Simonka, 2006. Insetos Imaturos – Metamorfose e identificação. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Culver, D. C., & B. Sket, 2000. Hotspots of subterranean biodiversity in caves and wells. *Journal of Cave and Karst Studies* 62: 11–17.
- Fundação Florestal, 2010. Plano de manejo espeleológico - PETAR. São Paulo, 720.
- Gallão, J. E., & M. E. Bichuette, 2018. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. *ZooKeys* 746: 1–23.
- Gazonato-Neto, A. J., L. C. da Silva, A. A. Saggio, & O. Rocha, 2014. Zooplankton communities as eutrophication bioindicators in tropical reservoirs. *Biota Neotropica* 14: e20140018.
- Gibert, J., & L. Deharveng, 2002. Subterranean ecosystems: A truncated functional biodiversity. *BioScience* 52: 473–481.
- Gnaspini, P., 1989. Análise comparativa da fauna associada a depósitos de guano de morcegos cavernícolas no Brasil. Primeira aproximação. *Revista Brasileira de Entomologia* 33: 183–192.
- Gnaspini, P., 1992. Bat guano ecosystems: a new classification and some considerations with special references to Neotropical data. *Memórias de Biospéologie* 9: 135–138.
- Gnaspini, P., & E. Trajano, 2000. Guano communities in tropical caves In Wilkens, H., D. C. Culver, & W. F. Humphreys (eds), *Ecosystems of the World. Subterranean ecosystems*. Elsevier, Amsterdam: 251–268.
- Havird, J. C., J. R. Weeks, S. Hau, & S. R. Santos, 2013. Invasive fishes in the Hawaiian anchialine ecosystem: Investigating potential predator avoidance by endemic organisms. *Hydrobiologia* 716: 189–201.
- ICMBio, 2018a. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Brasília.
- ICMBio, 2018b. Áreas prioritárias para a conservação do patrimônio espeleológico. Brasília.
- Juberthie, C., 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world In Wilkens, H., D. C. Culver, & W. F. Humphreys (eds), *Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam: 17– 39.
- Juberthie, C., & V. Decu, 1994. *Encyclopaedia Biospeologica*, Vols. I and II. Société de Biospéologie, Moulis (France) and Bucarest.

- Karmann, I., & J. A. Ferrari, 2002. Carste e cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP In Winge, M., C. Schobbenhaus, C. Souza, & A. Fernandes (eds), Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos – (SIGEP), Brasília: 401–413.
- Karmann, I., & L. E. Sánchez, 1979. Distribuição das rochas carbonáticas e províncias espeleológicas do Brasil. *Espeleo-Tema* 13: 105–107.
- Krantz, G. W., & D. E. Walter, 2009. *A Manual of Acarology*. Texas Tech University Press, Texas.
- Lino, C. F., 1976. Vale do Ribeira: alternativa turismo. Faculdade de Arquitetura e Urbanismo, Universidade Mackenzie, São Paulo.
- Maia, K., S. Bueno, & E. Trajano, 2013. Ecologia populacional e conservação de eglídeos (Crustacea: Decapoda: Aeglidae) em cavernas da área cárstica do Alto Ribeira, em São Paulo. *Revista da Biologia* 10: 40–45.
- Mammola, S., 2019. Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. *Ecography* 42: 1331–1351.
- Nilsson, C., & G. Grelsson, 1995. The Fragility of Ecosystems: A Review. *Journal of Applied Ecology* 32: 677–692.
- Noss, R. F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355–364.
- Mazza, G., A. S. P. S. Reboleira, F. G. Alves, L. Aquiloni, A. F. Inghilesi, D. Spigoli, F. Stoch, S. Taiti, F. Gherardi, & E. Tricarico, 2014. A new threat to groundwater ecosystems: First occurrences of the invasive crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in European caves. *Journal of Cave and Karst Studies* 76: 62–65.
- McCafferty, W. P., 1983. *Aquatic Entomology*. Jones and Bartlett Publishers, Inc, Boston.
- Moraes, R., W. G. Landis, & S. Molander, 2002. Regional risk assessment of a Brazilian rain forest reserve. *Human and Ecological Risk Assessment* 8: 1779–1803.
- Mugnai, R., J. L. Nessimian, & D. Baptista, 2010. *Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Technical Books, Rio de Janeiro.
- Nimer, E., 1977. *Geografia do Brasil - Região Sudeste*. Rio de Janeiro.
- Pinto-da-Rocha, R., 1995. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). *Papéis Avulsos de Zoologia* 39: 61–173.
- Pipan, T., 2015. The role of epikarst fauna as indicators of subterranean aquatica ecosystem health In Hajna, N. Z., N. Ravbar, J. Rubinić, & M. Petrič (eds), *Life and water on karst: monitoring of transboundary water resources of Northern Istria*. Založba ZRC, Ljubljana: 75–81.
- Poulson, T. L., & K. H. Lavoie, 2000. The trophic basis of subsurface ecosystems In Wilkens, H., D. C. Culver, & W. F. Humphreys (eds), *Ecosystems of the World. Subterranean Ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam: 231–249.
- Poulson, T. L., & W. B. White, 1969. The cave environment. *Science* 67: 103–109.
- Prete, P. H., & A. D. Brescovit, 2019. A new species of the spider genus *Cuacuba* (Araneae, Theridiosomatidae) from Brazilian caves. *Studies on Neotropical Fauna and Environment Taylor & Francis* 1–7.
- Primack, R. B., & E. Rodrigues, 2001. *Biologia da Conservação*. Planta, Londrina - Brasil.

- Rafael, J. A., G. A. R. Melo, C. J. B. Carvalho, S. A. Casari, & R. Constantino, 2012. Insetos do Brasil – Diversidade e taxonomia. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- São Paulo, 1958. Decreto n. 32.283, de 19 de maio de 1958. Cria o Parque Estadual do Alto Ribeira. Secretaria Geral Parlamentar, Departamento de Documentação e Informação, São Paulo, 2–4.
- São Paulo, 1976. Roteiro das cavernas da região Apiaí- Iporanga. São Paulo: Consultoria de Projetos e Obras Ltda., vols 1 a 5.
- São Paulo, 2014. Decreto Nº 60.133, de 7 de fevereiro de 2014. Declara as espécies da fauna silvestre ameaçadas de extinção, as quase ameaçadas e as deficientes de dados para avaliação no Estado de São Paulo e dá providências correlata. Diário Oficial do Estado de São Paulo, São Paulo, 25–32.
- São Paulo, 2018. Resolução SMA Nº 57, de 17 de maio de 2018. Aprova o Plano de Manejo do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira - PETAR, Unidade de Conservação da Natureza de Proteção Integral, criada pelo Decreto nº 32.283, de 19 de maio de 1958, alterado pela Lei nº . Diário Oficial do Estado de 18-05-2018 Seção I, São Paulo, 45–47.
- Segers, H., 2008. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 49–59.
- Segura, M. O., F. Valente-Neto, & A. Fonseca-Gessner, 2011. A Family level key to aquatic Coleoptera (Insecta) of Sao Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 11: 393–412.
- Simões, L. B., T. C. dos S. Ferreira, & M. E. Bichuette, 2013. Aquatic biota of different karst habitats in epigean and subterranean systems of Central Brazil - visibility versus relevance of taxa. *Subterranean Biology* 11: 55–74.
- Simon, K. S., E. F. Benfield, & S. A. Macko, 2003. Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. *Ecology* 84: 2395–2406.
- Souza-Silva, M., C. Carvalho, S. Liria, F. A. C. Sampaio, & R. L. Ferreira, 2012. Transitory aquatic taxocenosis in two neotropical limestone caves. *Revista Brasileira de Espeleologia* 2: 29–41.
- Trajano, E., 1996. Movements of cave bats in Southeastern Brazil, with emphasis on the population ecology of the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Chiroptera). *Biotropica* 28: 121–129.
- Trajano, E., 2000. Cave faunas in the Atlantic Tropical Rain Forest: composition, ecology, and conservation. *Biotropica* 32: 882–893.
- Trajano, E., 2007a. Sistema Areias: 100 anos de estudos. Redespeleo, São Paulo.
- Trajano, E., 2007b. O “Laboratório subterrâneo”: aprendendo com uma experiência fracassada In Trajano, E. (ed), Sistema Areias - 100 anos de estudos. Redespeleo, São Paulo: 32–34.
- Trajano, E., 2010. Políticas de conservação e critérios ambientais: princípios, conceitos e protocolos. *Estudos Avançados* 24: 135–146.
- Trajano, E., 2012. Ecological classification of subterranean organisms. *Encyclopedia of Caves*. Elsevier Inc.
- Trajano, E., J. E. Gallão, & M. E. Bichuette, 2016. Spots of high diversity of troglobites in Brazil: the challenge of measuring subterranean diversity. *Biodiversity and Conservation* 25: 1805–1828.
- Voigt, M., 1957. *Rotatoria Di Rädertiere Mitteleuropas*. Borntraeger, Berlin.
- Weinstein, P., & D. Slaney, 1995. Invertebrate faunal survey of Rope Ladder Cave, Northern Queensland: a comparative study of sampling methods. *Australian Journal of*

Entomology 34: 233–236.

