

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS  
NATURAIS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E BIOLOGIA EVOLUTIVA



JÉSSICA SCAGLIONE GALLO

**DIVERSIDADE DE INVERTEBRADOS TERRESTRES EM  
CAVERNAS ARENÍTIAS DO ESTADO DE SÃO PAULO, COM  
ÊNFASE EM PSEUDONANNOLENIDAE (DIPLOPODA:  
SPIROSTREPTIDA)**

São Carlos  
2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS  
NATURAIS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E BIOLOGIA EVOLUTIVA



JÉSSICA SCAGLIONE GALLO

**DIVERSIDADE DE INVERTEBRADOS TERRESTRES EM  
CAVERNAS ARENÍTIAS DO ESTADO DE SÃO PAULO, COM  
ÊNFASE EM PSEUDONANNOLENIDAE (DIPLOPODA:  
SPIROSTREPTIDA)**

Dissertação apresentada ao  
Programa de Pós-Graduação em  
Ecologia e Recursos Naturais  
(PPG-ERN), para obtenção do  
título de mestre em Ecologia e  
Recursos Naturais

Orientação: Profa. Dra. Maria  
Elina Bichuette

São Carlos  
2017



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**

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

---

**Folha de Aprovação**

---

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Jessica Scaglione Gallo, realizada em 25/04/2017:

*Maria Elina Bichuette*

\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Maria Elina Bichuette  
UFSCar

*Alaide Ap. F. Gessner*

\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Alaide Aparecida Fonseca Gessner  
UFSCar

*[Signature]*

\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Carmem Silvia Fontanetti Christofolletti  
UNESP

*Dedico este estudo aos meus pais Celso Luiz Gallo e Maria Cristina Scaglione, e as minhas avós, Áurea Teixeira Scaglione e Maria Anna de Oliveira Gallo.*

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço à Profa. Dra. Maria Elina Bichuette, por esta oportunidade de aprendizado, pela orientação, conversas e correções, e por ser uma pessoa exigente e presente, que me fez crescer e amadurecer academicamente. Agradeço à Profa. Dra. Carmem Fontanetti, ao Prof. Dr. Amazonas Chagas-Jr e ao Prof. Dr. Marcelo A. Fernandes pelas literaturas cedidas, conversas e contribuições no presente estudo.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pela infraestrutura para o desenvolvimento deste estudo. Ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnologia (CNPq) pela concessão da bolsa de estudo (nº 132457/2015-6) e pelo financiamento parcial (303715/2011-1); à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) também pelo financiamento parcial (2010/08459-4 e 2008/05678-7); à International Paper (Rafael Silva e Miguel Magela) pela autorização do acesso as cavernas e financiamento parcial. Ao ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação à Biodiversidade) pela licença de coleta concedida (28992-7).

Agradeço aos coletores (Abel P. Gonzalez; Bruno G. O. do Monte, Camile S. Fernandes, Caio P. de Paula; Diego M. von Schimonsky, Jonas E. Gallão e Maria E. Bichuette); aos guias de campo (Ramiro H. dos Santos e Fabiano); aos companheiros de campo (Bruno G. O. do Monte, Dayana Torres, Jhavana Ferro, Maria E. Bichuette, Rodrigo V. Mello e Tamires Zepon). Ao auxílio na identificação e triagem do material (Abel P. Gonzalez, Amazonas Chagas-Jr; Camile S. Fernandes, Cristina Borges, Diego M. von Schimonsky, Gabrielle Nunes, Jéssica L. Tagliatela, Jonas E. Gallão, Maria E. Bichuette, Márcio P. Bolfarini, Rodrigo V. Mello e Tamires Zepon).

Agradeço pela leitura e sugestões feitas neste estudo (Camile S. Fernandes, Diego M. von Schimosnky, Jonas E. Gallão e Tamires Zepon), pela tradução do manuscrito apresentado na qualificação (Bianca Rantin e Diego M. von Schimonsky), pela confecção dos mapas (Diego M. von Schimonsky); edição das imagens (Rodrigo V. Mello); fotos cedidas (Dayana F. Torres, Edvanda Carvalho, Jonas E. Gallão, Jhavana Ferro, Maria E. Bichuette, Tamires Zepon); à ajuda com as referências (Jéssica L. Tagliatela e Rodrigo V. Mello); à Profa. Dra. Angélica M. P. M. 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 de uso do Estereomicroscópio e à Luciana B. R. Fernandes pelas fotos obtidas por meio do estereomicroscópio.

Agradeço à toda a equipe do Laboratório de Estudos Subterrâneos (Bruno do Monte, Camile S. Fernandes, Cristina Borges, Dayana Torres, Diego M. von Schimonsky Gabrielle Nunes, Jéssica L. Tagliatela, Jonas E. Gallão, Luciana B.R. Fernandes, Tamar Rafael e Tamires Zepon) pelas conversas, conselhos, sugestões de literatura, discussões, companhia durante o expediente de trabalho e além dele. Agradeço especialmente à Camile e Tamires pelo suporte incondicional à toda hora e, principalmente, pela amizade além da academia. Agradeço à Bianca Rantin, ao Rafael F. Ferreira e ao Leonardo Resende pelas conversas e ajuda durante esse período.

Agradeço aos meus amigos (Andreza, Antônio, Fernanda, Vinicius, Mariana, Mônica) que apesar da distância sempre me apoiam e torcem por mim. Agradeço a Rodrigo pelo companheirismo, carinho e dedicação, parceria, e por toda sua ajuda na execução deste estudo, fazendo-me companhia, indo ao campo e ajudando-me com as figuras. Agradeço à Cristina, ao Ocimar e ao André por me acolherem tão bem em sua família.

Agradeço aos meus pais Celso e Maria Cristina, pelo amor, dedicação, amizade, suporte e por serem meu exemplo de perseverança. Agradeço às minhas avós Áurea e Maria, pelos cuidados e carinho. Eu não chegaria até aqui sem vocês.

Muito obrigada!

## Sumário

RESUMO .....	1
ABSTRACT .....	3
INTRODUÇÃO GERAL .....	4
O ambiente subterrâneo .....	4
Diversidade da fauna subterrânea.....	6
Estudos comportamentais em fauna subterrânea.....	7
Estudos populacionais em fauna subterrânea .....	8
Os diplópodes .....	8
Objetivos.....	10
Referências Bibliográficas.....	10
CAPITULO I.....	24
COMPOSIÇÃO FAUNÍSTICA DE INVERTEBRADOS TERRESTRES DE CAVERNAS ARENÍTICAS DO MUNICÍPIO DE ALTINÓPOLIS, NORDESTE DO ESTADO DE SÃO PAULO .....	24
Resumo .....	25
Abstract.....	26
Introdução.....	27
Material e métodos .....	29
Área de estudo .....	29
Amostragens .....	32
Resultados.....	34
Discussão .....	43
Conclusão .....	46
Agradecimentos .....	46
Referências bibliográficas .....	47
Apêndice 1 .....	54
Apêndice 2.....	63
CAPÍTULO II.....	70
HÁ CORRELAÇÃO ENTRE FOTOFOBIA E TROGLOMORFISMOS EM DIPLÓPODES DE CAVERNAS NEOTROPICAIS (SPIROSTREPTIDA, PSEUDONANNOLENIDAE)?.....	70
Resumo .....	71
Abstract.....	72
Introdução.....	73
Material e Métodos .....	75
Área de Estudo .....	75

Manutenção dos espécimes vivos em laboratório .....	77
Testes de Reação a Luz .....	77
Análise Morfológica .....	78
Análise Estatística .....	79
Resultados.....	80
Discussão .....	83
Agradecimentos .....	85
Referências bibliográficas .....	86
<b>CAPÍTULO III .....</b>	<b>100</b>
<b>DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E DADOS POPULACIONAIS DE DIPLOPODES TROGLÓFILOS PSEUDONANNOLENE SILVESTRI, 1895 (DIPLOPODA; SPIROSTREPTIDA) DA CAVERNA OLHO DE CABRA, MUNICÍPIO DE ALTINÓPOLIS, NORDESTE DO ESTADO DE SÃO PAULO .....</b>	<b>100</b>
Resumo .....	101
Abstract.....	102
Introdução.....	103
Material e Métodos .....	105
Área de estudo .....	105
Capturas e densidade populacional .....	106
Análise dos dados .....	109
Resultados.....	109
Discussão .....	114
Conclusões.....	117
Agradecimentos .....	118
Referências Bibliográficas.....	118
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>126</b>
<b>APÊNDICE – TRABALHO SUBMETIDO AO PERIÓDICO ACTA ETHOLOGICA (REFERENTE AO CAPÍTULO II).....</b>	<b>127</b>



## RESUMO

A fauna subterrânea brasileira é atualmente a mais bem estudada da América do Sul e a maior parte das publicações são referentes às cavernas em rochas calcárias. Entretanto, o território nacional contempla também áreas de rochas quartzíticas, areníticas, graníticas e em minério de ferro com grande potencial espeleológico. Assim, o presente estudo teve como objetivo descrever a composição faunística de cavernas areníticas do município de Altinópolis, estado de São Paulo. Analisar o comportamento fototático de espécies *Pseudonannole* troglóbios, troglófilos e epígeos de cavernas da Bahia, Goiás e São Paulo. Para tal, foi utilizado o método de câmara de escolhas relacionando as respostas às diferentes intensidades de luz com a morfologia que denota troglomorfismos. Além de determinar as densidades populacionais de *Pseudonannolene* da caverna Olho de Cabra no município de Altinópolis, estado de São Paulo, por meio do método censo visual, relacionando as densidades com a zonação da caverna e a sazonalidade. No total foram registrados 131 morfoespécies, dos quais a maior parte pertence às classes Insecta (89 morfoespécies) e Arachnida (31 morfoespécies). A fauna registrada corresponde ao encontrado em estudos anteriores na região e em outras cavidades de mesma litologia, composta em sua maioria por aranhas das famílias Pholcidae, Ctenidae e Sicariidae, e suas possíveis presas como, baratas (Blattaria), grilos (Orthoptera), mosquitos (Diptera), larvas de besouros (Coleoptera) e mariposas (Lepidoptera). Em relação aos testes de reação a luz, as oito morfoespécies de *Pseudonannolene* estudadas foram significativamente fotonegativos para todas as intensidades luminosas testadas (150, 500 e 1000 lux), e a fotofobia pode ser considerada um estado de caráter plesiomórfico para o grupo, a qual está relacionada aparentemente aos padrões de olhos (número de omatídeos e área ocular). A população de *Pseudonannolene* da caverna Olho de Cabra apresentou baixas densidades populacionais nas quatro ocasiões do monitoramento, sendo os indivíduos encontrados majoritariamente na zona de penumbra e afótica das cavernas. A baixa densidade populacional pode estar relacionada a baixa concentração de cálcio no solo da região e conseqüentemente da caverna, o que proporciona a escassez desse mineral para a formação do exoesqueleto desses animais. Por fim, o efeito da sazonalidade foi marginalmente significativo, provavelmente devido à baixa densidade populacional, a qual pode ser ainda uma conseqüência do estresse causado pela seca atípica dos últimos anos (2013 e 2014), de modo que esta população estaria ainda se reestabelecendo. O

presente estudo contribuiu para o conhecimento da composição faunística subterrânea de Altinópolis, bem como considerações importantes sobre a biologia comportamental e populacional de diplópodes *Pseudonannolene* subterrâneos, nunca estudados até então.

Palavras-chave: Altinópolis, arenito, monitoramento, caverna, fauna, *Pseudonannolene*, comportamento, densidade populacional.

## ABSTRACT

The subterranean fauna from Brazil is the best studied in South America, and most of the publications come from caves in limestone rocks. However, the national territory also includes areas of quartzite rocks, sandstone, granite and iron ore with great speleological potential. Thus, the present study aimed to describe the faunistic composition of arenitic caves in the municipality of Altinópolis state of São Paulo state. We found 131 morphospecies, most of them belonging to Class Insecta (89 morphospecies) and Class Arachnida (31 morphospecies). This fauna corresponds with the fauna found in previous studies in this region and in other studies in the same lithology. The fauna is composed mainly of spiders (Pholcidae, Ctenidae and Sicariidae families), and their possible prey as cockroaches (Blattaria), crickets (Orthoptera), mosquitoes (Diptera), beetles larvae (Coleoptera) and moths (Lepidoptera). In the light reaction tests, the eight taxa studied were significantly photonegative for all light intensities (150, 500 and 1000 lux). Photophobia can be considered a plesiomorphic character state for the group, which is related apparently to the eye patterns (number of ommatidia and ocular area). The *Pseudonannolene* population from Olho de Cabra cave had low population densities on the four monitoring occasions, with the individuals found mostly in the twilight and aphotic cave zones. The low population density can be attributed to the low concentration of calcium in the soil of the region and, consequently, inside the cave. The effect of seasonality was marginally significant, probably due to the low population density, which may be a consequence of the stress caused by the atypical drought of the last years (2013 and 2014), so that this population is still reestablishing itself. Studies that approach the diversity and biological aspects (e. g. population and behavior) are important to determine relevance of the cave for conservation purposes. The present study contributes to the knowledge of the diversity of the subterranean fauna from Altinópolis, and approach the phototactic behavior and population ecology of the subterranean millipede *Pseudonannolene* never studied before.

Key-words: Altinópolis, sandstone, monitoring, cave, fauna, *Pseudonannolene*, behavior, Population density

## **INTRODUÇÃO GERAL**

### **O ambiente subterrâneo**

O ambiente subterrâneo (hipógeo) compreende o conjunto de espaços interconectados do subsolo preenchidos por água ou ar que variam desde escalas milimétricas até grandes cavidades que quando acessíveis ao homem são denominadas de cavernas (Juberthie, 2000). Esses ambientes são caracterizados pela ausência permanente de luz nas zonas mais profundas (afóticas), e conseqüentemente ausência de fotoperíodos o que impede a presença de organismos fotoautotróficos (Poulson & Lavoie, 2000). Assim, a principal fonte de energia para essa fauna é importada do ambiente superficial (epígeo) por meio de rios e enxurradas, água de percolação e fezes de animais que usam a caverna como abrigo, além de bactérias quimiossintetizantes, as quais na maioria das vezes são insuficientes para sustentar a fauna cavernícola (Trajano & Bichuette, 2006).

O ambiente cavernícola é dividido em três zonas de acordo com a distância do meio epígeo, suas características físicas, abióticas e disponibilidade de alimento (Mohr & Poulson, 1966). A Zona de Entrada é a transição entre o ambiente epígeo e hipógeo, com incidência direta de luz e flutuações relativamente acentuadas de temperatura (embora sempre menores do que as observadas na superfície) devido à influência do meio epígeo; a Zona de Penumbra tem flutuações de temperatura menores e a incidência indireta de luz diminui gradativamente conforme distancia-se da entrada; a Zona Afótica, onde a escuridão é total e há tendência à estabilidade ambiental devido ao efeito tampão da rocha circundante, assim o ambiente subterrâneo caracteriza-se por baixa variação da temperatura e alta umidade relativa do ar quando comparada com o meio epígeo (Vandel & Freeman, 1965; Barr, 1968; Poulson & White, 1969; Trajano & Bichuette, 2006).

As peculiaridades do ambiente subterrâneo resultam em condições de vida distintas do meio superficial e, conseqüentemente, em um regime evolutivo diferenciado sob o qual os organismos que o habitam estão submetidos. Geralmente, os animais que tendem a colonizar o meio hipógeo possuem atividades noturnas ou hábitos criptobióticos (ou seja, não dependem totalmente da informação luminosa para se orientar), dieta generalista (onívoros, detritívoros ou carnívoros) e são oportunistas (Trajano & Bichuette, 2006; Trajano & Cobolli, 2012) sendo, essas características

consideradas “pré-adaptações” (= exaptação, *sensu* Arnold, 1994) ao ambiente subterrâneo (Trajano & Cobolli, 2012).

Os organismos subterrâneos podem ser classificados em três categorias ecológico-evolutivas conforme a classificação pioneira e ainda e uso proposto por Schiner-Racovitza (1907). Os organismos troglóxenos habitam o meio hipógeo regularmente, no entanto, precisam retornar à superfície para completar seus ciclos de vida. Por exemplo, os morcegos que usam as cavernas como abrigo e saem regularmente para se alimentar. Os troglófilos são organismos capazes de completar seus ciclos de vida tanto no meio hipógeo quanto no epígeo, sendo comumente chamados de cavernícolas facultativos (Barr, 1968; Poulson & White, 1969; Barr & Holsinger, 1985). Estes compreendem a maioria dos invertebrados encontrados em cavernas brasileiras, como, por exemplo, diplópodes *Pseudonannolene* (Trajano et al., 2000). Os troglóbios são organismos restritos ao meio subterrâneo e podem apresentar convergências em traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais (Trajano, 1993; Wilkens, 2010).