Wilson, M. S., & H. C. Yeatman, 1959. Free-living copepods In Edmondson, W. T. (ed), Fresh-water biology. John Wiley & Sons Ltd, New York: 1248.

Wood, P. J., J. Gunn, & S. D. Rundle, 2008. Response of benthic cave invertebrates to organic pollution events P. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 18: 909–922.

Wynne, J. J., F. G. Howarth, S. Sommer, & B. G. Dickson, 2019. Fifty years of cave arthropod sampling: techniques and best practices. International Journal of Speleology 48: 33–48.

Apêndice

Tabela 1: Abundância de táxons registrados em águas de gotejamento e poças em cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno, São Paulo, Brasil. Legenda: Pontos de amostragens nas cavernas: SUG = gotejamento Água Suja, CSg = gotejamento Santana, ARg = gotejamento Aranhas, PEG = gotejamento Pescaria, TEG = gotejamento Temimina, ASp = poça Água Sumida, SUP = poça Água Suja. Clas = classificação, TF = troglófilo; ? = classificação incerta. Classificação hierárquica dos táxons: Fi. = Filo, C. = Classe, Sc. = Subclasse O. = Ordem; So = Subordem; F. = Família; Sf. = Subfamília; T. = Tribo. Ocor. = ocorrência em habitats (R = rios, G = gotejamentos, P = poças). Det = determinadores (especialistas), MSA = Marcel S Araújo, MD = Matheus Duarte, RF = Roberta Freitas, STS = Susana Trivinho-Strixino, TR = Tainá Ribeiro.

Táxon	Gênero/ espécie	Clas	Ocor.	Gotejamentos					Poças		Det
				SUG	CSg	ARg	PEG	TEG	ASp	SUP	
C. Arachnida											
Sc. Acari											
O. Prostigmata											
So. Hydrachnidia	sp. n. 2	TF	G			1					MSA
Sf. Crustacea											
C. Copepoda											
O. Cyclopoida	sp.	TF	R/G/P				1	9	5	45	MD
O. Harpacticoida	sp.	TF	R/G/P			1		1	1	4	MD
C. Ostracoda	sp.	TF	R/P						1		
C. Insecta											
O. Coleoptera	sp. 3	?	G	1							RF
F. Ptilodactylidae	sp.	TF	P						1		RF
F. Elmidae	Gênero A (Segura et al. 2011) sp.	?	P						1		RF
	<i>Microcyloepus</i> sp. 1	TF	R/P						1		RF
	<i>Microcyloepus</i> sp. 2	TF	R/P						1		RF
	<i>Heterelmis</i> sp. 5	TF	R/P							1	RF
O. Diptera	sp.	?	P						1		
F. Chironomidae	sp.	TF	R/G/P		1			6	2	6	STS
Sf. Chironominae		TF									
T. Chironomini	<i>Endotribelos</i> sp.	?	P							1	STS
	Complexo <i>Stenochironomus</i> sp.	?	G					1			STS
T. Tanytarsini	<i>Rheotanytarsus</i> sp.	TF	R/P						1		STS
Sf. Ortocladiinae	<i>Corynoneura</i> sp. 1	TF	R/G/P					1	3		STS
	<i>Corynoneura</i> sp. 2	TF	P						1		STS
	<i>Onconeura</i> sp.	?	P						1		STS
O. Ephemeroptera	sp.	?	R/P							1	
F. Leptohyphidae	sp. 1	TF	R/P						1		
O. Plecoptera											
F. Gripopterygidae	sp. 1	?	R/P						1		
F. Perlidae	<i>Anacroneuria</i> sp.	?	R					2			

Táxons	Género/ espèce	Clas.	CAVERNAS														Det	
			CS		SU		AS		AR		PE		TE		RA			
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av		
	<i>Macrelmis</i> sp. 2	TF			1		2		3									RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 5	TF							1									RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 6	TF			1				1									RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 1	TF					3											RF
	<i>Macrelmis</i> sp. 3	TF			1		1											RF
	<i>Microcyloopus</i> sp. 1	TF					3				1		1		1			RF
	<i>Microcyloopus</i> sp. 2	TF			2		1											RF
	<i>Microcyloopus</i> sp. 3	TF					1						1					RF
	<i>Neoelmis</i> sp. 1	TF					1											RF
	<i>Neoelmis</i> sp. 2	TF					1		1									RF
	<i>Xenelmis</i> sp. 1	TF									1							RF
	<i>Xenelmis</i> sp. 2	TF									1							RF
F. Gyrinidae	<i>Gyretes</i> sp.	TF							22	29								RF
F. Hydrophilidae	sp.	TF					3											RF
F. Psephenidae	sp.	?					1		1		1							RF
O. Diptera																		
So. Nematocera																		
F. Chironomidae																		
Sf. Chironominae																		
T. Chironomini	<i>Nilothauma</i> sp.	TF					1											STS
T.	<i>Phaenopsectra</i> sp.	TF							8									STS
T. Pseudochironomini	gen. n. sp. n.	TF	25		48		2				1							STS
T. Tanytarsini	<i>Rheotanytarsus</i> sp.	TF			1		20				5							STS
	<i>Tanytarsus</i> sp.	TF					1											STS
Sf. Orthoclaadiinae	<i>Corynoneura</i> sp.	TF					1		1		1							STS
	<i>Cricotopus</i> sp.	TF	1										1					STS
	<i>Lopescladius</i> sp.	TF											2					STS
	<i>Nanocladius</i> sp.	TF							1									STS
	<i>Parametricnemus</i> sp.	TF	1				10		2		4		10					STS
Sf. Tanypodinae																		STS
T. Procladiini	<i>Djalmabatista</i> sp.	TF	10		1													
T. Pentaneurini	<i>Ablabesmyia</i> sp.	TF					4						1					STS
F. Tipulidae	sp. 1	TF					3		2				3					
	sp. 2	TF							1				1					
	sp. 3	TF					2		2									
	sp. 4	TF											1					
F. Ceratopogonidae	sp. 1	TF			2													
	sp. 2	TF							3				1					
F. Dixidae	sp.	?					1											
F. Simuliidae																		
Sf. Simuliinae																		
T. Simuliini	<i>Simulium</i> sp.	?			3		26		2		12		1					STS

Táxons	Gênero/ espécie	Clas.	CAVERNAS														Det	
			CS		SU		AS		AR		PE		TE		RA			
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av		
F. Ancyliidae	cf. <i>Uncancylus</i> sp.	TF			42	48	1		1		15	1						MEB
F. Planorbidae	sp.	TF					3											MEB
F. Helicinidae	sp.	TF					1											MEB
IC. Heterobranchia	sp.	AC					1											MEB
C. Clitellata																		
O. Haplotaxida	sp. 1	TF			2		3		1				2			1		
	sp. 2	TF					1											
	sp. 4	TF							1									
	sp. 6	TF			1													
O. Hirudinea	sp.	AC							1									
C. Turbellaria																		
O. Tricladida																		
F. Dugesiidae	<i>Girardia</i> sp. n. 1	TM	4															ALZ
	<i>Girardia</i> sp. 2	TF	1															
	<i>Girardia</i> sp. 3	TM														9		
	<i>Girardia</i> sp. 4	TF							1									
	<i>Girardia</i> sp. 5	TM							3									ALZ
	<i>Girardia</i> sp. 6	TF?	1					27										

Tabela 3: Abundância de táxons terrestres registrados em cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno São Paulo, Brasil. Legenda: Cavernas: CS = Santana, SU = Água Suja, AS = Água Sumida, AR = Aranhas, PE = Pescaria, TE = Temimina, RA = Ressurgência das Areias de Água Quente. Co = indivíduos coletados, Av = indivíduos avistados. Clas = classificação, TM = troglomórfico (possível troglóbio), TB = troglóbio, TF = troglófilo; AC = acidental? = classificação incerta. Classificação hierárquica dos táxons: C. = Classe, Sc. = Subclasse O. = Ordem; So = Subordem; F. = Família; Sf. = Subfamília; T. = Tribo. Det = determinates (especialistas), AC = Amazonas Chagas Jr, CSF = Camile Sorbo Fernandes, DMS = Diego M von Schimonky, FML = Facundo M Labarque, JSG = Jéssica S Gallo, JEG = Jonas E Gallão, LMV = Letícia M Vieira, MAS = Marcel S Araújo, MPB = Márcio P Bolfarini, RMP = Régia M Pacheco, TGP = Thais G Pellegrini.