As convergências dos troglóbios são chamadas troglomorfismos (Christiansen, 1962), e podem ser a redução ocular, redução da pigmentação, hipertrofia de órgãos sensoriais não ópticos, tais como, antenas, antenômeros e cerdas (Culver, 1982), redução do comportamento fotofóbico, criptobiótico e ritmos circadianos (Trajano & Bockmann, 1999). Assim, os organismos cavernícolas são particularmente vulneráveis, pois as mudanças em seu ambiente, principalmente em resposta às ações antrópicas, acarretam em diminuições populacionais, podendo resultar em extinções locais de vários grupos (Trajano & Bichuette, 2006; Trajano, 2000; 2010).

No Brasil, a maior parte das cavernas conhecidas e estudadas estão inseridas em rochas calcárias devido aos estudos espeleológicos pioneiros terem ocorrido em cavernas desta litologia, principalmente no Sudeste do país, na região do Alto Ribeira (Pinto-da-Rocha, 1995; Bichuette & Trajano, 2006). Entretanto, o território nacional contempla também grandes áreas de rochas quartzíticas, graníticas, areníticas e minério de ferro com grande potencial espeleológico (Auler et al., 2001, Ruchkys et al., 2015). Segundo o CECAV (Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas) e o CANIE (Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas) até setembro de 2016 o Brasil contava com 16.018 registros de cavidades naturais subterrâneas distribuídas por todo território nacional.

## **Diversidade da fauna subterrânea**

A fauna cavernícola brasileira é atualmente a mais bem estudada da América do Sul (Trajano & Bichuette, 2006) com os estudos pioneiros de Dessen et al. (1980), Trajano (1987), Trajano & Gnaspini (1991); Pinto-da-Rocha (1993, 1995, 1996a); Gnaspini & Trajano (1994). Desde então, diversos levantamentos vêm sendo feitos com o intuito de contribuir com o conhecimento da fauna cavernícola brasileira, tanto para fins científicos quanto para fins de legislação ambiental (e.g. Trajano, 2000; Souza-Silva et al., 2005; Cunha & Morais, 2009; Souza-Silva & Ferreira, 2009; Trajano & Bichuette, 2010a; Ferreira et al., 2010; Souza-Silva et al., 2011; Simões, 2013; Simões et al., 2013; Simões et al., 2014; Reis et al., 2013; Cordeiro et al., 2014; Zepon, 2015; Bichuette et al., 2015; Gallão & Bichuette, 2015; Trajano et al., 2016). Apesar do significativo desenvolvimento da espeleobiologia brasileira, ainda há heterogeneidade no grau de conhecimento de diferentes áreas com potencial espeleológico e táxons (Trajano & Bichuette, 2010a).

Diante ao grau elevado de ameaças ao ambiente subterrâneo (mineração, hidrelétricas, agricultura e pecuária) e levando-se em consideração sua fragilidade e singularidade (Trajano et al., 2016), foi proposto em 2008 uma legislação para o uso de áreas cársticas com fins econômicos. O Decreto 6640 de 7 de novembro (2008) flexibilizou o uso de cavernas em todo o território nacional, as quais eram integralmente protegidas pelo Decreto 99.556 (1990) (Trajano & Bichuette, 2010b; Trajano et al., 2012). Assim as cavernas passaram a ser classificadas de acordo com sua relevância, a partir dos seguintes atributos: gênese única ou rara; morfologia única; dimensões notáveis em extensão, área ou volume; espeleotemas únicos; isolamento geográfico; abrigo essencial para a preservação de populações geneticamente viáveis de espécies animais em risco de extinção, constantes de listas oficiais, espécies de troglóbios raros, endêmicos ou relíctos; interações ecológicas únicas; cavidade testemunho; destacada relevância histórico-cultural ou religiosa, sendo as de relevância máxima cavernas que não podem ser suprimidas (MMA, IN n° 02, de 20 de agosto de 2009). Somente são efetivamente protegidas as cavernas classificadas de relevância máxima, ou seja, as que apresentam pelo menos um dos atributos acima citados e essas conclusões somente podem ser obtidas por meio de estudos faunísticos a longo prazo (Trajano, 2010; Trajano & Bichuette, 2010b; Trajano et al., 2012).

## **Estudos comportamentais em fauna subterrânea**

Um dos grandes questionamentos em relação à fauna subterrânea é como eles encontram recursos alimentares, reproduzem-se e competem por espaço na escuridão. Diante disso, pesquisadores passaram a estudar o comportamento dessa fauna, a fim de compreender o modo de vida desses organismos bem como sua função nesse ambiente (e.g. Payne, 1907; Park et al., 1941; Breder, 1943; Brown, 1961; Vandel & Freeman, 1965; Weber, 1985; Lamprecht & Weber, 1979; Langecker, 1989; Camacho, 1992).

Diversos estudos com peixes subterrâneos foram feitos abordando os comportamentos espontâneos, agonísticos, reprodutivos, alimentar e de reação a luz (e.g. Trajano, 1991; Trajano & Souza, 1994; Trajano & Gerhard, 1997; Bessa & Trajano, 2001; Bichuette, 2003; Parzefall & Trajano, 2010; Rantin & Bichuette, 2013, 2015; Monteiro-Neto & Bichuette, 2013). Já para invertebrados cavernícolas, há estudos comportamentais abordando reação a luz, reação a estímulos químicos, ritmos de atividade, comportamento alimentar, de limpeza, agonístico e durante simulação de inundação, realizados com diferentes grupos taxonômicos: por exemplo entre os crustáceos o lagostim troglóbio do gênero *Cambarus pellucidus* Tellkampff, 1844 (Park et al., 1941), decápodes do gênero *Aegla* Leach, 1820 (Moracchioli, 1994) e anfípodes (e.g. Moracchioli, 2002; Borowsky, 2011; Fišer et al., 2016); gastrópodes do gênero *Potamolithus* Pilsbry & Rush, 1896 (Bichuette & Trajano, 1999; Bichuette & Menna-Barreto, 2005); coleópteros *Schizogenius ocellatus* Whitehead, 1972 (Bessi-Pascoaloto, 2005); opiliões (Hoenen & Gnaspini, 1999), aranhas e opiliões (Resende & Bichuette, 2016) e ortópteros *Strinatia brevipennis* Chopard, 1970 (Hoenen, 2005).

De modo geral, espera-se que diante a ausência de fotoperíodos, os organismos hipógeos apresentem redução no comportamento fotofóbico (Langecker, 1992; Trajano & Gerhard, 1997), criptobiótico (Parzefall, 1993) e nos ritmos circadianos (eg. Trajano & Menna-Barreto, 1995, 1996, 2000). Entretanto, em alguns casos as espécies troglóbias podem apresentar comportamento fotonegativo (eg. Rantin & Bichuette, 2013; Borowsky 2011; Fišer et al., 2016) e agonístico acentuado (eg. Trajano, 1991; Trajano & Souza, 1994), podendo ser considerado um caráter plesiomórfico herdado do ancestral epígeo e /ou ainda indicar um isolamento recente no ambiente hipógeo.

## **Estudos populacionais em fauna subterrânea**

Os estudos populacionais realizados com fauna cavernícola brasileira abrangeram os seguintes grupos taxonômicos: morcegos (Trajano, 1985), peixes (e.g. Trajano 1991b, 1997, 2001; Bichuette, 2003; Guil & Trajano, 2013), crustáceos (Moracchioli, 1994, 2002; Maia et al., 2013), opiliões (Pinto-da-Rocha, 1996b; Willemart & Gnaspini, 2004; Ferreira et al., 2005; Zampaulo et al., 2007), gastrópodes (Bichuette & Trajano, 2003), aranhas (Pellegatti-Franco, 2004; Braga et al., 2011), pseudoescorpiões (Andrade, 2004), coleópteros (Bessi-Pascoaloto, 2005) e lepidópteros Noctuidae (Carvalho et al., 2007). Entretanto, o número de espécies estudadas está muito aquém das estimativas de diversidade e dos grupos taxonômicos encontrados no ambiente subterrâneo, sendo necessários mais estudos populacionais para maior compreensão da distribuição e densidade dessas populações nesse ambiente.

Devido às limitações espaciais dos habitats subterrâneos e à tendência à escassez alimentar, a maioria dos troglóbios tende a ser estrategistas do tipo K (Barr, 1968; Culver, 1982; Howarth, 1983). Assim, as populações subterrâneas são relativamente pequenas e com baixas densidades populacionais (Poulson, 1964; Barr, 1968; Sbordoni, 1982; Trajano, 1991b), com exceções, como no caso de espécies de crustáceos do gênero *Aegla* (Moracchioli, 1994; 2002) e dos gastrópodes do gênero *Potamolithus* (Bichuette & Trajano, 2003), ambos do Vale do Ribeira estado de São Paulo, dos peixes troglóbios *Trichomycterus itacarambiensis* Trajano & de Pinna, 1996 (Trajano, 1997) de Itacarambi, estado de Minas Gerais e *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 (Trajano, 2001) de São Domingos estado de Goiás.

## **Os diplópodes**

A Classe Diplopoda é um grupo diverso e antigo de artrópodes terrestres, caracterizados pela presença de muitas pernas arranjadas em dois pares de pernas por segmento do corpo, denominado diplossegmento. Essa característica separa Diplopoda das demais classes de Myriapoda que apresentam um par de perna por segmento do corpo (Hopkin & Read, 1992). Com mais de 12.000 espécies nominais e uma diversidade estimada de aproximadamente 80.000 espécies (Sierwald & Bond, 2007; Golovatch & Kime, 2009) os diplópodes são popularmente conhecidos como piolhos-de-cobra, são animais detritívoros, que se alimentam de restos de matéria orgânica como guano e carcaças de animais mortos, possuem importante papel na ciclagem de



nutrientes na cadeia alimentar (Golovatch & Kime, 2009). Possuem hábito críptico vivendo em ambientes escuros, úmidos, sob rochas e troncos de árvores e são encontrados em todos os continentes, exceto na Antártica (Enghoff, 2015).

Várias espécies de diplópodes habitam o ambiente subterrâneo. De acordo com David (2015) as espécies troglóbias apesar de serem pouco conhecidas, têm sido descritas em grandes números para alguns países: por exemplo Bulgária (16% dos diplópodes descritos são troglóbios) (Stoev, 2007); 37 espécies troglóbias na França (Geoffroy, 1997) e 85 espécies troglóbias nos Estados Unidos (Culver & Shear, 2012). Muitas espécies apresentam modificações morfológicas associadas ao modo de vida subterrâneo, como alongamento de pernas e antenas e redução dos olhos e pigmentação do exoesqueleto (David, 2015). No Brasil, a maioria das espécies de diplópodes encontradas no ambiente subterrâneo pertencem às ordens Polydesmida Leach, 1815 e Spirostreptida Brandt, 1833 (Trajano et al., 2000). Entre os Spirostreptida, grande parte pertence ao gênero *Pseudonannolene* Silvestri, 1895 (Pseudonannolenidae Silvestri, 1895) e das 56 espécies descritas para o gênero, 24 ocorrem em cavernas e três são consideradas troglóbias (Iniesta & Ferreira, 2014; Enghoff et al., 2015). Assim para o Brasil são conhecidas as espécies troglóbias *P. spelaea* Iniesta & Ferreira, 2013, do Estado do Pará, *P. ambuatinga* Iniesta & Ferreira, 2014 e *P. lundi* Iniesta & Ferreira, 2015, ambas registradas no Estado de Minas Gerais sendo que *P. spelaea* e *P. ambuatinga* estão na lista de espécies ameaçadas de extinção nas categorias Criticamente em Perigo (CR) e Em Perigo (EN), respectivamente (Brasil, MMA nº 444 de 2014) o que demonstra que o grupo embora pouco conhecido, já se encontra ameaçado.

O presente estudo está estruturado em três capítulos, sendo o Capítulo 1 o estudo preliminar, ainda em andamento, de monitoramento da fauna de cavernas areníticas do município de Altinópolis, noroeste do estado de São Paulo, o qual é importante para a contextualização da área de estudo de parte dos capítulos subsequentes, bem como a ocorrência de diplópodes *Pseudonannole* nos arenitos da Serra Geral do estado de São Paulo. O Capítulo 2 traz o estudo comportamental e morfológico de oito espécies de *Pseudonannolene* dos estados da Bahia, Goiás e São Paulo, contemplando a espécie que ocorre na região de Altinópolis. O terceiro e último capítulo aborda a distribuição espacial e dados populacionais da espécie de *Pseudonannolene* da caverna Olho de Cabra no município de Altinópolis.

## Objetivos

### Objetivo geral

Este estudo teve como objetivo principal monitorar a fauna de cavernas areníticas do município de Altinópolis, São Paulo, trazendo dados sobre sua diversidade; investigar o comportamento e morfologia de diplópodes troglóbios, troglófilos e epígeos do gênero *Pseudonanolene* e descrever a distribuição espacial e densidades populacionais da população da caverna Olho de Cabra, Altinópolis, São Paulo.

### Objetivos específicos

- Descrever, através de monitoramento, a composição faunística, abundância e riqueza, de cavernas areníticas do município de Altinópolis estado de São Paulo;
- Analisar o comportamento fototático de diplópodes *Pseudonannolene* troglóbios, troglófilos e epígeos, relacionando às respostas às diferentes intensidades luminosas com a morfologia que denota troglomorfismos de cavernas dos municípios de Carinhanha, Central, Andaraí (Povoado de Igatu) no estado da Bahia; São Domingos no estado de Goiás; Altinópolis e espécimes epígeos de Analândia ambas no estado de São Paulo;
- Determinar a distribuição espacial e densidade populacional de *Pseudonannolene* em cavernas areníticas do município de Altinópolis estado de São Paulo pelo método de censo visual.

## Referências Bibliográficas

- ANDRADE, R. **Estudo Populacional do Pseudoescorpião Cavernícola *Maxchernes iporangae* (Chernetidae)**. 2004. 74f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.
- AULER, A.S.; RUBBIOLI, E.; BRANDI, R. **As Grandes Cavernas do Brasil**. Belo Horizonte. Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas, 2001. p. 228.
- ARNOLD, E.N. Investigating the origins of performance advantage: adaptation, exaptation and lineage effects. In: EGGLETON, P.; VANE-WRIGHT, R. I. **Phylogenetics and ecology**. Academic Press, London, 1994. p. 123-168.

- BARR, T.C. Cave Ecology and the Evolution of Troglobites. In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K.; STEERE, C. W. **Evolutionary Biology**. 1st. Ed. New York, 1968, v. 2, cap. 2, p. 35-102.
- BARR, T.C.; HOLSINGER, J.R. Speciation in Cave Faunas. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 313-337, 1985.
- BRAGA, P.L.M.; SÁ, F.S.; GUADANUCCI, J P.L. Ecologia Populacional de Aranhas Troglófilas *Trechona* sp. (Mygalomorphae, Dipluridae) na Gruta Monte Cristo Diamantina, Minas Gerais. In: **Anais do 31º Congresso Brasileiro de Espeleologia**, Ponta Grossa-PR, 2011. p. 501-505.
- BESSA, E.; TRAJANO, E. Light Reaction and Cryptobiotic Habits in Armoured Catfishes, Genus *Ancistrus*, from Caves in Central and Northwest Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Mémoires de biospéologie**, v. 28, p. 29-37, 2001.
- BESSI-PASCOALOTO, R. **Dinâmica Populacional do Carabídeo Cavernícola *Schizogenius ocellatus* Whitehead, 1972 (Coleoptera) e sua Recuperação após Eventos de Enchentes (Sudeste do Estado de São Paulo, Brasil)**. 2005. 205f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.
- BICHUETTE, M. E. **Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gênero *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás**. 2003. 330f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2003.
- BICHUETTE, M.E.; FERREIRA-FONSECA, R.; GALLÃO, J.E. Biota subterrânea associada às cavernas em formações ferríferas. In: RUCHKYS et al. **Patrimônio espeleológico em rochas ferruginosas: propostas para sua conservação no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais**. 1ª edição. Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2015. Cap. 10, p. 176-191.

- 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, n.58, p. 43-48, 2005.
- BICHUETTE, M.E.; TRAJANO, E. Light Reaction, Spontaneous and Feeding Behaviour in Epigeal and Cave *Potamolithus* Species from Upper Ribeira Valley, 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**, vol. 505, p. 107-117, 2003.
- BOROWSKY, B. Responses to light in two eyeless cave dwelling amphipods (*Niphargus ictus* and *Niphargus frassianus*). **Journal of Crustacean Biology**, v. 31, p. 613-616, 2011.
- BRASIL (país). Decreto Nº 6.640, de 7 de novembro de 2008. Altera o Decreto no 99.556, de 1º de outubro de 1990, que dispõe sobre a proteção das cavidades naturais subterrâneas existentes no território nacional. Disponível em: [http://www.planalto.gov.br/ccivil\\_03/\\_ato2007-2010/2008/decreto/d6640.htm](http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2007-2010/2008/decreto/d6640.htm) Acessado em 25 de fevereiro de 2017
- BRASIL (país). Ministério do Meio Ambiente Portaria nº 444 de 17 de Dezembro de 2014. Diário Oficial da União, Seção 1, n. 245, p. 121 – 126, 2014. Disponível em: [http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/biodiversidade/fauna-brasileira/avaliacao-do-risco/PORTARIA\\_N%C2%BA\\_444\\_DE\\_17\\_DE\\_DEZEMBRO\\_DE\\_2014.pdf](http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/biodiversidade/fauna-brasileira/avaliacao-do-risco/PORTARIA_N%C2%BA_444_DE_17_DE_DEZEMBRO_DE_2014.pdf) Acessado em: 20 de dezembro de 2016
- BRASIL (país). Ministério Do Meio Ambiente (MMA). Instrução Normativa (IN) n.º 2, de 20 de agosto de 2009. Define a classificação do grau de relevância das cavidades naturais subterrâneas. Diário Oficial da União, Brasília, DF, 21 agosto 2009. Disponível em:

[http://www.icmbio.gov.br/cecav/images/download/IN%2002\\_MMA\\_criterios\\_210809.pdf](http://www.icmbio.gov.br/cecav/images/download/IN%2002_MMA_criterios_210809.pdf) Acessado em 20 de março de 2017.

- BREDER, C.M. Problems in the Behavior and Evolution of a Species of Blind Cave Fish. **Transactions of the New York Academy of Sciences**, v. 5, n. 7, Series II, p. 168-176, 1943.
- BROWN, F.A. Diurnal rhythm in cave crayfish. **Nature**, v. 191, n. 4791, p. 929-930, 1961.
- CAMACHO, A.I. **The natural history of biospeleology**. Editorial Consejo Superior de Investigaciones Cientificas. Press, 1992, p. 680.
- CARVALHO, D.A.C.A.; PROUS, X.; JACOBI, C.M.; FERREIRA, R.L. Distribuição Espacial e Etária, e Tamanho Populacional de *Hypena* sp. (Lepidoptera: Noctuidae) na Gruta Retiro, Minas Gerais. In: **Anais do 8º Congresso de Ecologia do Brasil**, Caxambu – MG, 2007.
- CHRISTIANSEN, K.A. Proposition pour la Classification des Animaux Cavernicoles. **Spelunca**, v. 2, p. 76-78, 1962.
- CORDEIRO, L.M.; BORGHEZAN, R.; TRAJANO, E. Subterranean biodiversity in the Serra da Bodoquena karst area, Paraguay river basin, Mato Grosso do Sul, Southwestern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n.3. p.1-28. 2014
- CULVER D.C. **Cave life: Evolution and Ecology**. Harvard University Press, Cambridge, 1982, p.189.
- CULVER, D.C.; SHEAR, W.A. Myriapods. In: WHITE, W.B. & CULVER, D.C. **Encyclopedia of Caves**. 2nd ed. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, 2012, p. 538-541.
- CUNHA, P.S.C.; MORAIS, F. Levantamento preliminar da fauna cavernícola de grutas areníticas na Serra do Lajeado, Palmas, Tocantins, Brasil. In: **Anais do 30º Congresso Brasileiro de Espeleologia**. Montes Claros: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2009. p.37 – 41.

- DAVID, J.F. Diplopoda: Ecology. In: MINELLI, A. **The Myriapoda, Volume 2**. Brill, 2015. cap. 12, p.363-453.
- DESSEN, E.M.B.; ESTON, V.R.; SILVA, M.S.; TEMPERINI-BECK, M.T.; TRAJANO, E. Levantamento Preliminar da Fauna de Cavernas de Algumas Regiões do Brasil. **Ciência e Cultura**, v. 32, n. 6, p. 714-725, 1980.
- ENGHOFF, H. Diplopoda: Geographical Distribution. In: MINELLI, A. **The Myriapoda, Volume 2**. Brill, 2015. cap. 13, p.363-453.
- ENGHOFF, H.; GOLOVATCH, S.; SHORT, M.; STOEV, P.; WESENER, T. Diplopoda: Taxonomic overview. In: MINELLI, A. **The Myriapoda, Volume 2**. Brill, 2015. cap. 16, p.363-453.
- FERREIRA, R.L.; KAWAMURA, E.M.; PONTES, G.B.; ALMEIDA, S.S.P.; ARAÚJO, V.A.; TEIXEIRA, V.R.C. Ecologia Populacional de *Goniosoma* sp.(Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae) em uma Caverna Ferruginosa do Município de Ouro Preto, MG. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 7, n. 2, 2005.
- FERREIRA, R.L. PROUS, X.; BERNARDI, L.F.O.; SOUZA-SILVA, M. Fauna subterrânea do Estado do Rio Grande do Norte: caracterização e impactos. **Revista Brasileira de Espeleologia**, v. 1, n. 1, p. 25-51, 2010.
- FIŠER, Ž.; NOVAK, L.; LUŠTRIK, R.; FIŠER, C. Light Triggers Habitat Choice of Eyeless Subterranean but not of Eyed Surface Amphipods. **The Science of Nature**, v. 103, p.1-12, 2016.
- GALLÃO, J.E.; BICHUETTE, M.E. Taxonomic distinctness and conservation of a new high biodiversity subterranean area in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 87, n. 1, p. 209-217, 2015.
- GEOFFROY, J.J. Biodiversité et Conservation: l'exemple des Diplopodes Cavernicoles de France. **Mémoires de Biospéologie**, v. 24, p. 25-32, 1997.

- GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista brasileira de Entomologia**, v. 38, n. 3/4, p. 549-584, 1994.
- GOLOVATCH, S.I.; KIME, R.D. Millipede (Diplopoda) Distributions: A Review. **Soil Organisms**, v. 81, n.3, p. 565 – 597, 2009.
- GUIL, A.F.; TRAJANO, E. Dinâmica Populacional do Bagre Cego de Iporanga, *Pimelodella kronei*: 70 anos de estudo. **Revista da Biologia**, v. 10, n. 2, p. 34–39, 2013.
- HOENEN, S. Circadian Patterns in the Activity of the Brazilian Cave Cricket *Strinatia brevipennis* (Ensifera: Phalangopsidae). **European Journal of Entomology**, v. 102, n. 4, p. 663, 2005.
- HOENEN, S.; GNASPINI, P. Activity rhythms and behavioral characterization of two epigeal and one cavernicolous harvestmen (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). **Journal of Arachnology**, v. 27, p. 159-164, 1999.
- HOWARTH, F.G. Ecology of Cave Arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 28, p. 365-389, 1983.
- HOPKIN, S.P.; READ, H.J. **The Biology of Millipedes**. New York: Oxford University Press, 1992. 233p.
- JUBERTHIE, C. The Diversity of the Karstic and Pseudokarstic Hypogean Habitats in the World. In: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W. F. **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 2000, p. 17–39.
- ICMBio - Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas - CECAV - Canie. Disponível em: <<http://www.icmbio.gov.br/cecav/canie.html>>. Acessado em: 26 de dezembro 2016.
- INIESTA, L.F.M.; FERREIRA, R.L. New Species of *Pseudonannolene* Silvestri, 1895 from Brazilian Limestone Caves with Comments on the Potential Distribution

of the Genus in South America (Spirostreptida, Pseudonannolenidae). **Zootaxa**, v. 3846, p.361-397, 2014.

LAMPRECHT, G.; WEBER, F. The regressive evolution of the circadian system controlling locomotion in cavernicolous animals. **On the evolution of behaviour in carabid beetles. Veenman and Zonen, Wageningen**, p. 69-82, 1979.

LANGECKER, T.G. Studies on the light reaction of epigean and cave populations of *Astyamox fasciatus* (Characidae, Pisces). **Memories de Biospéologie**, v.16, p.169-176, 1989.

LANGECKER, T.G., 1992. Light Sensitivity of Caves Vertebrates. Behavioral and Morphological Aspects. In: CAMACHO, A. I. **The Natural History of Biospeleology**. Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, 1992. cap. 10, p. 295-326.

MAIA, K.P.; BUENO, S.L.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. 02, p. 40–45, 2013.

MONTEIRO-NETO, D.; BICHUETTE, M.E. A Expressão do Comportamento Agonístico em *Ituglanis ramiroi* Bichuette & Trajano 2004 (Siluriformes, Trichomycteridae) e sua Aplicação para Conservação. **Revista da Biologia**, v. 10, n. 2, p. 28–33, 2013.

MOHR, C.E.; POULSON, T.L. **The Life of the Cave**. McGraw-Hill Book, New York, 232 pp, 1966.

MORACCHIOLI, N. **Estudo da Biologia de *Aegla* spp. Cavernícolas do Vale do Alto Rio Ribeira, São Paulo (Crustacea: Anomura: Aeglelidae)**. 1994. 148f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1994.



- MORACCHIOLI, N. **Estudo dos Spelaeogrífidos Brasileiros, Crustáceos Peracarida Subterrâneos**. 2002. 132f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.
- PARK, O.; ROBERTS, T.W.; HARRIS, S.J. Preliminary Analysis of Activity of the Cave Crayfish *Cambarus prillucidus*. **American naturalista**, v. 75, p. 154-171, 1941.
- PARZEFALL, J. Behavioural Ecology of Cave-Dwelling Fishes. In: PITCHER, T.J. **Behaviour of Teleost Fishes**. New York: Chapman e Hall, 1993. cap. 17, p. 573-605.
- PARZEFALL, J.; TRAJANO, E. Behavioral Patterns in Subterranean Fishes. In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E.; KAPOOR, B.G. **The Biology of Subterranean Fishes**, Science Publishers, New York, 2010. cap. 4, p. 83-116.
- PAYNE, F. The reactions of the blind fish, *Amblyopsis spelaeus*, to light. **The Biological Bulletin**, v. 13, n. 6, p. 317-323, 1907.
- PELLEGATTI-FRANCO, F. **Biologia e Ecologia Populacional de *Ctenus fasciatus* Mello-Leitão e *Enoploctenus cyclothorax* (Bertkau) em Cavernas do Alton Ribeira, Iporanga, SP (Araneae: Ctenidae)**. 2004. 136f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.
- PINTO-DA-ROCHA, R. Invertebrados cavernícolas da porção meridional da província espeleológica do Vale do Ribeira Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**. v. 10, n. 2, p. 229-255, 1993.
- PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da Fauna Cavernícola do Brasil (1907 – 1994). **Papéis Avulsos de Zoologia**. São Paulo, v. 39, n. 6, p. 61-17, 1995.
- PINTO-DA-ROCHA, R. A fauna das cavernas paranaenses da Província Espeleológica do Vale do Ribeira. Cavernas do Paraná: dez anos de Espeleologia. Curitiba: **Grupos de Estudos Espeleológicos do Paraná-Açungui**, p. 21-24, 1996a.

- PINTO-DA-ROCHA, R. Biological Notes on and Population Size of *Pachylospeleus strinatii* Silhavy, 1974 in the Gruta das Areias de Cima, Iporanga, South-Eastern Brazil (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). **Bulletin – British Arachnology Society**, v. 10, p. 189-192, 1996b.
- POULSON, T.L. Animals in aquatic environments: animals in caves. In: Dill, D. B. **Handbook of Physiology: Adaptation to the Environment**. American Physiological Society, Washington, 1964. Cap. 47, p. 749–771.
- POULSON, T.L.; LAVOIE, K.H. The Trophic Basis of Subterranean Ecosystem. **In: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. Ecosystems of the World, Vol. 30, Subterranean Ecosystems**. Elseviers, Amsterdam, 2000, p. 188-136.
- POULSON, T.L.; WHITE, W.B. The Cave Environment. **Science**, v. 165 p. 971-981, 1969.
- RACOVITZA, E.G. Essai sur les problèmes biospéologiques. **Archives de Zoologie Experimentale et Générale**, Paris, v.36, p. 371 – 488, 1907.
- RANTIN, B.; BICHUETTE, M.E. Phototactic Behaviour of Subterranean Copionodontinae Pinna, 1992 Catfishes (Siluriformes, Trichomycteridae) from Chapada Diamantina, Central Bahia, Northeastern Brazil. **International Journal of Speleology**, v. 42, p. 7, 2013.
- RANTIN, B.; BICHUETTE, M.E. Spontaneous Behavior of Basal Copionodontinae Cave Catfishes from Brazil (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae). **Subterranean Biology**, v. 16, p. 61, 2015.
- REIS, R.L.; JÚNIOR, C.F.E.; FIGUEIREDO, G.P.S.; MURIEL-CUNHA, J. Levantamento preliminar da biodiversidade da Caverna do Prudente, província espeleológica arenítica Altamira-Itaituba, Ruropolis, Pará. In: **Anais do 32º Congresso Brasileiro de Espeleologia. Sociedade Brasileira de Espeleologia**, Barreiras, 2013. p. 115-119.

- RESENDE, L.P.A.; BICHUETTE, M.E. Sharing the Space: Coexistence Among Terrestrial Predators in Neotropical Caves. **Journal of Natural History**, v. 50, n. 33-34, p. 2107-2128, 2016.
- RUCHKYS, U.A.; TRAVASSOS, L.E.P.; RASTEIRO, M.A.; FARIA, L.E. (2015). **Patrimônio espeleológico em rochas ferruginosas**: propostas para sua conservação no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. 1ª edição. Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2015. 354p.
- SBORDONI, V. Advances in Speciation of Cave Animals. In: BARIGOZZI, C. **Mechanisms of speciation**. New York, Alan Lis, 1982, p. 214-240.
- SCHINER, J.R. Fauna der Adelsberger-, Lueger, und Magdalen-Grotte. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft**. Wien, Austria, v. 3, p. 1-40, 1854.
- SIERWALD, P.; BOND, J.E. Current status of the Myriapod Class Diplopoda (Millipedes): Taxonomic Diversity and Phylogeny. **Annual Review of Entomology**, v.52, p. 401-420, 2007.
- SIMÕES, L.B. **Biodiversidade da Fauna Subterrânea na Área Cárstica de São Domingos, Nordeste de Goiás: Relevância Versus Visibilidade de Táxons**. 2013. 197f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 2013.
- SIMÕES, L.B.; FERREIRA, T.; 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, 2013.
- SIMÕES, M.H., SOUSA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. Cave invertebrates in northwestern Minas Gerais State, Brazil: endemism, threats and conservation priorities. **Acta Carsologica**, v. 43, n. 1, p. 159-174, 2014.
- SOUZA-SILVA, M.; BERNARD, L.F.O.; FERREIRA, R.L. Caracterização Sistêmica da Gruta da Lavoura (Matozinhos, MG): Aspectos Topoclimáticos, Tróficos e

- Biológicos. In: **Anais do 28º Congresso Brasileiro de Espeleologia**. Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia. 2005. p. 109-115.
- SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. Caracterização ecológica de algumas cavernas do Parque Nacional de Ubajara (Ceará) com considerações sobre o turismo nestas cavidades. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 9, n. 1, p. 59-71, 2009.
- SOUZA-SILVA, M.; NICOLAU, J.C.; FERREIRA, R.L. Comunidades de invertebrados terrestres de três cavernas quartzíticas no Vale do Mandembe, Luminárias, MG. **Espeleo-tema**, v. 22, n. 1, p. 155-167, 2011.
- STOEV, P. Fauna and Zoogeography of Myriapoda in Bulgaria. In: FET, V.; POPOV, A. **Biogeography and Ecology of Bulgaria**. Springer, Dordrecht, 2007. cap. 11, p. 379-404
- TRAJANO, E. Ecologia de Populações de Morcegos Cavernícolas em uma Região Cárstica do Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 2, n. 5, p. 255-320, 1985.
- TRAJANO, E. Fauna Cavernícola Brasileira: Composição e Caracterização Preliminar. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 3, p. 533-561, 1987.
- TRAJANO, E. The agonistic behaviour of *Pimelodella kronei*, a troglobitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). **Behavioural processes**, v. 23, n. 2, p. 113-124, 1991.
- TRAJANO, E. Population Ecology of *Pimelodella kronei*, Troglobitic Catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 357-369, 1991b.
- TRAJANO, E. A Review of Biospeleology in Brazil. **Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología**, v. 27, p. 18-23, 1993.
- TRAJANO, E. Population Ecology of *Trichomycterus itacarambiensis*, a Cave Catfish from Eastern Brazil (Siluriformes, Trichomycteridae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 357-369, 1997.

- TRAJANO, E. Cave Faunas in the Atlantic Tropical Rain Forest: Composition, Ecology, and Conservation. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 882-893, 2000.
- TRAJANO, E. Habitat and population data of troglobitic armored cave catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987, from central Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Environmental Biology of Fishes**. v. 62, p. 195-200, 2001.
- TRAJANO, E. Políticas de Conservação e Critérios Ambientais: Princípios, Conceitos e Protocolos. **Estudos Avançados**, v. 24, n. 68, p. 135-146, 2010.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E. **Biologia Subterrânea**: Introdução. São Paulo: Redespeleo Brasil, v. 1, 2006, p. 92.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E. Diversity of Brazilian Subterranean Invertebrates, with a List of Troglomorphic Taxa. **Subterranean Biology**, v. 7, p. 1-16, 2010a.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E. Relevância de Cavernas: Porque Estudos Ambientais Espeleobiológicos não Funcionam. **Espeleo-Tema**, v. 21, n. 1, p. 105-112, 2010b.
- 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, 2012.
- TRAJANO, E; BOCKMANN, F.A. Evolution of Ecology and Behavior in Brazilian Heptapterine Cave Catfishes, Based on Cladistic Analysis (Teleostei, Siluriformes). **Mémoires de Biospéologie**, v. 26, p. 123- 129, 1999.
- TRAJANO, E.; COBOLLI, M. Evolution of Lineages. In: WHITE, W.B.; CULVER, D.C. **Encyclopedia of Caves**, 2º ed. Academic Press, Oxford, 2012, p. 295-304
- 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.