Táxon	Gênero/ espécies	Clas	CAVERNAS														Det	
			CS		SU		AS		PE		AR		TE		RA			
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av		
C. Arachnida																		
Sc. Acari																		
O. Astigmata	sp. 4	TF					1											MSA
	sp. 5	TF	1															MSA
	sp. 6	TF														2		MSA
O. Ixodida																		
F. Argasidae	sp.	TF									3							MSA
O. Mesostigmata																		
F. Parasitidae	sp.	TF							4									MSA
O. Oribatida	sp.	TF					1											MSA
O. Prostigmata	sp. 1	TF														1		MSA

Táxon	Gênero/ espécies	Clas	CAVERNAS														Det		
			CS		SU		AS		PE		AR		TE		RA				
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av			
F. Gonyleptidae Sf. Goniosomatinae	<i>Serracutisoma spelaeum</i> (Mello-Leitão, 1933)	TX	2		1			7	2			102	330					JEG	
Sf. Pachylinae	gen. n. sp. n. <i>Daguerreia inermis</i> Soares & Soares, 1947	TB	7	4														JEG	
Sf. Pachylospeleinae	<i>Pachylospeleus strinatii</i> Šilhavý, 1974	TF			5		23		13	12		6		23	3	3		JEG	
		TB														5		JEG	
O. Palpigradi																			
F. Eukoeneniidae O. Pseudoscorpiones	sp. n.	TM														4		JEG/ DMV	
F. Bochicidae Sf. Bochicinae	<i>Spelaeoboehica muchmorei</i> Andrade & Mahnert, 2003	TB															2	1	DMV
F. Chernetidae																			
Sf. Chernetinae	<i>Spelaeochernes dentatus</i> Mahnert, 2001	TB	2																DMV
	<i>Spelaeochernes gracilipalpus</i> Mahnert, 2001	TB										1							DMV
F. Chthoniidae	<i>Pseudochthonius</i> aff. <i>strinatii</i> Beier, 1969	TB														2			DMV
	<i>Pseudochthonius</i> aff. <i>ricardo</i> Mahnert, 2001	TF	1		6														DMV
F. Ideoroncidae	<i>Indoroncus cavicola</i> Mahnert, 2001	TB															1		DMV
C. Chilopoda O. Geophilomorpha F. Geophilidae O. Scolopendromorpha F. Cryptopidae	<i>Ribautia</i> sp. n. <i>Cryptops (T.) iporangensis</i> Ázara & Ferreira, 2013	TM TB															1 1		AC/ RMP AM
C. Diplopoda O. Polydesmida F. Cryptodesmidae	sp. 2 <i>Peridontodesmella alba</i> Schubart, 1957	TM TB										1							JSG JSG
F. Paradoxosomatidae	sp. 2	TM														2			JSG
	sp. 3	TF?	1																JSG
F. Pyrgodesmidae	sp. 1 <i>Leodesmus yporangae</i> (Schubart, 1946)	TM TB					4		2										JSG JSG
O. Spirobolida	sp. 1	?	1														1		JSG

Táxon	Gênero/ espécies	Clas	CAVERNAS														Det
			CS		SU		AS		PE		AR		TE		RA		
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	
O. Spirostreptida F. Pseudonannolenidae	sp. 1 <i>Pseudonannolene</i> aff. <i>strinatii</i> Mauriès, 1974	TF											3				JSG
		TF						18	74				1		6	22	JSG
F. Spirostreptidae	sp. 1	TF						1									JSG
C. Malacostraca O. Isopoda	<i>Neotroponiscus</i> sp. Cardoso & Araujo, 2017	AC	1														CSF
F. Bathytropidae	sp. <i>Benthana</i> <i>iporangaensis</i> Lima & Serejo, 1993	TF				5											CSF
F. Philosciidae	<i>Trichorhina</i> sp. 1	TB													19		CSF
F. Platyarthridae	<i>Trichorhina</i> sp. 2	TF													3		CSF
	<i>Trichorhina</i> <i>tomentosa</i> (Budde-Lund, 1893)	TF													2		CSF
	<i>Cylindroniscus</i> <i>flaviae</i> Campos- Filho, Araujo and Taiti, 2017	AC													4		CSF
F. Styloniscidae		TF													9		CSF
C. Entognatha O. Collembola So. Entognatha	sp. 1	TF			10												
	sp. 2	TF									2						
	sp. 3	TM									3				3		
	sp. 4	TF				1											
	sp. 5	TF			1				1						4		
	sp. 6	TM													426		
	sp. 7	TM													100		
C. Insecta O. Archaeognatha F. Meinertellidae O. Blattaria O. Coleoptera	sp. 1	TF							1								
	sp. 1	TF			2	10	4				2		5				
	sp. 1	?											3				
	sp. 2	?					2										
	sp. 3	?			3												
	sp. 4	?			1												
	sp. 5	?					4										
	sp. 6	?	1														
	sp. 7	?									1						
	sp. 8	?													1		
F. Carabidae Sf. Lebiinae T. Lebiini	sp. 1	TF			3								6				LMV/ TGP

Táxon	Gênero/ espécies	Clas	CAVERNAS														Det	
			CS		SU		AS		PE		AR		TE		RA			
			Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av	Co	Av		
	sp. 3	?							1			3						
	sp. 4	?										3						
	sp. 5	?										3						
	sp. 6	?										1						
	sp. 7	?										1						
C. Clitellata																		
O. Haplotaxida	sp. 1	TF?	2									1						
	sp. 3	TF?		1														
	sp. 5	TF?														2	7	
	sp. 6	TF?		26	3	1	1									1		
	sp. 7	TF?		5														
	sp. 8	TF?							1									
	sp. 9	TF?														5		
C. Turbellaria																		
O. Tricladida	sp. 8	TF										1						

Tabela 4: Critérios e grau de fragilidade da fauna aquática de cavernas, e setores das cavernas, do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno, São Paulo, Brasil. Legenda: categorias de ameaças da fauna de acordo com o Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (EN = Em Perigo, CR = Criticamente em Perigo) (ICMBio, 2018a); e com a lista de fauna ameaçada de extinção do estado de São Paulo (AE = espécie ameaçada de extinção) (São Paulo, 2014).

Caverna	Setor	Riqueza total	Espécies novas	Espécies troglomórficas e troglóbias	Espécies indicadoras de boa qualidade da água	Espécies com distribuição restrita (Caverna)	Espécies com baixa densidade populacional (Caverna)	Fragilidade (Setor)	Fragilidade (Caverna)
Caverna Santana	CS01	7			7 (1 Ephemeroptera, 2 Trichoptera, 2 Tricladida, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 5		Alta	Máxima
	CS02	2			1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 5		Alta	
	CS03	7	<i>Girardia</i> sp. n. 1; <i>Hyaella</i> sp. n. 8, Pseudochironomini gen.n. sp.n.	<i>Girardia</i> sp. n. 1; <i>Hyaella</i> sp. n. 8	4 (1 Amphipoda, 1 Tricladida, 1 Aegliidae, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Girardia</i> sp. n. 1; <i>Hyaella</i> sp. n. 8	<i>Girardia</i> sp. n. 1; <i>Hyaella</i> sp. n. 8	Máxima	
	CS04	7	<i>Girardia</i> sp. n. 1; <i>Hyaella</i> sp. n. 8, Pseudochironomini gen.n. sp.n.	<i>Girardia</i> sp. n. 1; <i>Hyaella</i> sp. n. 8	2 (1 Amphipoda, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Girardia</i> sp. n. 1; <i>Hyaella</i> sp. n. 8; <i>Potamolithus</i> sp. 5	<i>Girardia</i> sp. n. 1; <i>Hyaella</i> sp. n. 8	Máxima	
	CS05	3	Pseudochironomini gen.n. sp.n.		1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 5		Alta	
	CS06	2			1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 5		Alta	
	CS07	4			1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 5		Alta	
	CS08	2	Pseudochironomini gen.n. sp.n.		1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 5		Alta	
	CS09	4	<i>Girardia</i> sp. n. 1, Pseudochironomini gen.n. sp.n.	<i>Girardia</i> sp. n. 1	2 (1 Tricladida, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Girardia</i> sp. n. 1, <i>Potamolithus</i> sp. 5	<i>Girardia</i> sp. n. 1	Máxima	
	CS10	3	Pseudochironomini gen.n. sp.n.		1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 5		Alta	
Gruta da Água Suja	SU01	8	Pseudochironomini gen.n. sp.n.		3 (1 Trichoptera, 1 <i>Potamolithus</i> , 1 Aegliidae)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	Alta
	SU02	5			1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	
	SU03	13	Pseudochironomini gen.n. sp.n.		2 (1 <i>Potamolithus</i> , 1 Odonata)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	
	SU04	7	Pseudochironomini gen.n. sp.n.		2 (1 <i>Potamolithus</i> , 1 Trichoptera)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	

	SU05	7	Pseudochironomini gen.n. sp.n.	1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	
	SU06	12		1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	
	SU07	4		2 (1 <i>Potamolithus</i> , 1 Ephemeroptera)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	
	SU08	5	Pseudochironomini gen.n. sp.n.	2 (1 <i>Potamolithus</i> , 1 Trichoptera)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	
	SU09	7	Pseudochironomini gen.n. sp.n.	1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	
	SU10	12	Pseudochironomini gen.n. sp.n.	1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 4		Alta	
Gruta da Pescaria	PE01	10		<i>Potamolithus</i> sp. 9	5 (1 Ephemeroptera, 1 Plecoptera, 1 Trichoptera, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
	PE02	9		<i>Potamolithus</i> sp. 9	2 (1 Trichoptera, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
	PE03	9	Pseudochironomini gen.n. sp.n.	<i>Potamolithus</i> sp. 9	1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
	PE04	6	<i>Lecane</i> sp. n.	<i>Potamolithus</i> sp. 9	2 (1 Ephemeroptera, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
	PE05	10		<i>Potamolithus</i> sp. 9	2 (1 Ephemeroptera, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
	PE06	4		<i>Potamolithus</i> sp. 9	1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
	PE07	9		<i>Potamolithus</i> sp. 9	2 (1 Trichoptera, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
	PE08	5		<i>Potamolithus</i> sp. 9	2 (1 Trichoptera, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
	PE09	7		<i>Potamolithus</i> sp. 9	4 (1 Ephemeroptera, 2 Trichoptera, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
	PE10	4		<i>Potamolithus</i> sp. 9	1 (1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 9		Máxima
Gruta do Temimina	TE01	9			6 (3 Ephemeroptera, 1 Odonata, 1 Trichoptera, 1 Aeglidae)			Alta
	TE02	12	Megapodagrionidae gen. n. sp. n.		9 (3 Ephemeroptera, 3 Odonata, 2 Trichoptera, 1 Aeglidae)			Alta
	TE03	11			8 (3 Ephemeroptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera, 2 Trichoptera, 1 Aeglidae)			Alta
	TE04	14	<i>Hyalella</i> sp. n. 2		7 (1 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera, 1 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Aeglidae)	<i>Hyalella</i> sp. n. 2	<i>Hyalella</i> sp. n. 2	Alta

	TE05	11		4 (1 Ephemeroptera, 1 Odonata, 1 Trichoptera, 1 Aeglidae)			Média	
	TE06	16	<i>Hyalella</i> sp. n. 2	8 (2 Ephemeroptera, 2 Plecoptera, 2 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Aeglidae)	<i>Hyalella</i> sp. n. 2	<i>Hyalella</i> sp. n. 2	Alta	
	TE07	17		8 (2 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 1 Plecoptera, 4 Trichoptera, 1 Aeglidae)			Alta	
	TE08	16	Megapodagrionidae gen. n. sp. n.	11 (3 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera, 4 Trichoptera, 1 Aeglidae)			Máxima	
	TE09	11		9 (2 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 2 Odonata, 1 Plecoptera, 2 Trichoptera, 1 Aeglidae)			Alta	
	TE10	17	<i>Hyalella</i> sp. n. 2, Hydrarachnidia sp. n. 2	11 (4 Ephemeroptera, 2 Odonata, 2 Plecoptera, 1 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Aeglidae)	<i>Hyalella</i> sp. n. 2	<i>Hyalella</i> sp. n. 2	Máxima	
Gruta da Água Sumida	AS01	27	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	10 (4 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera, 1 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Tricladida)			Alta	
	AS02	22	<i>Hyalella</i> sp. n. 1, Pseudochironomini gen. n. sp. n.	8 (2 Ephemeroptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera, 2 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Tricladida)			Alta	
	AS03	16	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	7 (1 Ephemeroptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera, 2 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Tricladida)			Alta	
	AS04	14	<i>Hyalella</i> sp. n. 1, Pseudochironomini gen. n. sp. n.	9 (2 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera, 3 Trichoptera, 1 Amphipoda)			Alta	Máxima
	AS05	19	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	9 (3 Ephemeroptera, 2 Megaloptera, 1 Plecoptera, 1 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Tricladida)			Alta	
	AS06	27	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	14 (3 Ephemeroptera, 2 Megaloptera, 2 Odonata, 1 Plecoptera, 3 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Tricladida, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 6		Máxima	

	AS07	17		7 (2 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera, 1 Trichoptera, 1 Tricladida)				Alta	
	AS08	28	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	10 (3 Ephemeroptera, 2 Megaloptera, 1 Plecoptera, 3 Trichoptera, 1 Amphipoda,)				Alta	
	AS09	21	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	10 (2 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera, 2 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Tricladida, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus</i> sp. 6			Alta	
	AS10	19	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	10 (3 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 1 Odonata, 3 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Tricladida)				Alta	
Gruta das Aranhas	ARA01	9		5 (3 Ephemeroptera, 1 Plecoptera, 1 Trichoptera)				Média	
	ARA02	16	Megapodagrionidae gen. n. sp. n., <i>Hyalella</i> sp. n. 1	8 (2 Ephemeroptera, 2 Odonata, 1 Plecoptera, 2 Trichoptera, 1 Amphipoda)				Alta	
	ARA03	5		2 (1 Trichoptera, 1 Tricladida)				Média	
	ARA04	11		<i>Girardia</i> sp. 5	3 (1 Odonata, 1 Trichoptera, 1 Tricladida)	<i>Girardia</i> sp. 5	<i>Girardia</i> sp. n. 5	Máxima	
	ARA05	5		3 (1 Megaloptera, 1 Odonata, 1 Plecoptera)				Média	
	ARA06	24	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	12 (2 Ephemeroptera, 2 Odonata, 2 Plecoptera, 5 Trichoptera, 1 Amphipoda)				Máxima	Máxima
	ARA07	17	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	10 (2 Ephemeroptera, 1 Megaloptera, 2 Odonata, 1 Plecoptera, 3 Trichoptera, 1 Amphipoda)				Alta	
	ARA08	16	Megapodagrionidae gen. n. sp. n., <i>Hyalella</i> sp. n. 1	12 (2 Ephemeroptera, 3 Odonata, 2 Plecoptera, 3 Trichoptera, 1 Amphipoda)				Máxima	
	ARA09	9	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	6 (1 Ephemeroptera, 1 Odonata, 3 Trichoptera, 1 Amphipoda)				Alta	
	ARA10	9	<i>Hyalella</i> sp. n. 1	<i>Girardia</i> sp. 5	5 (1 Ephemeroptera, 1 Odonata, 1 Trichoptera, 1 Amphipoda, 1 Tricladida)	<i>Girardia</i> sp. 5	<i>Girardia</i> sp. n. 5	Máxima	

Ressurgência das Áreas de Água Quente	14	<i>Potamolithus troglobius</i> (CR, AE), <i>Pimelodella kronei</i> (EN, AE), <i>Girardia</i> sp. 3	3 (1 Ephemeroptera, 1 Tricladida, 1 <i>Potamolithus</i>)	<i>Potamolithus troglobius</i> , <i>Pimelodella kronei</i> , <i>Girardia</i> sp. 3 (endêmicos do Sistema Areias)	<i>Girardia</i> sp. 3	Máxima	Máxima
---	----	--	--	--	-----------------------	--------	--------

Tabela 5: Critérios e grau de fragilidade da fauna terrestre de cavernas, e setores das cavernas, do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e entorno, São Paulo, Brasil. Legenda: categorias de ameaças da fauna de acordo com o Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (EN = Em Perigo, CR = Criticamente em Perigo, VU = Vulnerável) (ICMBio, 2018a); e com a lista de fauna ameaçada de extinção do estado de São Paulo (AE = espécie ameaçada de extinção) (São Paulo, 2014).