- TRAJANO, E. & GERHARD, P. Light Reaction in Brazilian Cave Fishes (Siluriformes: Pimelodidae, Trichomycteridae, Loricariidae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 24, p. 127-138, 1997.
- TRAJANO, E.; GNASPINI, P. Composição da Fauna Cavernícola Brasileira, com uma Análise Preliminar da Distribuição dos Táxons. **Revista Brasileira Zoologia**, v. 7, p. 383-407, 1991.
- TRAJANO, E.; MENNA-BARRETO, L. Locomotor Activity Pattern of Brazilian Cave Catfishes under Constant Darkness (Siluriformes, Pimelodidae). **Biological Rhythm Research**, v. 26, n. 3: 341-353, 1995.
- TRAJANO, E.; MENNA-BARRETO, L. Free-Running Locomotor Activity Rhythms in Cave-Dwelling Catfishes, *Trichomycterus* sp., from Brazil (Teleostei, Siluriformes). **Biological Rhythm Research**, v. 27, n. 3, p. 329-335, 1996.
- TRAJANO, E.; MENNA-BARRETO, L. Locomotor Activity Rhythms in Cave Catfishes, Genus *Taunayia*, from Eastern Brazil (Teleostei: Siluriformes: Hepaapterinae). **Biological Rhythm Research**, v. 31, n. 4, p. 469-480, 2000.
- TRAJANO, E.; SOUZA, A.M. The Behaviour of *Ancistrus cryptophthalmus*, an Armoured Blind Catfish from Caves of Central Brazil, with Notes on Syntopic *Trichomycterus* sp. (Siluriformes, Loricariidae, Trichomycteridae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 21, p. 151-159, 1994.
- TRAJANO, E.; GOLOVATCH, S.I.; GEOFFROY, J.J.; PINTO-DA-ROCHA, R.; FONTANETTI, C.S. Synopsis of Brazilian Cave-Dwelling Millipedes (Diplopoda). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 41, n. 18, p. 259-287, 2000.
- ZAMPAULO, R. A., LIMA, M.E.L.; SILVA, M.S.; FERREIRA, R.L. Ecologia Populacional de duas Espécies de Opiliões (Arachnida, Opiliones) em Grutas Graníticas na Serra do Mar (Bertioga -SP). In: Anais do Congresso Brasileiro de Espeleologia, 29º, Ouro Preto - MG, 2007.
- ZEPON, T. **Zonação e estratificação da fauna subterrânea de Presidente Olegário, Noroeste de Minas Gerais**. 2015. 101f. Dissertação (Mestrado em Ecologia

e Recursos Naturais) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2015.

VANDEL, A.; FREEMAN, B. E. **Biospeleology**: The biology of Cavernicolous Animals. Pergamon Press: Oxford, 1965. 524 p.

WEBER, F. Regression of the circadian system in cave cavernicuous carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). **Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie** v. 4, p. 188-190, 1985.

WILKENS, H. Genes, Modules, and the Evolution of Cave Fish. **Heredity**, v. 105, p. 413-422, 2010.

WILLEMART, R. H.; GNASPINI, P. Spatial Distribution, Mobility, Gregariousness, and Defensive Behaviour in a Brazilian cave Harvestman *Goniosoma albiscriptum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). **Animal Biology**, v. 54, n. 3, p. 221-235, 2004.

## **CAPITULO I**

### **COMPOSIÇÃO FAUNÍSTICA DE INVERTEBRADOS TERRESTRES DE CAVERNAS ARENÍTICAS DO MUNICÍPIO DE ALTINÓPOLIS, NORDESTE DO ESTADO DE SÃO PAULO**



## **Resumo**

Cavernas areníticas tendem a ter menores dimensões e maiores contatos com o meio epígeo, o que influencia na variação dos parâmetros ambientais, entrada de recursos e composição da fauna. Estudos de diversidade faunística nessas cavernas ainda são escassos. Assim, este estudo teve como objetivo descrever a composição faunística de invertebrados de oito cavernas do município de Altinópolis, no estado de São Paulo. A coleta dos espécimes foi feita por busca ativa e os animais foram fixados *in loco* em etanol 70% e, então, identificados em laboratório até a classificação taxonômica menos inclusiva possível. No total 131 táxons e 1332 indivíduos foram registrados. A caverna que apresentou maior riqueza foi a Caverna Cinco Bocas (61 morfoespécies, 260 indivíduos), seguida pela Caverna Olho de Cabra (49, 307), caverna Prata (39, 378), Caverna Pratinha (24, 83) Boca do Cânion (24, 117), Nego Morais (21, 74), Caverna 1 (16, 35) e, por fim, Abrigo do Coelho (12, 58). A maioria dos táxons é troglófila e pertence às classes Insecta (89 morfoespécies) e Arachnida (31 morfoespécies) e é composta em sua maioria por aranhas das famílias Pholcidae, Ctenidae e Sicariidae, e suas possíveis presas como baratas (Blattaria), grilos (Orthoptera), mosquitos (Diptera), larvas e adultos de besouros (Coleoptera) e mariposas (Lepidoptera). A ausência de registros de espécies comprovadamente troglóbias pode estar associado à instabilidade da rocha nos afloramentos de arenito da Serra Geral. A diferença na riqueza entre as cavernas estudadas deve-se a um conjunto de fatores: à diferença no número de amostragens, extensão das cavidades e número de contatos com o meio epígeo. A caverna Olho de Cabra apresentou menor abundância, apesar de ter sido mais amostrada, quando comparada à caverna Prata, o que pode estar associado à ausência do guano nessa caverna. Isto contrasta com estudos anteriores que registraram grandes colônias de morcegos e, conseqüentemente, de guano na caverna Olho de Cabra. Isso pode ser resultado de ações antrópicas, como maior proximidade com os limites do município, menor vegetação de entorno e impactos por visitação. A ausência de espécies troglóbias nas cavernas da região de Altinópolis não deve ser considerada como de baixa valoração, uma vez que a alta abundância de táxons troglófilos é extremamente importante para o funcionamento do ecossistema e na comunidade como um todo. Na verdade, os troglófilos são potenciais troglóbios. Portanto, o presente estudo contribui para o conhecimento sobre a fauna da região e para futuros fins de conservação.

Palavras-chave: troglófilos; fauna; arenito, hipógeo.

## **Abstract**

Sandstone caves tend to have smaller dimensions and larger contacts with the epigeal environment, which influences the variation of environmental parameters, input of resources and fauna composition. Faunistic studies in these caves are still scarce. Thus, this study aimed to describe the invertebrate fauna of eight caves in the municipality of Altinópolis, São Paulo state. The specimens were collected by active search and fixed in loco in 70% ethanol and, then, identified in the laboratory until the less possible inclusive taxonomic classification. In total, 131 morphospecies and 1332 individuals were registered. The cave that presented the greatest richness was the Cinco Bocas cave (61 morphospecies, 260 individuals), followed by the Olho de Cabra cave (49, 307), Prata cave (39, 378), Pratinha cave (24, 83) Boca do Cânion cave (24, 117), Nego Morais cave (21, 74), Caverna 1 (16, 35) and, finally, Abrigo do Coelho (12, 58). Most of the taxa are troglophile and belong to the classes Insecta (89 morphospecies) and Arachnida (31 morphospecies). This last group is composed mainly by spiders of families Pholcidae, Ctenidae and Sicariidae, and their possible prey, cockroaches (Blattaria), crickets (Orthoptera), flies (Diptera), larvae and adults of beetles (Coleoptera) and moths (Lepidoptera). The absence of records of troglobitic species may be associated with the rock instability in the Serra Geral sandstone outcrops. The difference in the richness among the studied caves is possibly due to differences in sampling efforts, cave extension and number of contacts with the epigeal environment. The Olho de Cabra cave presented the lower abundance, despite it was more sampled when compared to the Prata cave, which could be associated with the absence of guano in this cave. This result contrasts with previously studies that recorded large colonies of bats and guano piles in the Olho de Cabra cave. This declining in this trophic resource may be the result of anthropic actions, such as proximity to the municipality limits, less vegetation surrounding the cave and impacts caused by visitation. The absence of troglobitic species in caves of Altinópolis region should not be considered a depreciated condition, since the high abundance of troglophilic taxa are extremely important for the ecosystem functioning and in the community as a whole. Indeed, troglophiles are potential troglobites. Therefore, the present study contributes to the knowledge about the fauna from the region and to future conservation purposes.

Key-words: Troglophiles, fauna, sandstone, hypogean.

## **Introdução**

O ambiente subterrâneo ou hipógeo consiste no conjunto de espaços interconectados do solo, preenchidos por água ou ar, que variam desde escalas milimétricas, podendo ser microhabitats de diversos animais, até grandes cavidades, que quando acessíveis ao homem são denominadas de cavernas (Juberthie, 2000). É caracterizado pela ausência permanente de luz nas zonas mais profundas e, conseqüentemente, fotoperíodos e organismos fotoautotróficos (Poulson & Lavoie, 2000). A principal fonte de energia para fauna que o habita é importada do ambiente epígeo (superficial) por meio de enxurradas, água de percolação e fezes de animais que usam a caverna como abrigo, principalmente o guano de morcegos. A produção autóctone está restrita às bactérias quimiossintetizantes e, com raras exceções, é uma fonte pequena de recursos energéticos (Trajano & Bichuette, 2006; White & Culver, 2012).

Esse ambiente geralmente apresenta três zonas de acordo com a distância em relação ao meio epígeo, caracterizadas pela diminuição gradativa da incidência de luz e das variações na temperatura, umidade relativa do ar e composição faunística (Mohr & Poulson, 1966). Na zona de entrada há incidência direta de luz e flutuações relativamente acentuadas de temperatura devido à influência do meio epígeo; a zona de penumbra caracteriza-se por flutuações de temperatura menores e incidência indireta de luz, e na zona afótica, onde a escuridão é permanente com tendência à estabilidade ambiental devido ao efeito tampão da rocha circundante (Culver, 1982; Barr & Holsinger, 1985; Trajano & Bichuette, 2006).

Os organismos que habitam o ambiente subterrâneo podem ser classificados em três categorias ecológico-evolutivas conforme a classificação pioneira e ainda em uso de Schiner-Racovitza (1907). Os troglóbios são organismos restritos ao ambiente subterrâneo que podem apresentar troglomorfismos, isto é, convergências em traços morfológicos associadas ao isolamento em cavernas (Trajano, 1993; Wilkens, 2010); os troglófilos são os cavernícolas facultativos encontrados tanto no ambiente subterrâneo quanto no epígeo; os troglógenos usam o ambiente subterrâneo como abrigo, mas precisam retornar ao meio epígeo para completar seu ciclo de vida (Barr, 1968; Barr & Holsinger, 1985).

A fauna subterrânea brasileira é atualmente a mais bem estudada da América do Sul (Trajano & Bichuette, 2006) sendo a maior parte das publicações oriundas de

cavernas em rochas calcárias devido ao histórico de estudos nesta em cavernas desta litologia (Dessen et al., 1980; Trajano, 1987; Trajano & Gnaspini, 1991; Gnaspini & Trajano, 1994; Pinto-da-Rocha, 1995). Entretanto, o território nacional contempla também áreas de rochas quartzíticas, areníticas, graníticas e em minério de ferro com grande potencial espeleológico (Auler et al., 2001, Ruchkys et al., 2015). Desse modo, estudos faunísticos em calcário e outras litologias têm mostrado padrões interessantes e diferenciados na composição e abundância da fauna, contribuindo com o conhecimento da fauna cavernícola brasileira, tanto para fins científicos quanto para fins de legislação ambiental (eg. Trajano, 2000; Souza-Silva et al., 2005; Cunha & Morais, 2009; Souza-Silva & Ferreira, 2009; Trajano & Bichuette, 2010; Ferreira et al., 2010; Souza-Silva et al., 2011a; Souza-Silva et al., 2011b; Simões, 2013; Simões et al., 2013; Simões et al., 2014; Reis et al., 2013; Fernandes & Bichuette, 2013; Cordeiro et al., 2014; Zepon, 2015; Bichuette et al., 2015; Gallão & Bichuette, 2015; Trajano et al., 2016).

Cavernas areníticas, alvo do presente estudo, tendem a ter menores dimensões por serem formadas por desabamento e outros processos físicos (Palmer, 2007). Esse tipo de gênese tende a ter maiores contatos com o meio epígeo, influenciando na amplitude de variação dos parâmetros ambientais, entrada de recursos e composição da fauna. Em geral, cavidades areníticas ocorrem em menor número e são mais isoladas em relação às áreas cársticas e, por esse motivo, tendem a abrigar maiores colônias de morcegos (Trajano, 1987, 1995; Trajano & Moreira, 1991). Estudos de diversidade faunística em cavernas areníticas são ainda escassos. Até o presente, há dados para a região da província espeleológica da Serra Geral (Trajano, 1987; Gnaspini & Trajano, 1994; Zeppelini et al., 2003), região de Altamira-Itaituba (Trajano & Moreira, 1991; Reis et al., 2013), região da Serra do Espinhaço (Gallão & Bichuette, 2015), região de Canindé (Cunha & Morais, 2009) e algumas cavidades do Rio Grande do Sul (Fernandes & Bichuette, 2013). Segundo esses estudos, a fauna de cavernas areníticas é composta por animais colonizadores de guano e seus predadores, sendo a biomassa dessas cavernas maior que a biomassa das cavernas calcárias (Trajano, 1987; Trajano & Moreira, 1991; Gnaspini & Trajano, 1994; Zeppelini et al., 2003).

Devido aos poucos estudos publicados em cavernas de arenito, junto ao fato de que apenas dois deles contemplam as cavernas do estado de São Paulo, sendo um no final da década de 1980 (Trajano, 1987) e o outro do início da década de 2000 (Zeppelini et al., 2003), o presente estudo teve como objetivo descrever a composição faunística de invertebrados de oito cavernas do município de Altinópolis, nordeste do

estado de São Paulo, além da distribuição de diplópodes *Pseudonannolene* nessas cavernas.

## **Material e métodos**

### **Área de estudo (Fig. 1 e 2)**

A região do município de Altinópolis, nordeste do estado de São Paulo, apresenta litologia arenítica da formação Botucatu, e está inserida na província espeleológica da Serra Geral. A vegetação é composta por remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual e Cerrado, muitas vezes concentrada próxima às entradas de cavernas e nascentes (Zeppelini et al., 2003). O clima é tropical quente, com verões úmidos e invernos secos, Aw segundo a classificação climática de Köppen (Alvares et al., 2013). As principais ameaças aos remanescentes de vegetação são grandes matrizes de eucalipto, cana-de-açúcar e plantações de café. As cavernas visitadas para o levantamento estão listadas na Tabela 1.

Tabela 1. Características das cavernas estudadas. Área de Proteção Ambiental (APP); Reserva Legal (RL); Zona de Entrada (ZE); Zona de Penumbra (ZP); Zona Afótica (ZA). \* Cavernas com vegetação relativamente preservada com cerca de 250m do seu entorno protegido, de acordo com §3º do artigo 4º da CONAMA 347/2004.