Caverna	Setor	Riqueza total	Espécies novas	Espécies troglomórficas e troglóbias	Espécies com distribuição restrita (Caverna)	Espécies com baixa densidade populacional (Caverna)	Fragilidade (Setor)	Fragilidade (Caverna)
Caverna Santana	CS01	12					Alta	Máxima
	CS02	10		1 (<i>Spelaeocheernes dentatus</i>)		<i>Spelaeocheernes dentatus</i>	Máxima	
	CS03	6					Média	
	CS04	4		1 (Pachylinae gen. n. sp. n.)	Pachylinae gen. n. sp. n.	Pachylinae gen. n. sp. n.	Máxima	
	CS05	2					Baixa	
	CS06	1					Baixa	
	CS07	1		1 (Pachylinae gen. n. sp. n.)	Pachylinae gen. n. sp. n.	Pachylinae gen. n. sp. n.	Máxima	
	CS08	3		1 (Pachylinae gen. n. sp. n.)	Pachylinae gen. n. sp. n.	Pachylinae gen. n. sp. n.	Máxima	
	CS09	4		1 (Pachylinae gen. n. sp. n.)	Pachylinae gen. n. sp. n.	Pachylinae gen. n. sp. n.	Máxima	
	CS10	4		1 (Pachylinae gen. n. sp. n.)	Pachylinae gen. n. sp. n.	Pachylinae gen. n. sp. n.	Máxima	
Gruta da Água Suja	SU01	11					Alta	Máxima
	SU02	7					Média	
	SU03	4					Média	
	SU04	12	Haniidae sp. n.	1 (Haniidae sp. n.)	Haniidae sp. n.	Haniidae sp. n.	Máxima	
	SU05	21	Haniidae sp. n.	2 (Haniidae sp. n., Pselaphinae sp. 2)	Haniidae sp. n.	Haniidae sp. n., Pselaphinae sp. 2	Máxima	
	SU06	6					Média	

	SU07	5				Média	
	SU08	16	2 (cf. Prodidomidae sp., <i>Peridontodesmella alba</i> - EN, AE)	cf. Prodidomidae sp.	cf. Prodidomidae sp., <i>Peridontodesmella alba</i>	Máxima	
	SU09	9				Alta	
	SU10	10				Alta	
Gruta da Pescaria	PE01	9				Alta	
	PE02	7				Média	
	PE03	5				Média	
	PE04	7				Média	
	PE05	6				Média	
	PE06	2				Baixa	Máxima
	PE07	5				Média	
	PE08	3				Baixa	
	PE09	5	1 (Pselaphinae sp. 2)		Pselaphinae sp. 2	Máxima	
	PE10	5	1 (Pyrgodesmidae sp. 1)		Pyrgodesmidae sp. 1	Máxima	
Gruta do Temimina	TE01	3				Baixa	
	TE02	1				Baixa	
	TE03	10				Alta	
	TE04	11				Alta	
	TE05	11				Alta	
	TE06	7				Média	Alta
	TE07	5				Média	
	TE08	7				Média	
	TE09	20				Alta	
	TE10	11				Alta	
Gruta da Água Sumida	AS01	8				Média	
	AS02	3				Baixa	
	AS03	1				Baixa	Máxima
	AS04	2				Baixa	

	AS05	4				Média			
	AS06	4				Média			
	AS07	8				Média			
	AS08	11				Alta			
	AS09	5				Média			
	AS10	13		1 (Pyrgodesmidae sp. 1)	Pyrgodesmidae sp. 1		Máxima		
Gruta das Aranhas	ARA01	18		1 (Entomobryomorpha sp. 3)	Entomobryomorpha sp. 3		Máxima		
	ARA02	9					Alta		
	ARA03	11					Alta		
	ARA04	6					Média		
	ARA05	7		1 (<i>Spelaeochernes gracilipalpus</i> – EN, AE)	<i>Spelaeochernes gracilipalpus</i>		Máxima	Máxima	
	ARA06	12					Alta		
	ARA07	13					Alta		
	ARA08	10					Alta		
	ARA09	12		2 (Cryptodesmidae sp. 2, Entomobryomorpha sp. 3)	Cryptodesmidae sp. 2, Entomobryomorpha sp. 3		Máxima		
	ARA10	9					Alta		
Ressurgência das Areias de Água Quente		46	Eukoenediidae sp. n., <i>Ribautia</i> sp. n., Symphytognathidae	14 (Eukoenediidae sp. n., <i>Cryptops iporangensis</i> - EN, <i>Ribautia</i> sp. n., Symphytognathidae sp. n., <i>Spelaeobochica muchmorei</i> – EN, AE, <i>Pseudochthonius</i> aff. <i>strinatii</i> - AE, <i>Indoroncus cavicola</i> - VU, Paradoxosomatidae sp. 2, <i>Leodesmus yporangae</i> - CR, AE, Entomobryomorpha sp. 3, Entomobryomorpha sp. 6, Entomobryomorpha sp. 7, <i>Benthana iporangaensis</i> , <i>Pachylospeleus strinatii</i> – EN, AE)	Eukoenediidae sp. n., <i>Ribautia</i> sp. n., <i>Cryptops iporangensis</i> , Symphytognathidae sp. n., Paradoxosomatidae sp. 2, Entomobryomorpha sp. 6, Entomobryomorpha sp. 7	Eukoenediidae sp. n., <i>Cryptops iporangensis</i> , <i>Ribautia</i> sp. n., Symphytognathidae sp. n., <i>Spelaeobochica muchmorei</i> , <i>Pseudochthonius</i> aff. <i>strinatii</i> , <i>Indoroncus cavicola</i> , Paradoxosomatidae sp., Entomobryomorpha sp. 3, <i>Benthana iporangaensis</i> , <i>Pachylospeleus strinatii</i>	-		Máxima

CONCLUSÕES

Este estudo contribuiu para ampliar conhecimento acerca da fauna subterrânea da área cárstica do Alto Ribeira, bem como para compreender diferentes fatores que atuam na estruturação das comunidades aquáticas subterrâneas. Assim, foi possível concluir que:

- As comunidades de riachos diferiram entre cavernas pertencentes às três sub-bacias do Alto Ribeira (rios Iporanga, Betari e Pilões), mas também entre cavernas inseridas na mesma sub-bacia, devido principalmente à ocorrência de muitas espécies endêmicas e/ou com distribuição restrita.
- As comunidades dos rios foram influenciadas por um conjunto único de variáveis físicas e químicas em cada caverna, pois a ocorrência da fauna em microhabitats específicos depende de características ecológicas de cada espécie.
- A substituição espacial de espécies teve maior contribuição na diversidade beta das comunidades aquáticas das cavernas estudadas. A substituição de espécies é influenciada por fatores ecológicos, hidrogeológicos e históricos, quando consideradas espécies troglóbias e não troglóbias.
- Espécies exclusivas foram encontradas em diferentes tipos de habitats (rios, gotejamentos e poças) presentes nas cavernas. Isto reforça a importância em se amostrar diferentes hierarquias hidrogeológicas quando se pretende avaliar a fauna de determinada região.
- Amostragens padronizadas e em diferentes ciclos anuais são necessárias para obter dados mais completos sobre a fauna de determinada região, visto que a ocorrência de espécies raras e endêmicas é comum em cavernas.
- Cavernas maiores não apresentaram maior riqueza e abundância de espécies, ao contrário do observado na literatura. Portanto, quando se pretende avaliar a fauna de determinada região, cavernas de diferentes tamanhos devem ser amostradas, pois além da dimensão das cavernas, diversos fatores contribuem para a riqueza e abundância de espécies.
- Cavernas com maiores valores de riqueza não apresentaram maior diversidade filogenética. Esta foi maior em cavernas que apresentaram mais troglóbios ou táxons não troglóbios filogeneticamente distintos.
- Das sete cavernas estudadas, seis apresentaram fragilidade máxima e uma fragilidade alta, tanto para a fauna aquática quanto para a terrestre. Esta fragilidade deve-se à

elevada riqueza das comunidades, à ocorrência de espécies novas e/ou espécies troglomórficas (possivelmente troglóbias) e troglóbias com distribuição restrita, e de espécies em listas de espécies ameaçadas.

- É urgente a descrição formal de espécies novas troglomórficas registradas nas cavernas da região, para que elas possam ser avaliadas e incluídas em listas de espécies ameaçadas.

- O caminhamento para a visitação turística proposto no Plano de Manejo Espeleológico do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) para as cavernas estudadas permanece satisfatório no que diz respeito ao impacto da fauna. Entretanto, ações devem ser implementadas para a efetiva proteção da fauna, como a restrição do caminhamento nas cavernas e a construção de pontes e passarelas em setores das cavernas com fragilidade máxima e alta, o monitoramento da fauna, a fiscalização das atividades e a educação ambiental e patrimonial.

- A presença de impactos na região, principalmente poluição de ambientes aquáticos e terrestres, associada à fragilidade da fauna e à elevada dissimilaridade e elevada distinção taxonômica das comunidades, reforçam a necessidade em ampliar os limites do PETAR para abranger toda sua área de influência, a fim de evitar a perda dessa biodiversidade única.

APÊNDICE GERAL

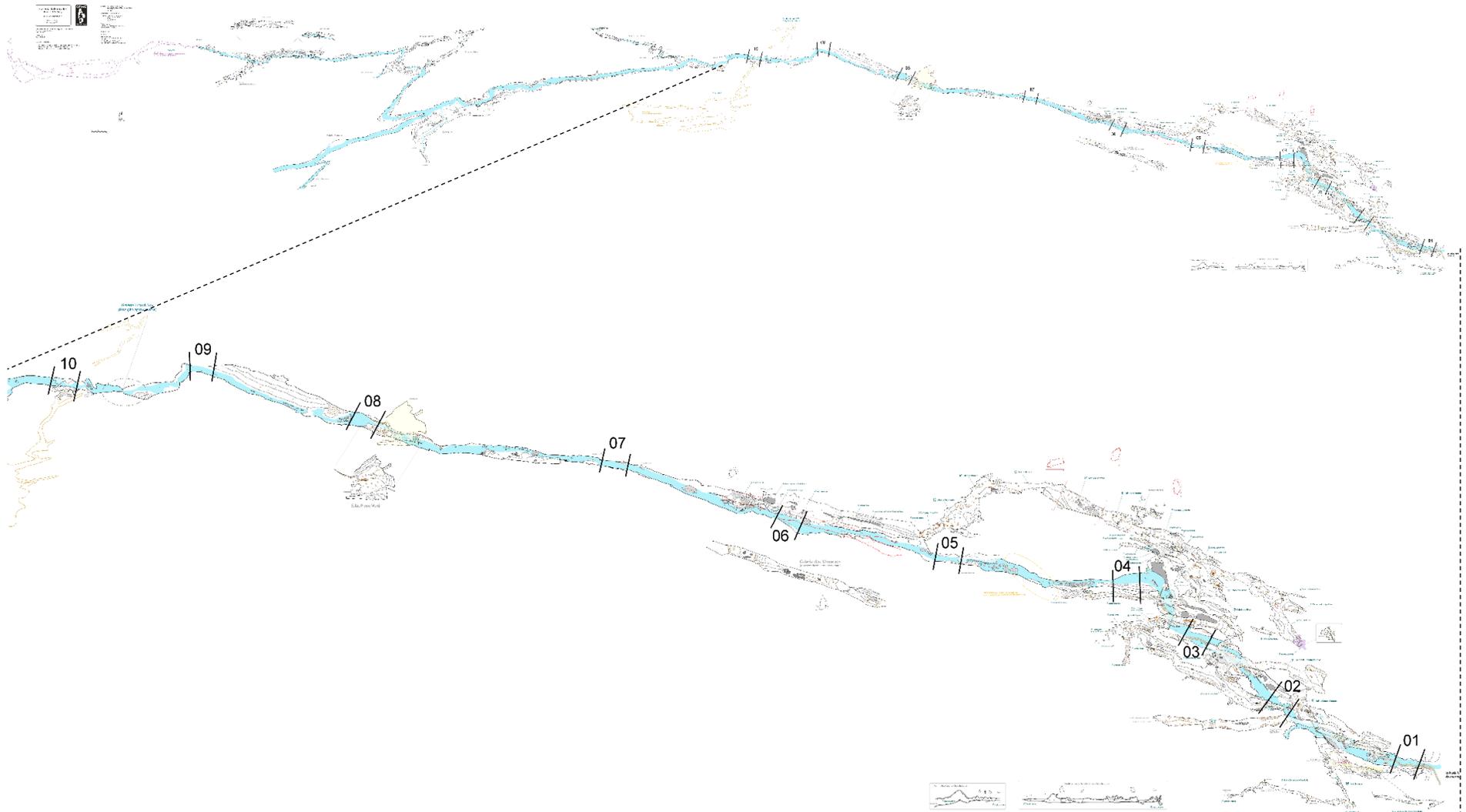


Figura 1: Mapa da Caverna Santana, Iporanga, São Paulo (PETAR), indicando as dez (10) bases de amostragens (barras pretas). Autoria do mapa: Grupo Pierre Martin de Espeleologia (GPME). Modificado por T Zepon.

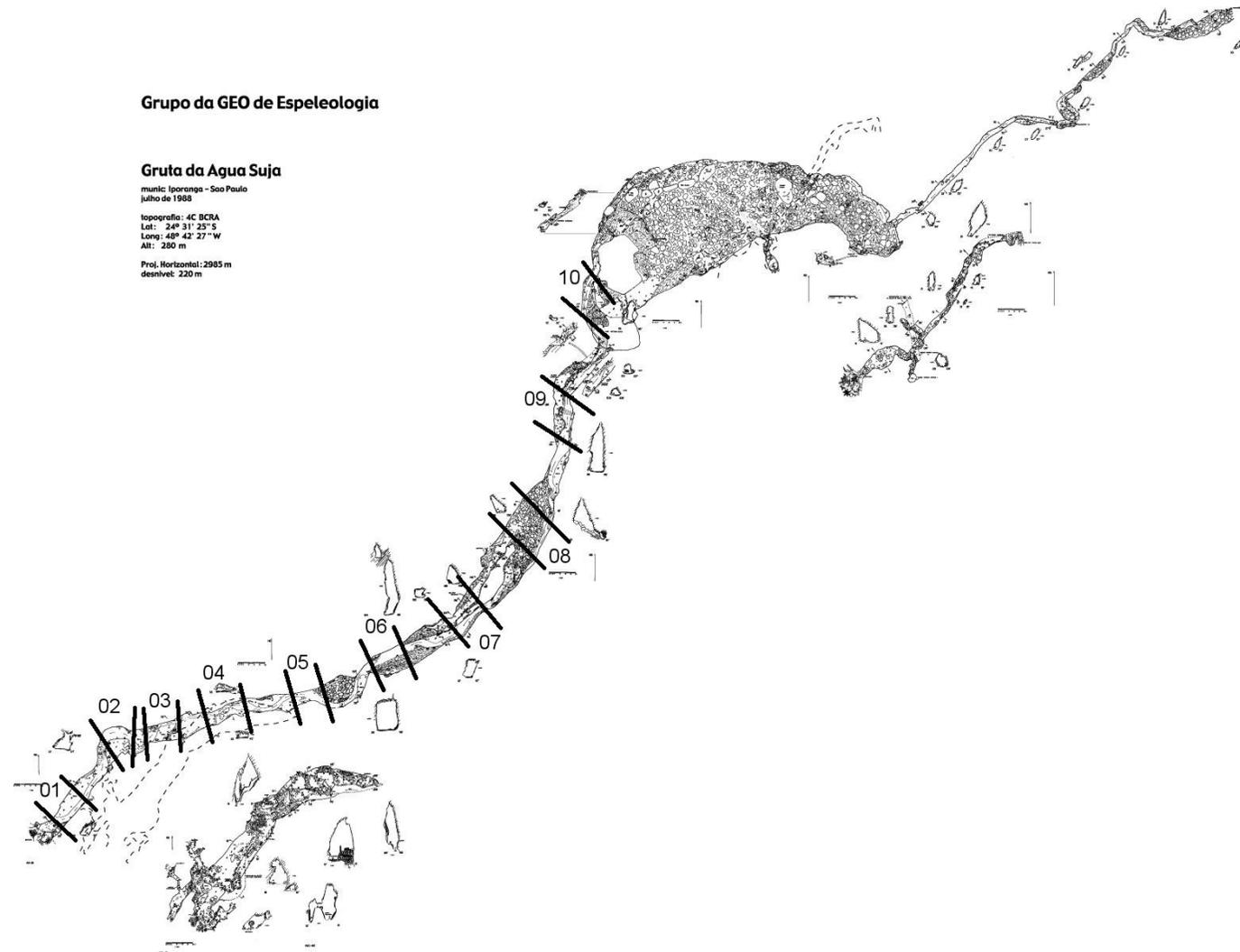


Figura 2: Mapa da Gruta da Água Suja, Iporanga, São Paulo (PETAR), indicando as dez (10) bases de amostragens (barras pretas). Autoria do mapa: Grupo da Geologia de Espeleologia – USP (GCEO). Modificado por T Zepon.