Cavidade	Coordenada	Desenvolvimento (m)	Proteção do entorno	Zonas	Drenagem subterrânea	Entrada principal		Contatos com o ambiente epígeo
						Altura média (m)	Largura média (m)	
Olho de Cabra	S21° 07.360' W47° 24.853'	721	250 m*	ZE, ZP, ZA	Presente, Córrego dos Fradinhos	5	7,5	3
Cinco Bocas	S21° 07.610' W47° 24.468'	218	250 m*	ZE, ZP	Presente, Córrego dos Fradinhos	4	8	5
Nego Morais	S21° 10.756' W47° 25.411'	70	250 m*	ZE, ZP	Intermitente	20 – 25m	50	1
Prata	S21° 08.542' W47° 25.703'	239,09	APP + RL	ZE, ZP, ZA	Presente, Rio Prata	2 – 3m	15	1
Pratinha	S21° 08.554' W47° 25.751'	18,35m	APP + RL	ZE, ZP	Presente, Rio Prata	2 - 3	2,5	1
Caverna 1	S21° 09.988' W47° 27.760'	10	APP + RL	ZE	Presente, Rio Prata	3	1,5	2
Abrigo do Coelho	S21° 08.581' W47° 25.762'	4	APP + RL	ZE	Ausente	5	1	1
Caverna Boca do Cânion	S21° 09.929' W47° 27.784'	6	APP + RL	ZE	Ausente	10	4	1

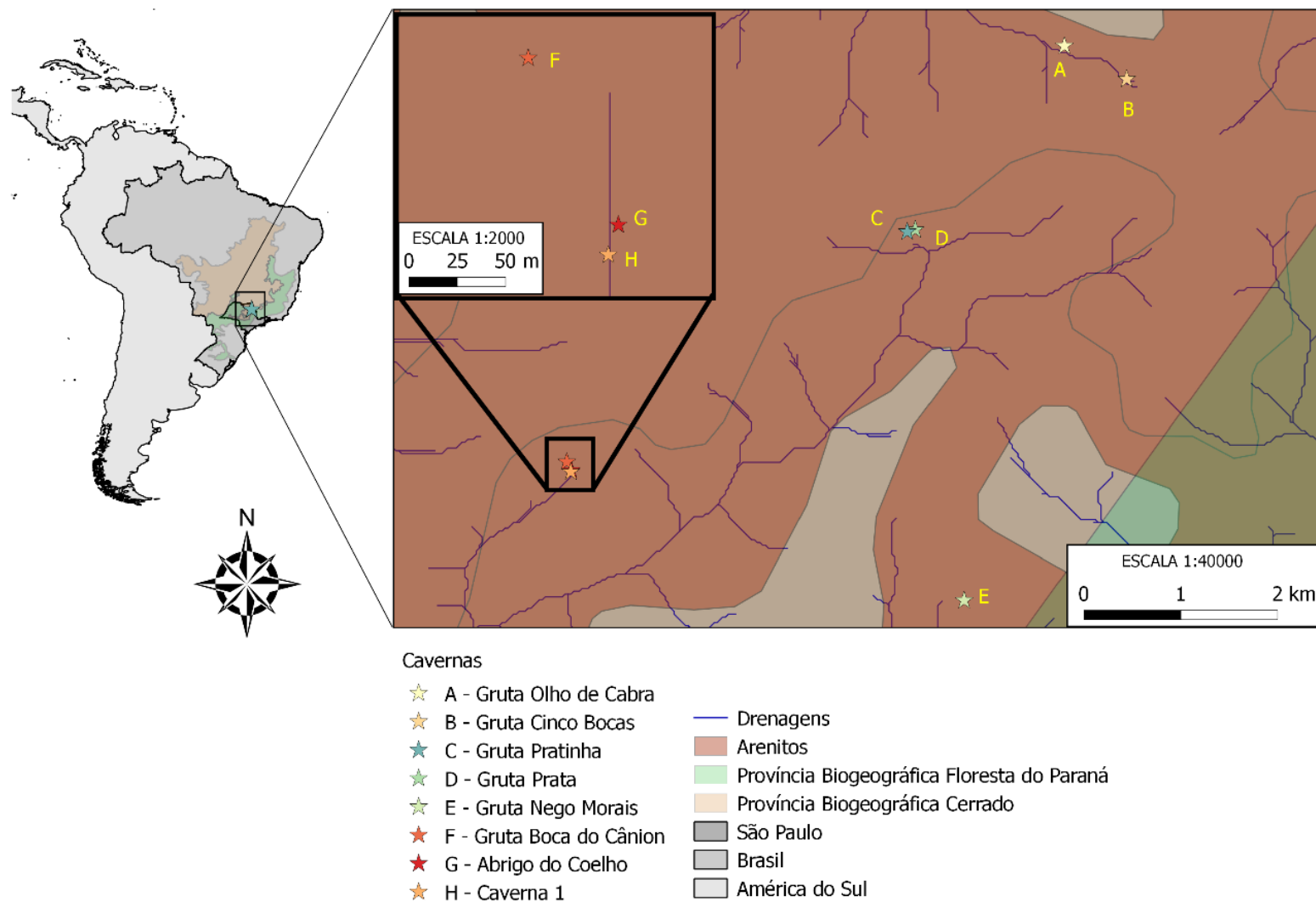


Figura 1. Mapa da área de estudo, mostrando a litologia, localização das cavernas, drenagens e vegetação. Autor: D. M. von Schimonsky, 2017.

## Amostragens

Os eventos de coleta para cada cavidade estão na Tabela 2. Para as cavernas Olho de Cabra e Cinco Bocas foram delimitadas 11 bases com 15 metros de comprimento, medidas com auxílio de uma trena, das quais uma é epígea (base 0) as demais bases se dispõem ao longo da caverna abrangendo as zonas de entrada, penumbra e afótica sendo que para a caverna Olho de Cabra a maioria das bases está na zona de penumbra. Nessas bases, as coletas foram feitas por três ou quatro pessoas durante 15 minutos, devido ao estudo populacional realizado nas mesmas. Para as demais cavernas, foram feitas coletas por quatro pessoas, sem bases com tempo determinado. A serrapilheira foi coletada manualmente com luvas de couro e colocada em sacos plásticos e, então, acondicionada em extratores *Winkler* no laboratório.

Os espécimes avistados foram coletados por busca ativa, manualmente, com auxílio de pinças e pincéis. Para todas as amostragens era anotado a zonas em que os mesmos se encontravam nas cavidades. Os animais foram fixados em álcool 70% e levados ao laboratório, onde foram identificados até a classificação taxonômica menos inclusiva possível por meio de chaves de identificação (e. g. Harvey, 1992; Hoffman et al., 1996; Adis, 2002; Hara & Pinto-da-Rocha, 2010; Rafael et al., 2012) e auxílio de colegas especialistas nos diferentes grupos. As coletas epígeas foram feitas com o intuito de comparação com a fauna hipógea para a categorização dos organismos de acordo com a classificação pioneira de Schiner- Racovitza (1907), além de considerações de possíveis troglomorismos. Os espécimes epígeos e hipógeos foram pareados para determinar as ocorrências das espécies nas cavernas estudadas.

Tabela 2. Ocasões de coleta para as cavernas: Abrigo do Coelho (AC), Boca do Cânion (BC), Caverna 1 (Cav 1), Cinco Bocas (BC), Nego Morais (NM), PR (Prata), Pratinha (PTN), Olho de Cabra (OC).

	<b>Outubro de 2015 (Chuvosa)</b>	<b>Mai de 2016 (seca)</b>	<b>Junho de 2016 (seca)</b>	<b>Agosto de 2016 (seca)</b>	<b>Outubro de 2016 (chuvosa)</b>	<b>Fevereiro de 2017 (chuvosa)</b>	<b>Total de ocasiões de coleta</b>
<b>AC</b>			x		x		2
<b>BC</b>			x		x		2
<b>Cav 1</b>			x		x		2
<b>CB</b>	x			x	x	x	4
<b>NM</b>			x				1
<b>PR</b>			x		x		2
<b>PTN</b>			x		x		2
<b>OC</b>	x	x		x	x	x	5



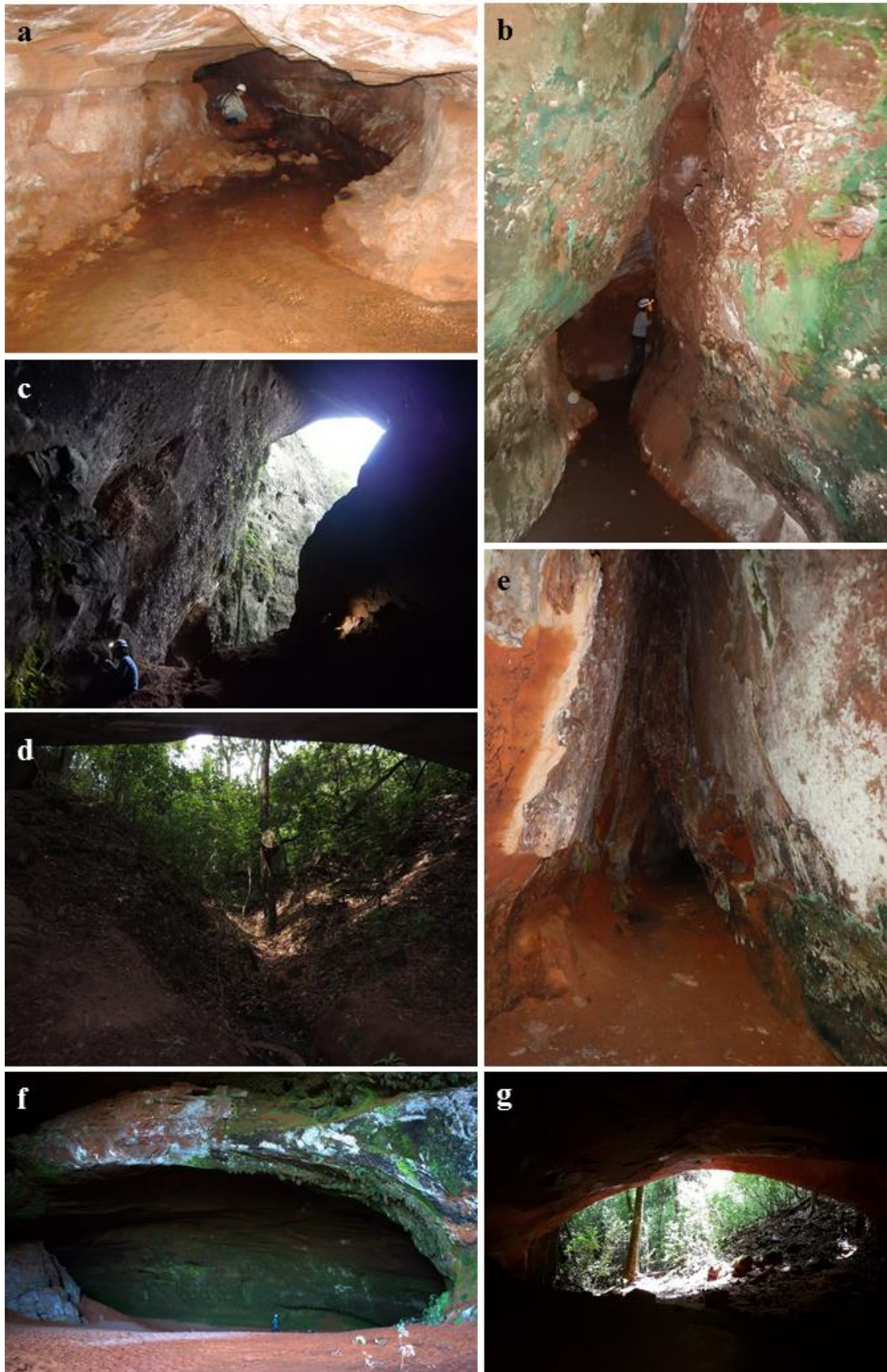


Figura 2. Algumas das cavernas estudadas: a) conduto da caverna Prata; b) Caverna 1; c) Boca do Cânion; d) Cinco Bocas; e) Abrigo do Coelho; f) Nego Morais; g) Olho de Cabra. Fotos: b, c,e- Maria E. Bichuette; f- Dayana F. Torres.

## Resultados

No total foram registrados 131 táxons (1332 indivíduos) hipógeos listados na Tabela 1 (apêndice 1). Foram registradas 61 espécies (260 indivíduos) para a Caverna Cinco Bocas, 49 (307 indivíduos) para a Caverna Olho de Cabra, 39 (378 indivíduos) para a caverna Prata, 24 (83 indivíduos) para a Caverna Pratinha, 24 (117 indivíduos) para a Boca do Cânion, 21 (74 indivíduos) para Nego Morais, 16 (35 indivíduos) para a Caverna 1 e 12 (58 indivíduos) para o Abrigo do Coelho (Figuras 3 e 4). Destas, a maior parte pertence às classes Insecta (89 morfoespécies) e Arachnida (31 morfoespécies) (Figura 5). Apenas em uma espécie de Pseudoscorpiones do gênero *Pseudochthonius* Balzan 1892, observou-se características troglomórficas, isto é, com estados de caráter indicativos de especialização e isolamento no meio subterrâneo (Christiansen, 2012). Entretanto, esta espécie foi considerada troglófila pois também foi registrada na serrapilheira epígea.



Figura 3. Alguns espécimes registrados durante os eventos de coleta. a) Larva de Diptera no teto da caverna; b) Aranha Ctenidae sp. 1 em areia com rocha; c) Opiliones em areia com rocha; d) Ctenidae sp. 2 na lateral da rocha; e) Lepidoptera na parede da caverna; f) Diplópode *Pseudonannolene*. Fotos: A- Jonas E. Gallão; B, C, Edvanda Carvalho; E- Dayana F. Torres.

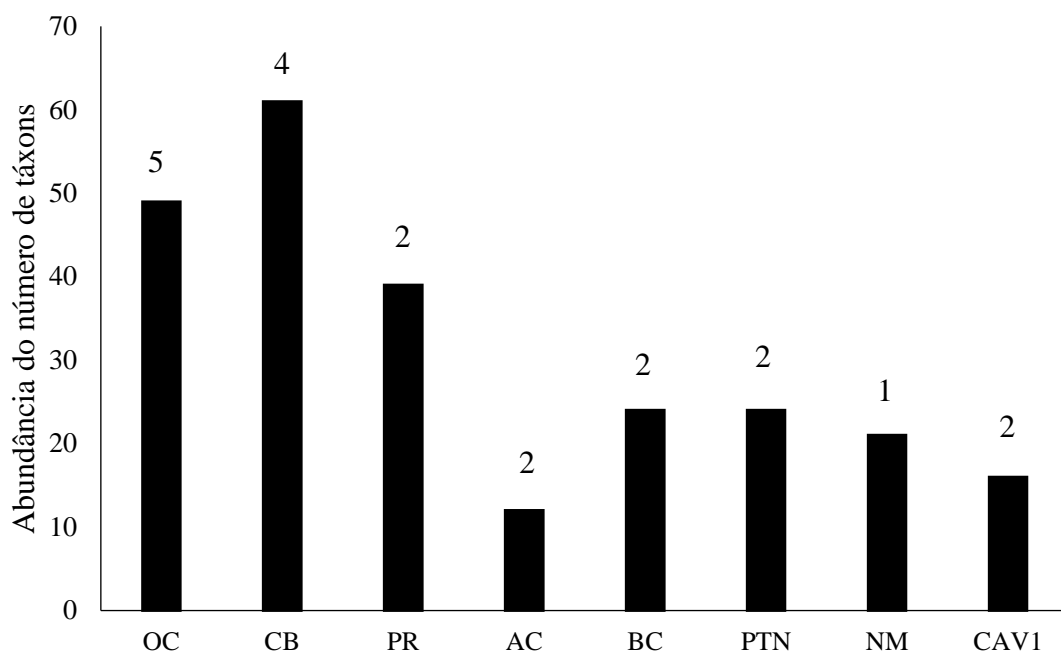


Figura 4. Número de morfoespécies encontradas em cada caverna amostrada, Olho de Cabra (OC), Cinco Bocas (CB), Prata (PR), Pratinha (PTN), Abrigo do Coelho (AC), Boca do Cânion (BC), Nego Moraes (NM) e Caverna 1 (CAV1). Os números sobre as barras representam o número de ocasiões de coleta.

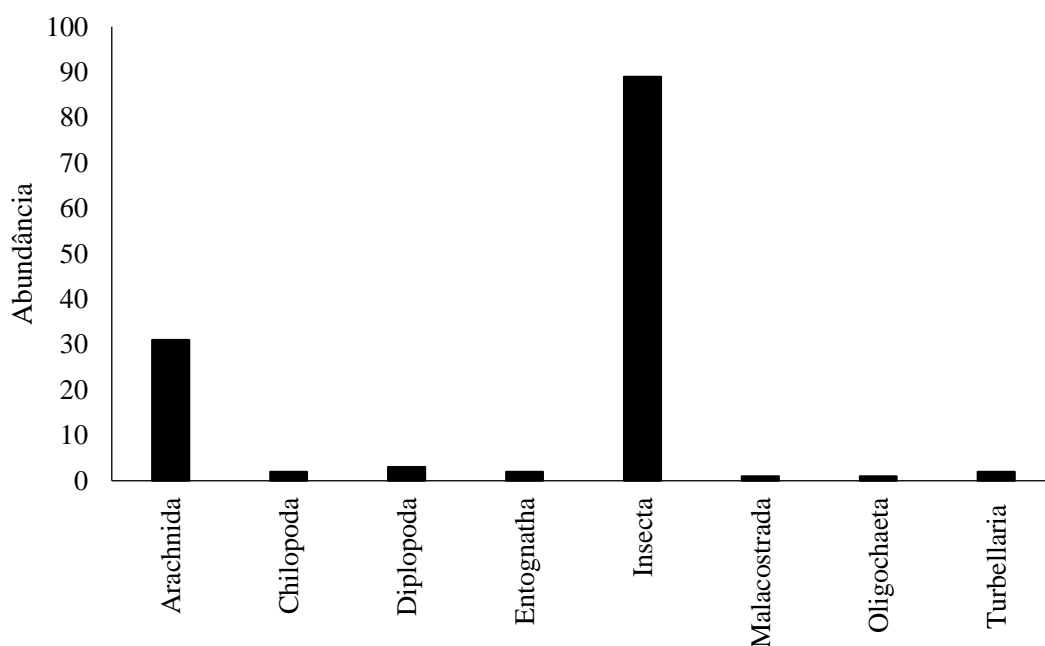


Figura 5. Número de morfoespécies registrados por Classe na região de Altinópolis.