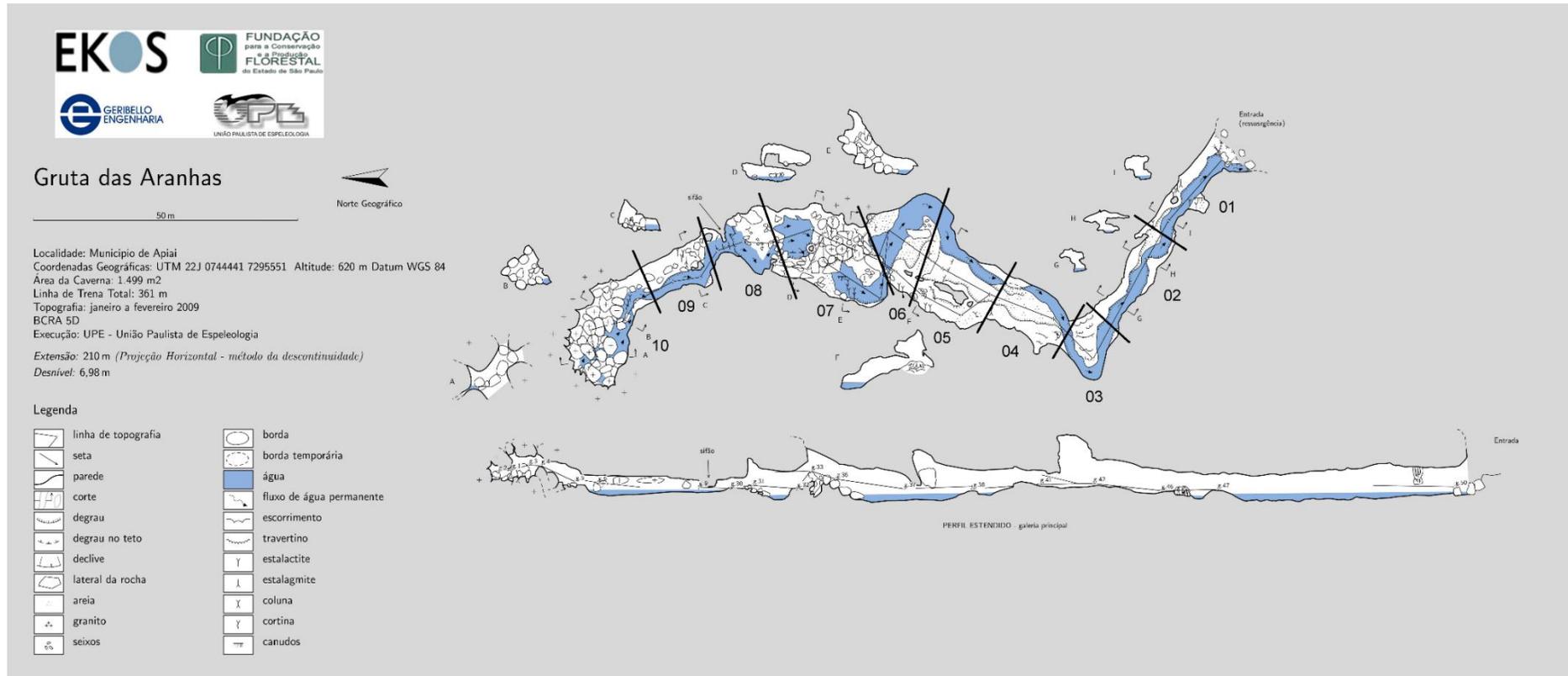


Figura 3: Mapa da Gruta das Aranhas, Apiaí, São Paulo (PETAR), indicando as dez (10) bases de amostragens (barras pretas). Autoria do mapa: União Paulista de Espeleologia (UPE). Modificado por T Zepon.



Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas

Gruta da Água Sumida - SP193

munic: Iporanga - Sao Paulo
Fevereiro de 2003

topografia : 4C BCRA
S 24°28'42" W48°37'44"

Proj. Horizontal : 298 m
Desnivel: 7 m

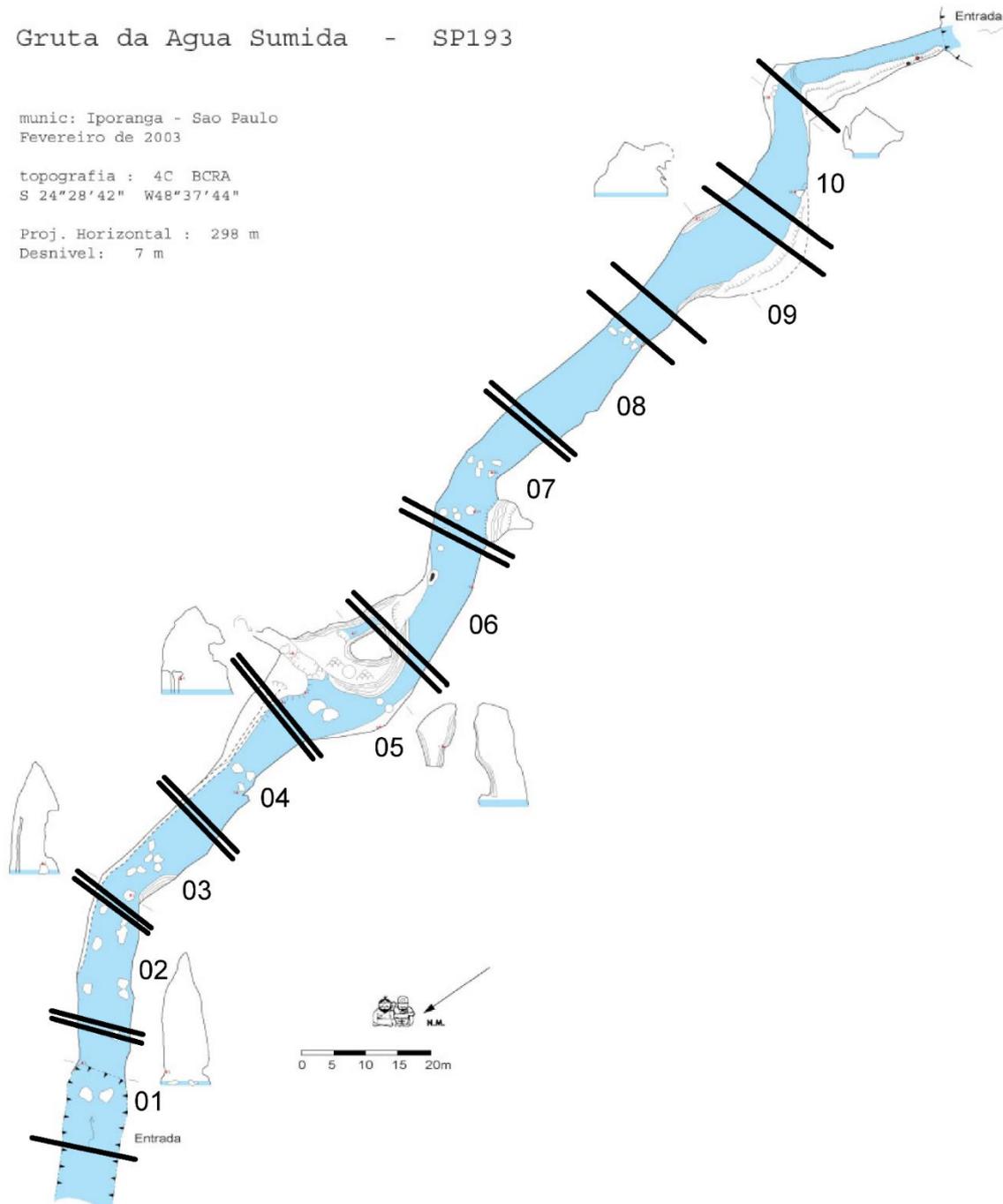


Figura 4: Mapa da Gruta Água Sumida, Iporanga, São Paulo (PETAR), indicando as dez (10) bases de amostragens (barras pretas). Autoria do mapa: Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas (GBPE). Modificado por T Zepon.



UNIÃO PAULISTA DE ESPELEOLOGIA
Topografia, BCRA 4C, 06/06/1998

Gruta da Pescaria SP 10 / UPE 18

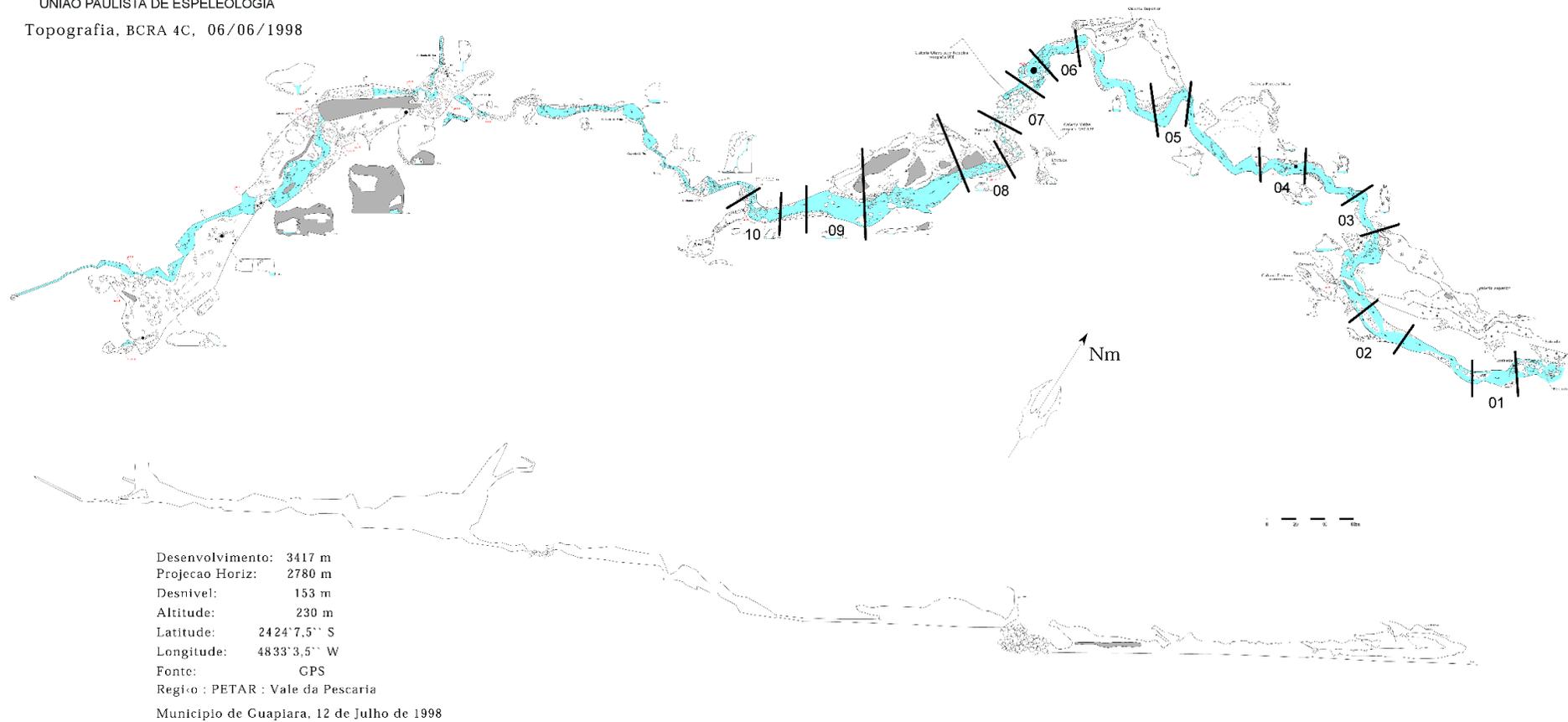


Figura 5: Mapa da Gruta da Pescaria, Apiaí, São Paulo (PETAR), indicando as dez (10) bases de amostragens (barras pretas). Autoria do mapa: União Paulista de Espeleologia (UPE). Modificado por T Zepon.

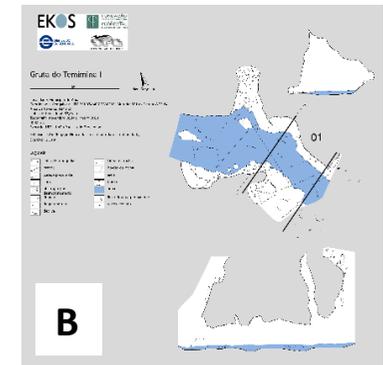
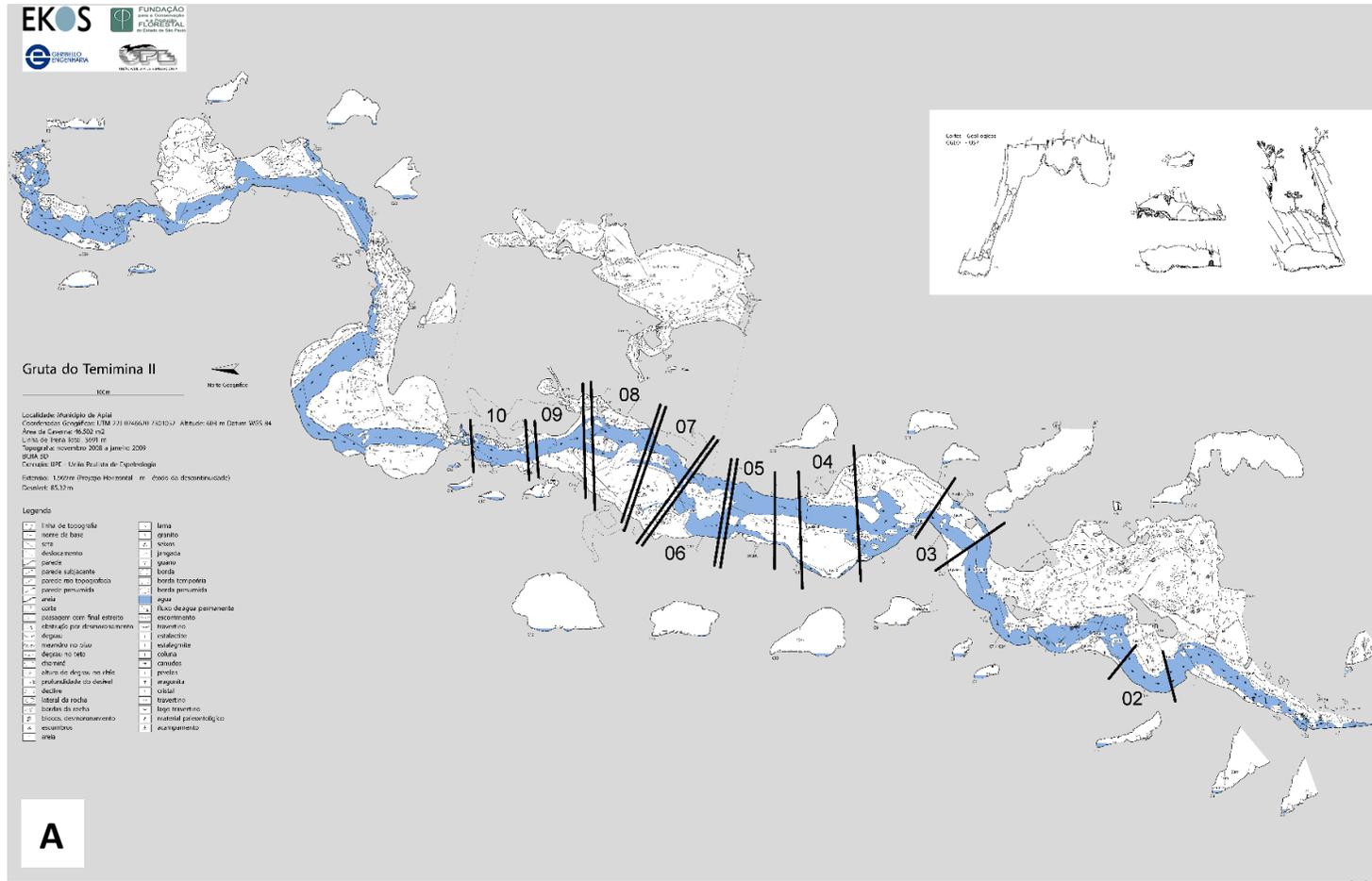


Figura 6: Mapas das Grutas do (A) Temimina II e (B) Temimina I, Apiaí, São Paulo (PETAR), indicando as dez (10) de amostragens (barras pretas). Autoria do mapa: União Paulista de Espeleologia (UPE). Modificado por T Zepon.

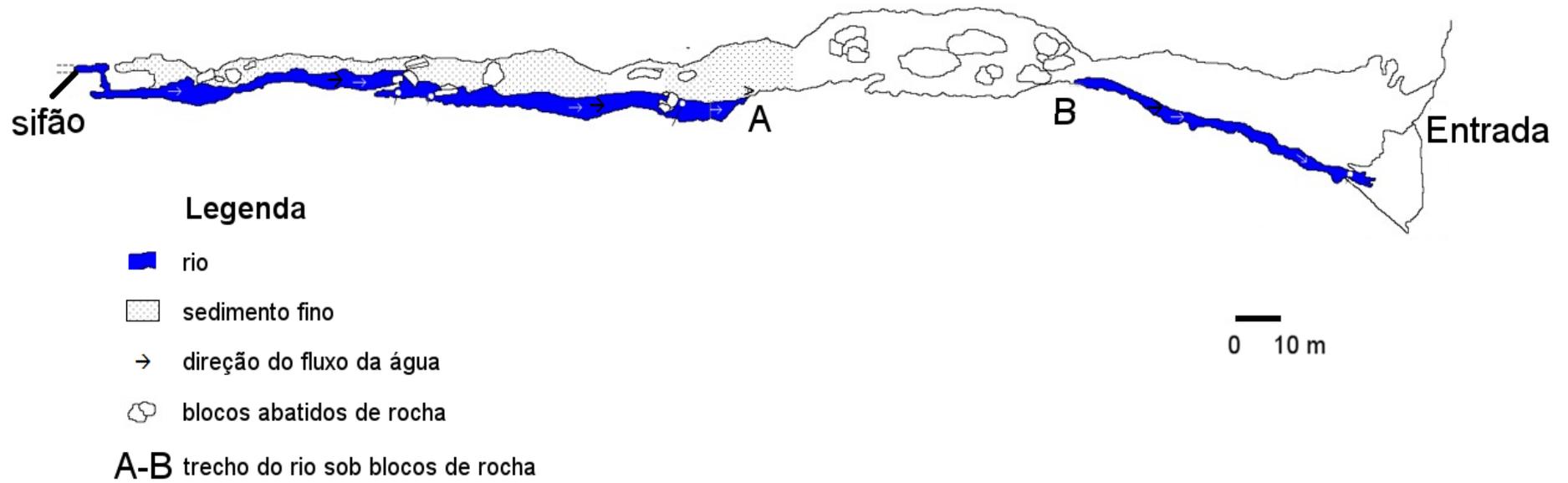


Figura 7: Mapa da Ressurgência das Areias de Água Quente, Iporanga, São Paulo. Modificado de Bichuette (1998).