- Caverna Olho de Cabra

A maior abundância de espécies foi encontrada na zona de penumbra com 134 indivíduos (Apêndice 2, Tabela 1). As morfoespécies mais abundantes foram as Pholcidae sp. 1 (37 indivíduos), sendo a maioria encontrada na zona de penumbra;

Ctenidae sp. 1 (32 indivíduos), sendo a maioria encontrada na zona afótica; Sicariidae sp. 1 (32 indivíduos), sendo a maioria encontrada na zona de entrada; Blattaria sp. 1 (28 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de penumbra; Phalangopsidae sp. 1 (24 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de penumbra; Phalangopsidae sp. 2 (15 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de entrada (Figura 6). As abundâncias dos diplópodes *Pseudonannolene* não consideradas, pois estes não foram coletados devido ao estudo populacional concomitante ao presente.

- Caverna Cinco Bocas

A maior abundância de espécies foi encontrada na zona de entrada com 195 indivíduos (Apêndice 2, Tabela 2). As morfoespécies mais abundantes foram as Sicariidae sp. 1 (60 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de entrada; Phalangopsidae sp. 2 (30 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de entrada; Opiliones sp. 3 (20 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de entrada; Pselaphinae sp. 1 (18 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de penumbra; Lepidoptera sp. 1 (13 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de penumbra (Figura 7). As abundâncias dos diplópodes *Pseudonannolene* não foram consideradas, pois estes não foram coletados devido ao estudo populacional realizado concomitante ao presente.

- Caverna Prata

A maior abundância de espécies foi encontrada na zona afótica com 217 indivíduos (Apêndice 2, Tabela 3). As morfoespécies mais abundantes foram as Pholcidae sp.1 (59 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona afótica; Ctenidae sp. 1 (58 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona afótica; Formicidae sp. 28 (35 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de entrada; *Pseudonannolene* sp. 1 (25 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona afótica; Phalangopsidae sp. 1(23 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona afótica (Figura 8).

- Caverna Pratinha

Para a caverna Pratinha a maior abundância de espécies foi encontrada na zona de entrada com 47 indivíduos (Apêndice 2, Tabela 4). As morfoespécies mais abundantes foram as Carabidae sp. 2 (13 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de entrada; Acari sp. 17 (12 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de penumbra; Turbellaria sp. 2 (7 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de penumbra; Pholcidae sp. 1 (6 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de

entrada; Veliidae sp. 1 (6 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de penumbra (Figura 9). Apenas dois indivíduos pertencentes ao gênero *Pseudonannolene* foram registrados nessa caverna.

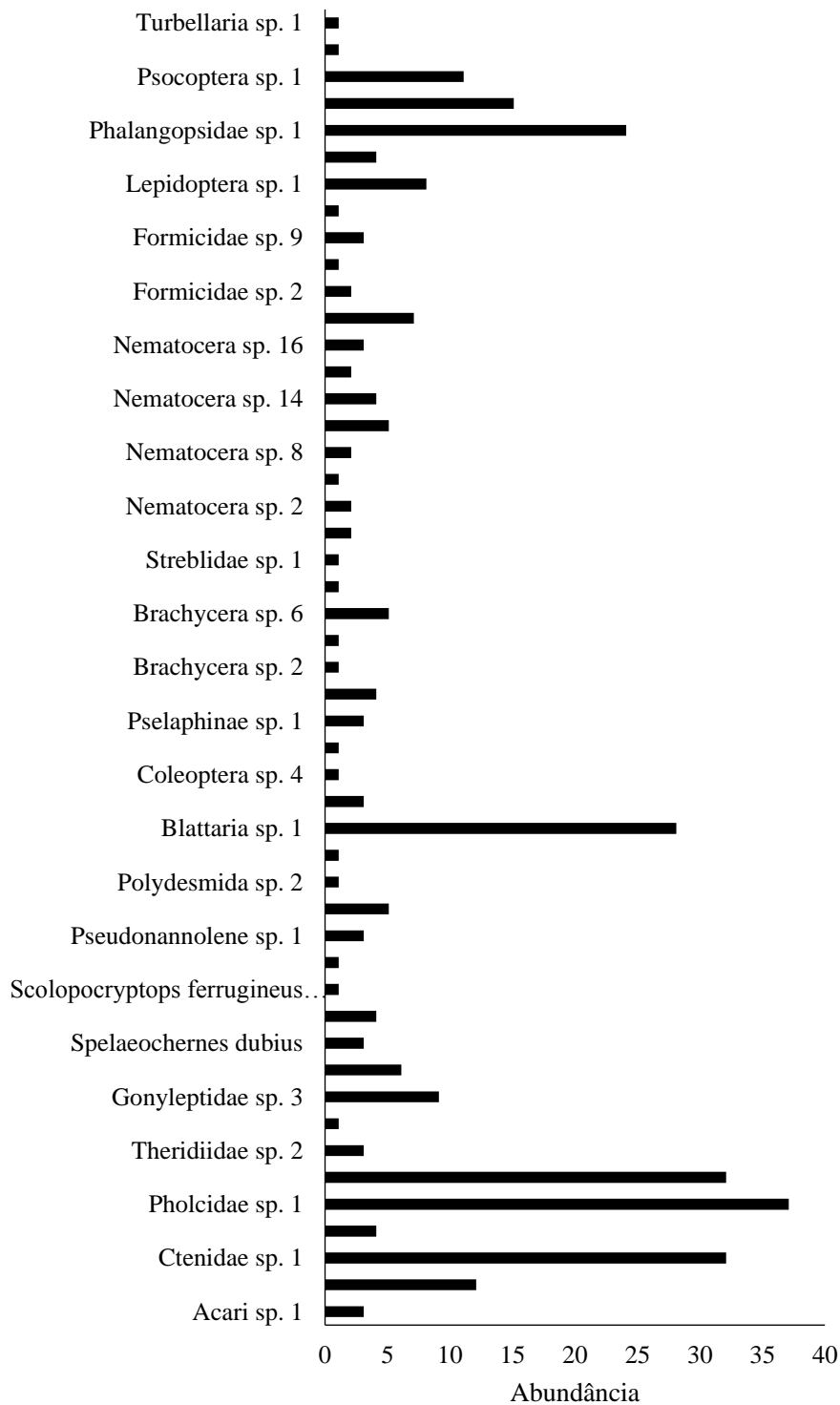


Figura 6. Número de indivíduos registrados para cada táxon encontrado na caverna Olho de Cabra.

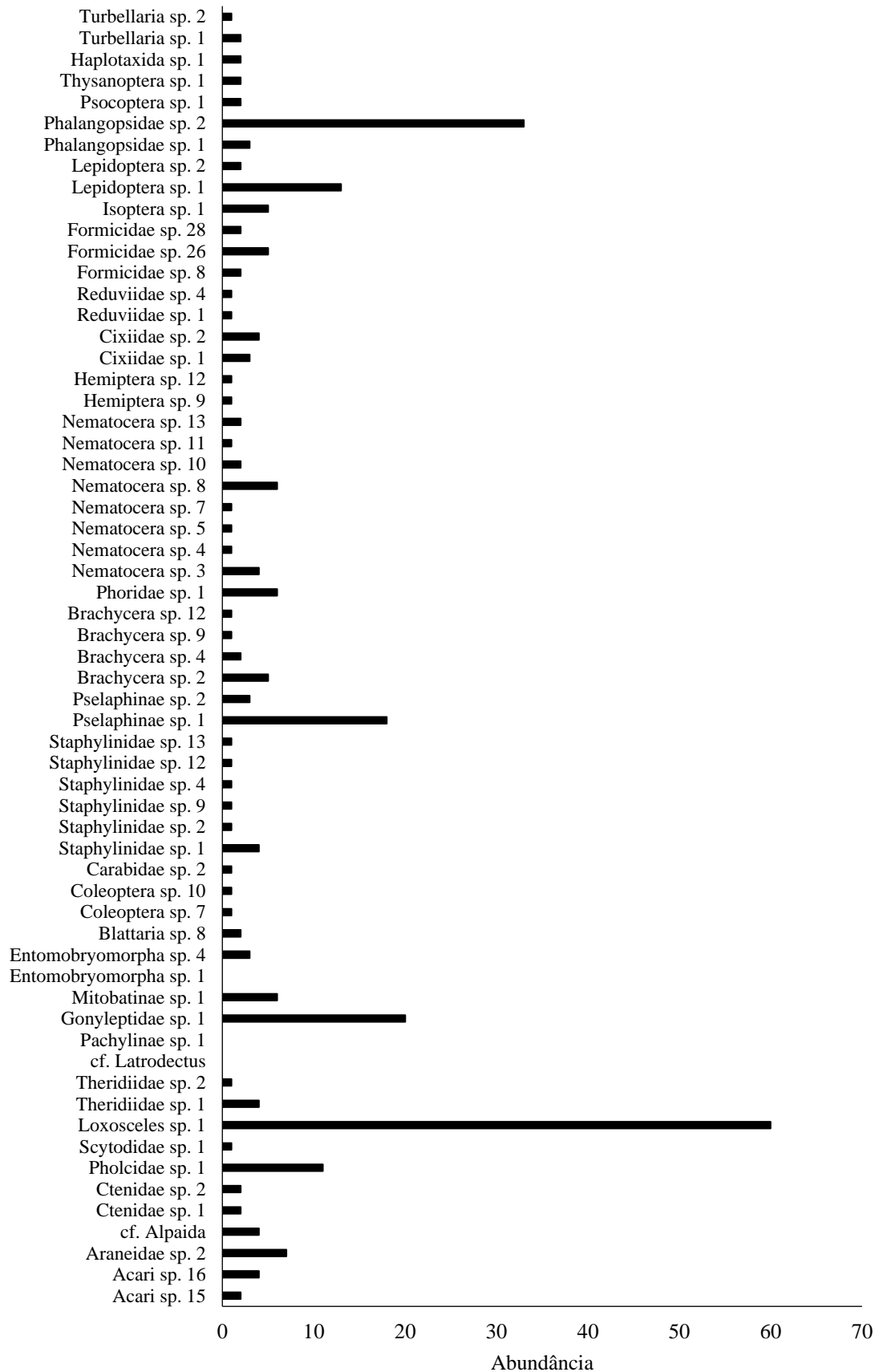


Figura 7. Número de indivíduos registrados para cada táxon encontrado na Caverna Cinco Bocas.

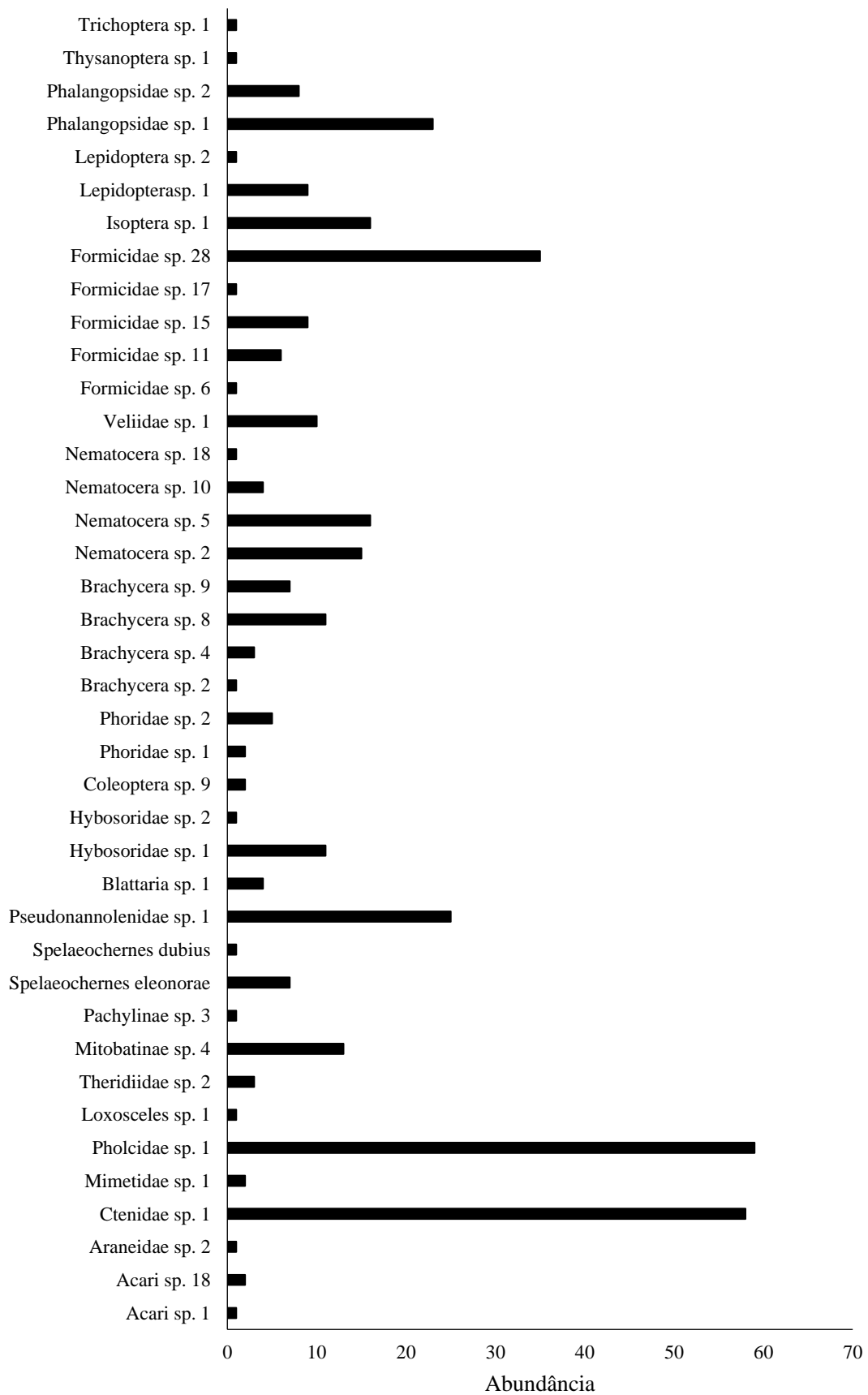


Figura 8. Número de indivíduos registrados para cada táxon encontrado na caverna Prata.

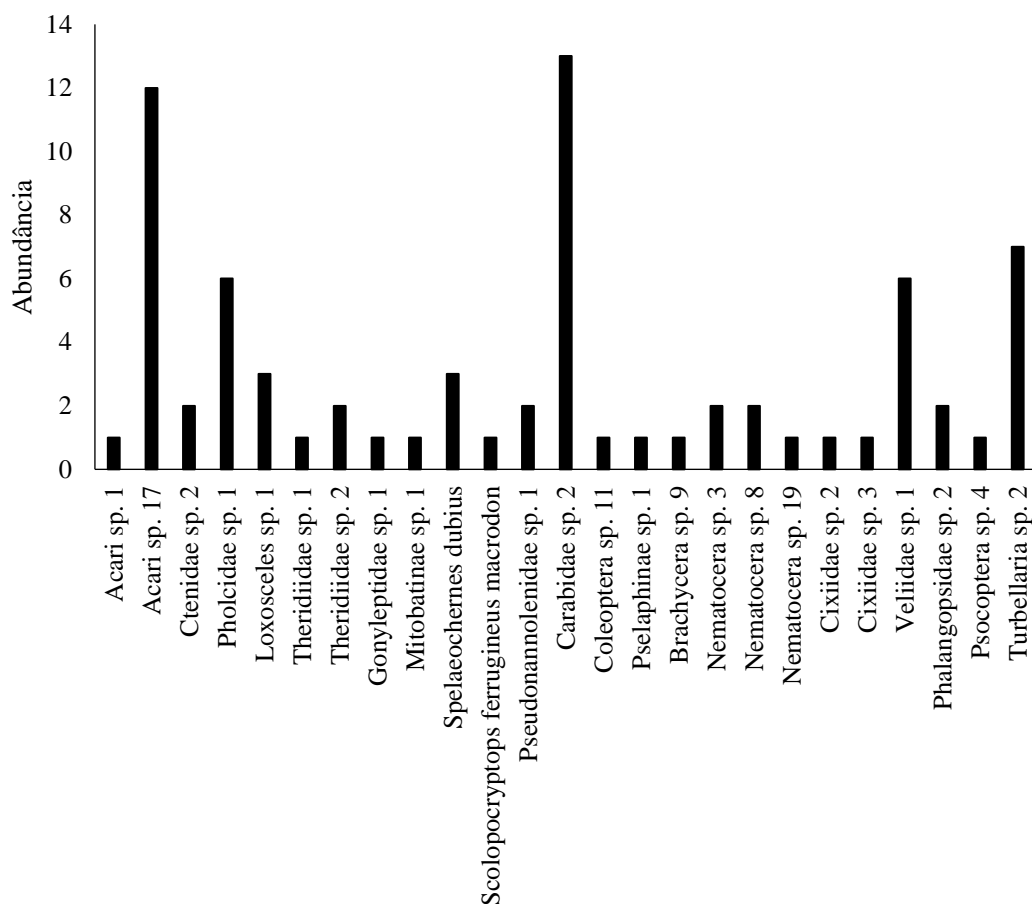


Figura 9. Número de indivíduos registrados para cada táxon encontrado na Caverna Pratinha

- Caverna 1

A fauna ocorre apenas na zona de entrada, com 35 indivíduos (Apêndice 2, Tabela 5) pois esta cavidade não apresenta as demais zonas. As morfoespécies mais abundantes foram Reduviidae sp. 3 (7 indivíduos); Coleoptera sp. 9 (5 indivíduos); Pachylinae sp. 1 (4 indivíduos); cf. *Alpaida* sp. (3 indivíduos) (Figura 10). Nenhum diplópode *Pseudonannolene* foi registrado nessa caverna.

- Boca do Cânion

A fauna ocorre apenas na zona de entrada, com 117 indivíduos (Apêndice 2, Tabela 6) pois esta cavidade não apresenta as demais zonas. As morfoespécies mais abundantes foram Formicidae sp. 28 (39 indivíduos); Pholcidae sp. 1 (21 indivíduos); Formicidae sp. 2 (12 indivíduos); Psocoptera sp.1 (10 indivíduos) (Figura 11). Nenhum diplópode *Pseudonannolene* foi registrado nessa caverna.

- Abrigo do Coelho

A fauna ocorre apenas na zona de entrada, com 58 indivíduos (Apêndice 2, Tabela 7). As morfoespécies mais abundantes foram Formicidae sp. 28 (11 indivíduos);



Sicariidae (10 indivíduos); Formicidae sp. 2 (10 indivíduos); Pholcidae sp.1 (5 indivíduos) (Figura 12). Nenhum diplópode *Pseudonannolene* foi registrado nessa caverna.

- Caverna Nego Morais

Para a caverna Nego Morais a maior abundância de espécies foi encontrada na zona de entrada com 59 indivíduos (Apêndice 2, Tabela 8). As morfoespécies mais abundantes foram as Sicariidae sp. 1 (13 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de entrada; Acari sp. 3 (9 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de entrada; Pholcidae sp. 1 (7 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de penumbra; Brachycera sp. 6 (6 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de entrada; Veliidae sp. 7 (6 indivíduos) sendo a maioria encontrada na zona de penumbra (Figura 13). Nenhum diplópode *Pseudonannolene* foi registrado nessa caverna.

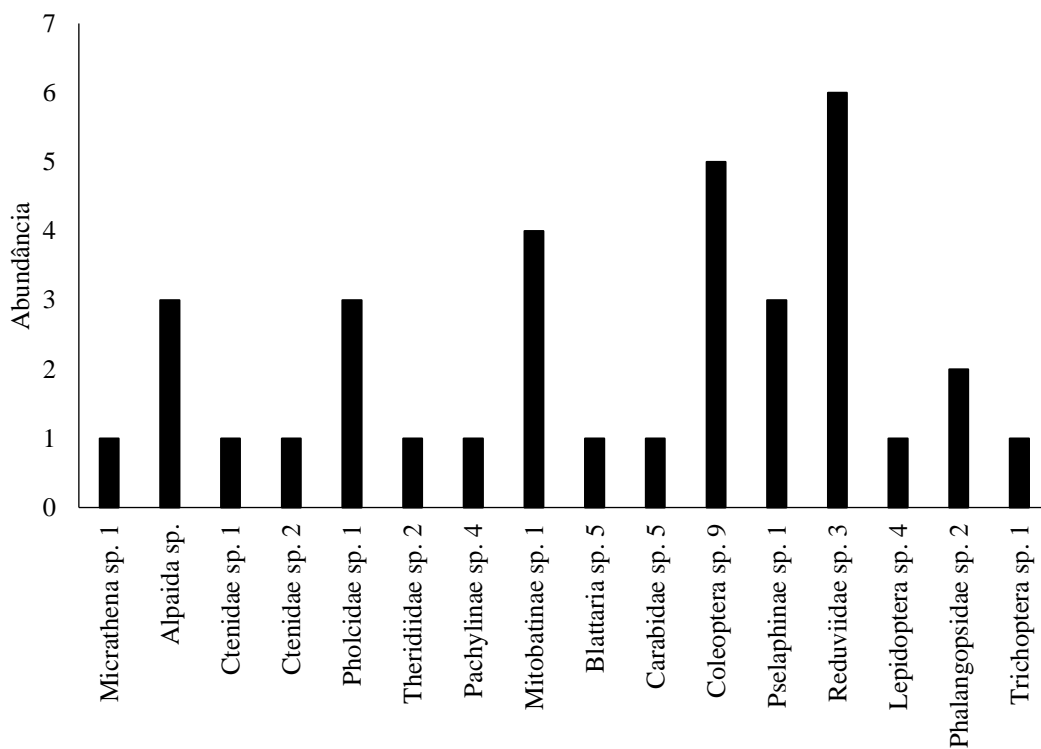


Figura 10. Número de indivíduos registrados para cada táxon na Caverna 1.

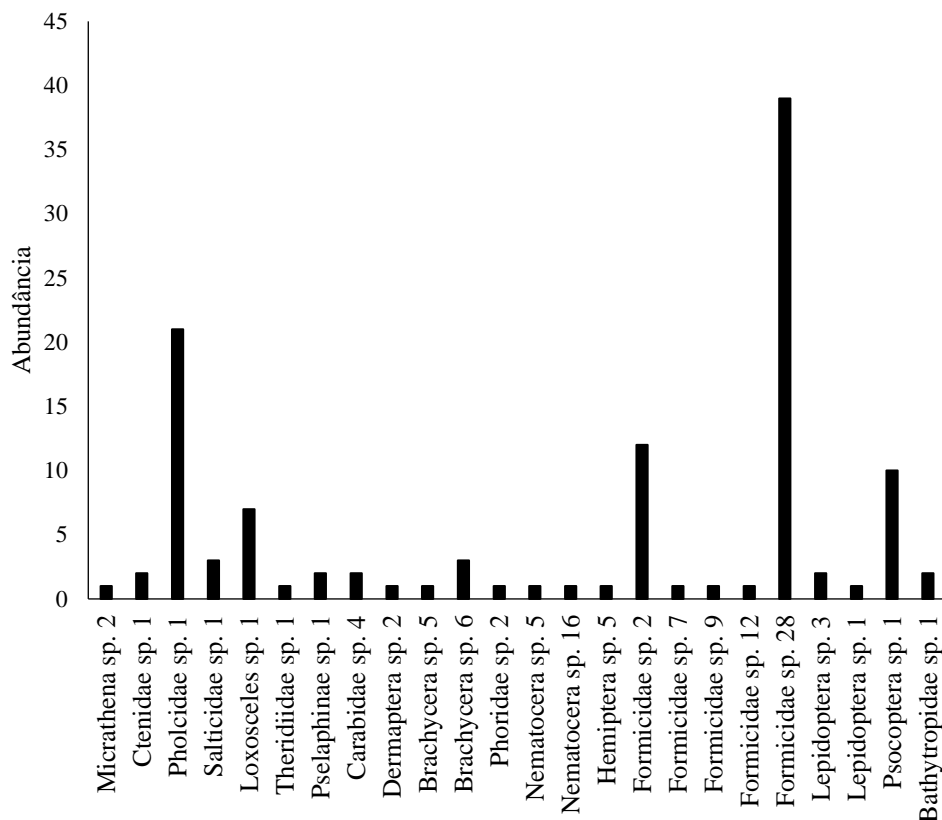


Figura 11. Número de indivíduos registrados de cada táxon encontrado na caverna Boca do Cânieo.

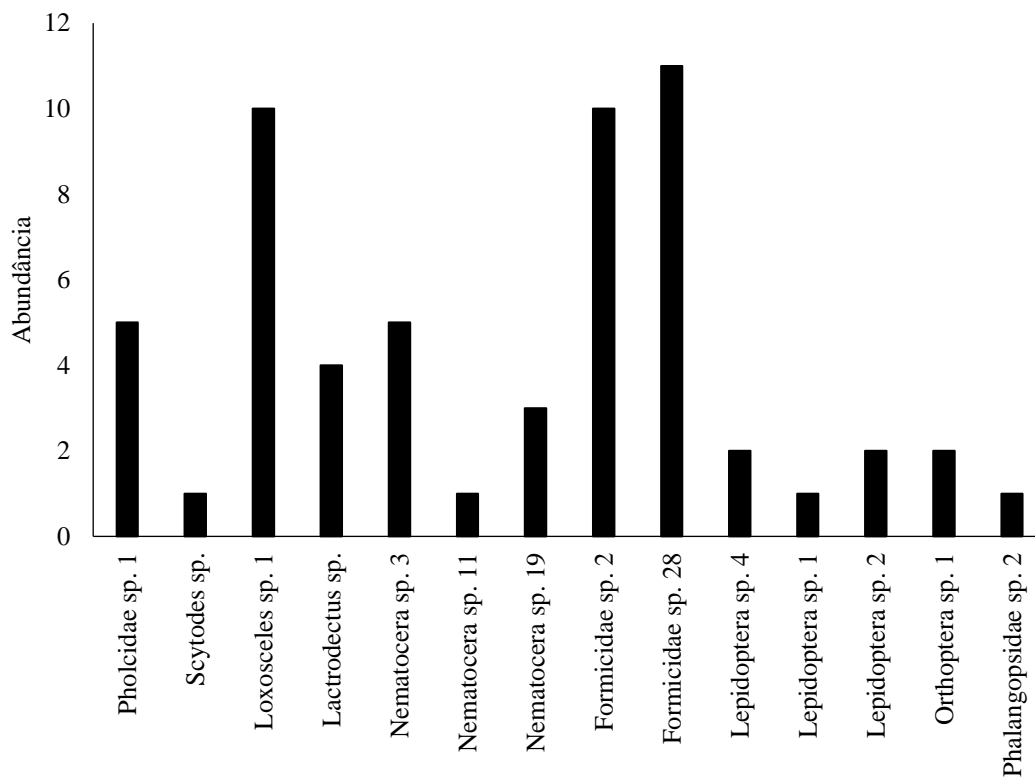


Figura 12. Número de indivíduos registrados para cada táxon na caverna Abrigo do Coelho.

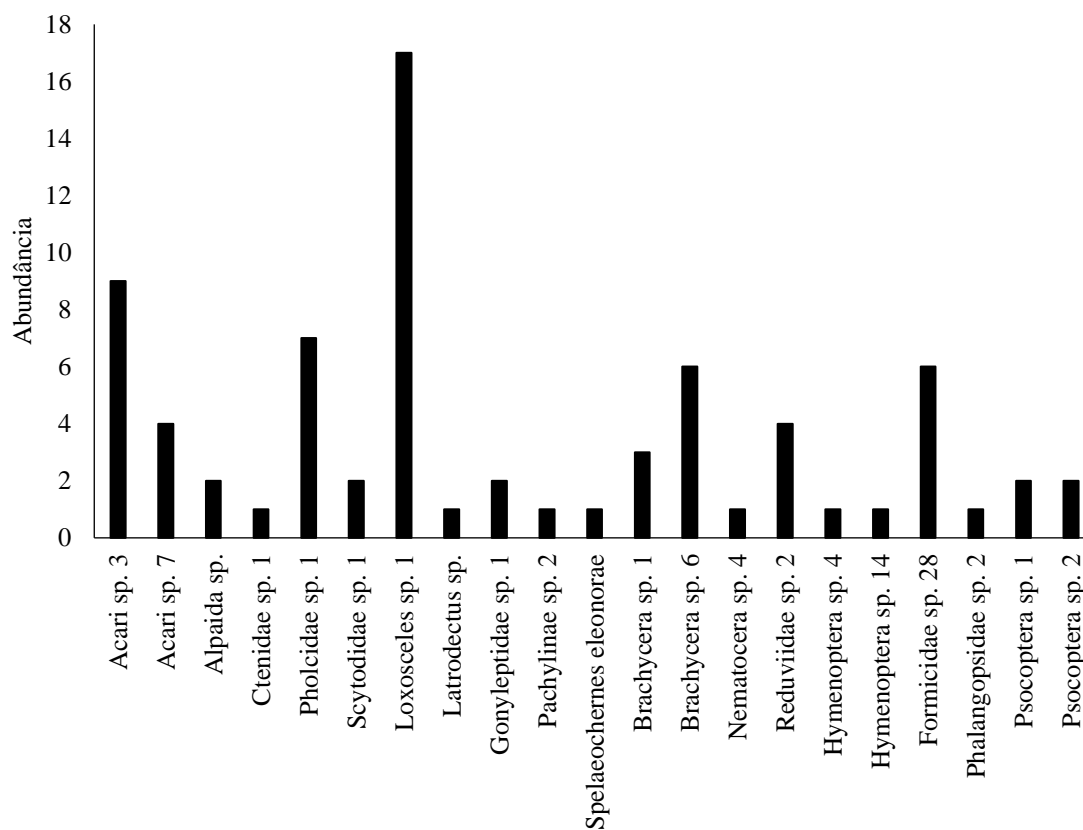


Figura 13. Número de indivíduos registrados para cada táxon na caverna Neco Morais.

## Discussão

A fauna encontrada nas cavernas areníticas de Altinópolis corrobora o encontrado em estudos anteriores na região e em outras cavidades de mesma litologia (Trajano, 1987; Trajano & Moreira, 1991; Zeppelini et al., 2003; Reis et al., 2013; Fernandes & Bichuette, 2013), composta em sua maioria por aranhas das famílias Pholcidae, Ctenidae e Sicariidae, e suas possíveis presas como, por exemplo, baratas (Blattaria), grilos (Orthoptera), mosquitos (Diptera), larvas e adultos de besouros (Coleoptera) e mariposas (Lepidoptera) como proposto para a teia alimentar geral de ambientes subterrâneos (Trajano & Gnaspini, 1991; Trajano, 2000; Trajano & Bichuette, 2006; White & Culver, 2012). Os táxons encontrados em cavernas areníticas são os frequentemente observados para ambientes subterrâneos, mostrando que a colonização desse ambiente pode não ser influenciada pela litologia, mas sim pelas demais características do ambiente subterrâneo, como ausência de luz, alta umidade relativa do ar e temperatura mais amena em relação ao epígeo, além do histórico faunístico da região estudada (Trajano, 1987; Trajano & Moreira, 1991).

Para Altinópolis, a maioria dos táxons registrados nas cavernas também ocorre no entorno das cavidades, uma vez que as cavernas têm muita influência do ambiente epígeo, por possuírem um grande número de entradas, podendo ser consideradas em maior ou menor grau um prolongamento do habitat epígeo para esses animais. Assim, são consideradas troglófilos (cavernícolas facultativos). No estudo feito por Zeppelini et al. (2003) também não houve registros de espécies comprovadamente troglóbias. Esses autores argumentam que isso pode ser devido à instabilidade da rocha da província espeleológica da Serra Geral, o que faz com os habitats subterrâneos mudem com frequência restringindo a evolução dos troglóbios da região. O mesmo resultado foi encontrado para o estudo preliminar em cavernas areníticas do estado do Rio Grande do Sul (Fernandes & Bichuette, 2013). Por outro lado, estudos feitos em cavernas areníticas do estado do Pará (região Amazônica) e Bahia (Serra do Espinhaço) mostraram a ocorrência de várias espécies troglóbias (Trajano & Moreira, 1991; Gallão & Bichuette, 2015), provavelmente devido à estabilidade da rocha dessas regiões, ou mesmo o histórico de endemismo local.

Os resultados mostraram uma diferença na riqueza entre as cavernas estudadas. Isso deve-se, possivelmente, à diferença no número de amostragens, além da extensão das cavidades e número de contatos com o meio epígeo. A diferença no número de amostragens pode influenciar no número de táxons encontrados, pois espécies raras provavelmente não aparecem em todas as ocasiões de amostragem (Gallão & Bichuette, 2015). Segundo Trajano (2010), para o início da caracterização dos ecossistemas subterrâneos brasileiros são necessárias pelo menos dez ocasiões de coleta em diferentes anos, e novas espécies podem aparecer mesmo após 20 coletas. Isso porque quanto maior o número de coletas, maior a chance de encontrar animais expostos que estavam entocados em microhabitats inacessíveis do sistema, devido às condições de estresse ambiental como secas severas, enchentes, ou até mesmo eventos de reprodução (Trajano, 2013; Gallão & Bichuette, 2015; Trajano et al., 2016).

Para alguns autores, por representar um ecótono entre o meio epígeo e o hipógeo, a maior riqueza e abundância são encontradas na zona de entrada das cavidades (Howarth, 1983; Trajano & Bichuette, 2006; White & Culver, 2012). Cavidades de pequena extensão apresentam, geralmente, apenas esta zona, às vezes uma pequena zona de penumbra, tendo grande influência do ambiente epígeo como observado para as cavernas Cinco Bocas, Pratinha, Caverna 1, Nego Morais, Abrigo do Coelho e Boca do Cânion. As cavernas Olho de Cabra e Prata são as cavernas mais

extensas no estudo, com menor influência do ambiente epígeo e apresentaram riqueza e diversidade elevadas nas zonas de penumbra e afótica respectivamente. A caverna Olho de Cabra, apresentou maior riqueza na zona de penumbra, pois a maior parte das bases estão nessa zona. A caverna Prata é a com menor influência do meio epígeo, pois a drenagem subterrânea presente não percorre toda sua extensão, e a alta riqueza na zona afótica deve-se, provavelmente, à grande quantidade de guano observada nessa cavidade. Essa por sua vez, apresenta maior abundância de indivíduos quando comparada à caverna Olho de Cabra, que apesar de ter sido mais amostrada, teve menor abundância o que pode estar associado à ausência do guano na caverna.

A caverna Prata está mais distante da cidade, com vegetação de entorno mais preservada, pois está inserida em uma APP e RL. Tal fato pode influenciar a maior ocorrência de morcegos e, conseqüentemente guano, corroborando o encontrado nos outros levantamentos em cavernas areníticas, nos quais foram encontrados grandes depósitos de guano (Trajano, 1987; Trajano & Moreira, 1991; Gnaspini & Trajano, 1994; Zeppelini et al., 2003). Tais depósitos não foram observados nas demais cavernas, principalmente na caverna Olho de Cabra e Cinco Bocas, fato que contrasta com estudos anteriores nos quais grandes colônias de morcegos e respectivos depósitos de guano foram encontrados (Trajano, 1987; Zeppelini et al., 2003). Isso pode ser resultado da facilidade de acesso a essas cavernas: há maior proximidade com os limites do município, menor vegetação de entorno e registros de visitação que podem ser prejudiciais para os morcegos (Trajano, 1995). Os morcegos registrados para as cavernas da região Altinópolis são da família Phyllostomidae: *Desmodus rotundus* (hematófago), *Glossophaga soricina* (nectívoro), *Carollia perspicillata* (frugívoro) e da família Natalidae: *Natalus stramineus* (insetívoros) (Trajano, 1987; Zeppelini et al., 2003), sendo que as espécies frugívoras e insetívoras tendem a ser mais sensíveis à presença humana, abandonando locais impactados (Voigt & Kelm, 2006; Lee et al., 2012). A espécie hematófaga apresenta grande plasticidade ecológica, o que contribui para expansão para habitats onde as fontes de alimento sejam mais acessíveis e abundantes (Trajano, 1985), visto que a região quase não apresenta pastagens e criações, sendo predominantes as culturas de eucalipto, cana e café. Portanto essa espécie provavelmente migrou para locais com recursos mais promissores.

Em relação à distribuição de *Pseudonannolene* nas cavidades estudadas, estes ocorreram nas cavernas Olho de Cabra, Cinco Bocas, Prata e Pratinha, sendo que nas duas primeiras cavidades as abundâncias não foram consideradas devido ao estudo de

cunho populacional feito concomitante ao presente (vide capítulo 3). Na caverna Prata a alta abundância observada para esta espécie está provavelmente associada à presença de depósitos de guano, que é o principal recurso trófico em cavernas em geral e são importantíssimos para esta espécie detritívora (Trajano et al., 2000; Freitas & Fontanetti, 2003; David, 2015). A ausência de *Pseudonannolene* nas demais cavidades pode estar associada à ausência desse recurso.

## **Conclusão**

- Foram encontrados diplópodes *Pseudonannolene* apenas nas cavernas Olho de Cabra, Cinco Bocas, Prata e Pratinha, sendo as populações das duas primeiras cavidades escolhidas para os estudos realizados nos próximos capítulos;
- Apesar da ausência de registros de táxons troglóbios para a região, as cavidades não devem ser consideradas como de baixa valoração, já que os troglófilos, abundantes, realizam um papel fundamental no funcionamento do ecossistema (pois podem executar funções de predação, competição, além da ciclagem de nutrientes no substrato inconsolidado das cavidades) e ainda, podem dar origem às espécies troglóbias (Trajano & Cobolli, 2012).
- Estudos de monitoramento, que visam caracterizar a fauna subterrânea são de grande importância para a conservação das cavernas, bem como o entorno em que estão inseridas e a fauna que a compõe, principalmente em regiões de litologia arenítica que ainda são pouco conhecidas;
- O presente estudo contribui para o conhecimento da fauna da região e para embasar futuros estudos para sua conservação.

## **Agradecimentos**

Agradeço aos ajudantes de campo, Bruno G. O. do Monte, Dayana Torres, Jhavana Ferro, Maria E. Bichuette, Rodrigo V. Mello e Tamires Zepon. A Camile S. Fernandes, Cristina Borges, Diego M. von Schimonsky, Gabrielle Nunes, Jéssica L. Tagliatela, Jonas E. Gallão, Maria E. Bichuette, Márcio P. Bolfarini, Rodrigo V. Mello e Tamires Zepon pela ajuda na determinação dos táxons e triagem do material. A Camile S. Fernandes, Diego M. von Schimosnky e Tamires Zepon pelas leituras e sugestões feitas ao trabalho; a Diego M. von Schimonsky pela confecção do mapa; a Dayana F. Torres, Edvanda Carvalho, Jonas E. Gallão, Jhavana Ferro, Maria E.

Bichuette pelas fotos cedidas. Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pela infraestrutura para o desenvolvimento deste estudo. Ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnologia (CNPq) pela concessão da bolsa de estudo (nº 132457/2015-6) e pelo financiamento parcial (303715/2011-1); a FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pelo financiamento parcial a Maria Elina Bichuette (2010/08459-4 e 2008/05678-7); a International Paper (Rafael Silva e Miguel Magela) pela liberação do acesso as cavernas e financiamento parcial ao estudo. Ao ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação à Biodiversidade) pela licença de coleta concedida (28992-7).

### **Referências bibliográficas**

- ADIS, J. Amazonian Arachnida and Myriapoda: Identification keys to all classes, orders, families, some genera, and lists of known terrestrial species. **Pensoft Publishers**, 2002.
- ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P.C.; MORAES, G.; LEONARDO, J.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v.22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- AULER, A.S.; RUBBIOLI, E.; BRANDI, R. **As Grandes Cavernas do Brasil**. Belo Horizonte. Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas, 2001. p. 228.
- BARR, T.C. Cave Ecology and the Evolution of Troglobites. In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M.K.; STEERE, C.W. **Evolutionary Biology**. 1st. Ed. New York, 1968, v. 2, cap. 2, p. 35-102.
- 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.; FERREIRA-FONSECA, R.; GALLÃO, J.E. Biota subterrânea associada às cavernas em formações ferríferas. In: RUCHKYS et al., **Patrimônio espeleológico em rochas ferruginosas**: propostas para sua conservação no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. 1ª edição. Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2015. Cap. 10, p. 176-191.

- BRASIL (país). Ministério do Meio Ambiente (CONAMA) Resolução CONAMA nº 347/2004 de 10 de setembro de 2004. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/port/conama/legiabre.cfm?codlegi=452> Acessado em: 28 de fevereiro de 2017
- CHRISTIANSEN, K. Morphological adaptations. In: WHITE, W.B.; CULVER, D.C. **Encyclopedia of Caves**, 2º ed. Academic Press, Oxford, 2012, p. 517-528.
- CORDEIRO, L.M.; BORGHEZAN, R.; TRAJANO, E. Subterranean biodiversity in the Serra da Bodoquena karst area, Paraguay river basin, Mato Grosso do Sul, Southwestern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n.3. p.1-28. 2014.
- CULVER D.C. **Cave life: Evolution and Ecology**. Harvard University Press, Cambridge, 1982, p.189.
- CUNHA, P.S.C.; MORAIS, F. Levantamento preliminar da fauna cavernícola de grutas areníticas na Serra do Lajeado, Palmas, Tocantins, Brasil. In: Anais do 30º Congresso Brasileiro de Espeleologia. Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2009. p.37 – 41.
- DAVID, J.F. Diplopoda: Ecology. In: MINELLI, A. **The Myriapoda, Volume 2**. Brill, 2015. cap. 12, p. 363-453.
- DESSEN, E.M.B.; ESTON, V.R.; SILVA, M.S.; TEMPERINI-BECK, M.T.; TRAJANO, E. Levantamento Preliminar da Fauna de Cavernas de Algumas Regiões do Brasil. **Ciência e Cultura**, v. 32, n. 6, p. 714-725, 1980.
- FERNANDES, C.S.; BICHUETTE, M.E. Levantamento preliminar de invertebrados em três cavernas areníticas do Rio Grande do Sul, Brasil. **Espeleo-tema**, v.24, n. 1. 2013.
- FERREIRA, R.L. PROUS, X.; BERNARDI, L.F.O.; SOUZA-SILVA, M. Fauna subterrânea do Estado do Rio Grande do Norte: caracterização e impactos. **Revista Brasileira de Espeleologia**, v. 1, n. 1, p. 25-51, 2010



- FREITAS, V.C.; FONTANETTI, C.S. Morfologia do aparelho reprodutor do Diplopoda cavernícola *Pseudonannolene tocaiensis*: Implicações filogenéticas. In: Anais do XXVII Congresso Brasileiro de Espeleologia, 2003.
- GALLÃO, J.E.; BICHUETTE, M.E. Taxonomic distinctness and conservation of a new high biodiversity subterranean area in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 87, n. 1, p. 209-217, 2015.
- GNASPINI, P.; TRAJANO, E. Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. **Revista brasileira de Entomologia**, v. 38, n. 3/4, p. 549-584, 1994.
- HARA, M.R.; PINTO-DA-ROCHA, R. Systematic review and cladistic analysis of the genus *Eusarcus* Perty 1833 (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). **Zootaxa**, v. 2698, p. 1-136, 2010.
- HARVEY, M.S. The phylogeny and classification of the Pseudoscorpionida (Chelicerata: Arachnida). **Invertebrate Systematics**, v. 6, n. 6, p. 1373-1435, 1992.
- HOFFMAN, R.L.; GOLOVATCH, S.I.; ADIS, J.; MORAIS, J.W. Practical keys to the orders and families of millipedes of the Neotropical region (Myriapoda: Diplopoda). **Amazoniana**, v. 14. 1/2, p. 1-35, 1996
- HOWARTH, F.G. Ecology of Cave Arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 28, p. 365-389, 1983.
- JUBERTHIE, C. The Diversity of the Karstic and Pseudokarstic Hypogean Habitats in the World. In: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elsevier, Amsterdam, 2000, p. 17-39.
- LEE, D.N.; PAPES, M.; VAN DEN BUSSCHE, R.A. Present and Potential Future Distribution of Common Vampire Bats in the Americas and the Associated Risk to Cattle. **PLoS ONE**, v. 7, n. 8, 2012.
- MOHR, C.E.; POULSON, T.L. **The Life of the Cave**. McGraw-Hill Book, New York, p. 232, 1966.

- PALMER, A.N. 2007. **Cave Geology**. Dayton: Cave Books, p. 454.
- PINTO-DA-ROCHA, R. Sinopse da Fauna Cavernícola do Brasil (1907 – 1994). **Papéis Avulsos de Zoologia**. São Paulo, v. 39, n. 6, p. 61-17, 1995.
- POULSON, T.L.; LAVOIE, K.H. The Trophic Basis of Subterranean Ecosystem. **In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elseviers, Amsterdam, 2000, p. 188-136.
- RACOVITZA, E.G. Essai sur les problèmes biospéologiques. **Archives de Zoologie Experimentale et Générale**, Paris, v.36, p. 371 – 488, 1907.
- RAFAEL, J.A.; MELO, G.A.R.; CARVALHO, C.D.; CASARI, S.A.; CONSTANTINO, R. **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. **Ribeirão Preto: Holos**, 2012.
- REIS, R.L.; JÚNIOR, C.F.E.; FIGUEIREDO, G.P.S.; MURIEL-CUNHA, J. Levantamento Preliminar da Biodiversidade da Caverna do Prudente, Província Espeleológica Arenítica Altamira-Itaituba, Ruropolis, Pará. **In: Anais do 32º Congresso Brasileiro de Espeleologia. Sociedade Brasileira de Espeleologia**, Barreiras, 2013. p. 115-119.
- RUCHKYS, U.A.; TRAVASSOS, L.E.P.; RASTEIRO, M.A.; FARIA, L.E. (2015). **Patrimônio espeleológico em rochas ferruginosas: propostas para sua conservação no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais**. 1ª edição. Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia, 2015. 354p.
- SCHINER, J.R. Fauna der Adelsberger-, Lueger, und Magdalen-Grotte. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft**. Wien, Austria, v. 3, p. 1-40, 1854.
- SIMÕES, L.B. **Biodiversidade da Fauna Subterrânea na Área Cárstica de São Domingos, Nordeste de Goiás: Relevância Versus Visibilidade de Táxons**. 2013. 197f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 2013.

- SIMÕES, L.B.; FERREIRA, T.; 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, 2013.
- SIMÕES, M.H.; SOUSA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. Cave Invertebrates in Northwestern Minas Gerais State, Brazil: Endemism, Threats and Conservation Priorities. *Acta Carsologica*, v. 43, n. 1, p. 159-174. 2014.
- SOUZA-SILVA, M.; BERNARD, L.F.O.; FERREIRA, R.L. Caracterização Sistêmica da Gruta da Lavoura (Matozinhos, MG): Aspectos Topoclimáticos, Tróficos e Biológicos. In: **Anais do 28º Congresso Brasileiro de Espeleologia**. Campinas: Sociedade Brasileira de Espeleologia. 2005. p. 109-115.
- SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. Caracterização Ecológica de Algumas Cavernas do Parque Nacional de Ubajara (Ceará) com Considerações sobre o Turismo nestas Cavidades. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 9, n. 1, p. 59-71, 2009.
- SOUZA-SILVA, M.; NICOLAU, J.C.; FERREIRA, R.L. Comunidades de invertebrados terrestres de três cavernas quartzíticas no Vale do Mandembe, Luminárias, MG. **Espeleo-tema**, v. 22, n. 1, p. 155-167, 2011a.
- SOUZA-SILVA, M.; MARTINS, R.P., FERREIRA, R.L. Cave lithology determining the structure of the invertebrate communities in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Biodiversity Conservation*, v. 20, n. 8, p. 1713–1729, 2011b.
- TRAJANO, E. Ecologia de Populações de Morcegos Cavernícolas em uma Região Cárstica do Sudeste do Brasil. **Revista brasileira de Zoologia**, v. 2, n. 5, p. 255-320, 1985.
- TRAJANO, E. Fauna Cavernícola Brasileira: Composição e Caracterização Preliminar. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 3, p. 533-561, 1987.
- TRAJANO, E. A Review of Biospeleology in Brazil. **Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología**, v. 27, p. 18-23, 1993.

- TRAJANO, E. Protecting Caves for Bats or Bats for Caves?. **Chiroptera Neotropical**, v. 1, n. 2, p. 19-21, 1995.
- TRAJANO, E. Cave Faunas in the Atlantic Tropical Rain Forest: Composition, Ecology, and Conservation. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 882-893, 2000.
- TRAJANO, E. Políticas de Conservação e Critérios Ambientais: Princípios, Conceitos e Protocolos. **Estudos Avançados**, v. 24, n. 68, p. 135-146, 2010.
- TRAJANO, E. Variações Anuais e Infra-Anuais em Ecossistemas Subterrâneos: Implicações para Estudos Ambientais e Preservação de Cavernas. **Revista da Biologia**, v.10, n. 2, p. 1-7, 2013.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E. **Biologia Subterrânea**: Introdução. São Paulo: Redespeleo Brasil, v. 1, 2006, p. 92.
- 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.; COBOLLI, M. Evolution of Lineages. In: WHITE, W.B.; CULVER, D.C. **Encyclopedia of Caves**, 2º ed. Academic Press, Oxford, 2012, p. 295-304.
- 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.
- TRAJANO, E.; GNASPINI, P. Composição da Fauna Cavernícola Brasileira, com uma Análise Preliminar da Distribuição dos Táxons. **Revista Brasileira Zoologia**, v. 7, p. 383-407, 1991.
- TRAJANO, E.; GOLOVATCH, S.I.; GEOFFROY, J.J.; PINTO-DA-ROCHA, R.; FONTANETTI, C.S. Synopsis of Brazilian Cave-Dwelling Millipedes (Diplopoda). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 41, n. 18, p. 259-287, 2000.

- TRAJANO, E.; MOREIRA, J.R.A. Estudo da Fauna de Cavernas da Província Espeleológica Arenítica Altamira-Itaituba, Pará. **Revista brasileira de Biologia**, v. 51, n. 1, p. 13-29, 1991.
- VOIGT, C.C.; KELM, D.H. Host Preference of the Common Vampire Bat (*Desmodus rotundus*; Chiroptera) Assessed by Stable Isotopes. **Journal of Mammalogy**, v. 87, n.1, p. 1-6. 2006.
- WHITE, W.B.; CULVER, D.C. **Encyclopedia of Caves**. Academic Press, 2012.
- WILKENS, H. Genes, Modules, and the Evolution of Cave Fish. **Heredity**, v. 105, p. 413-422, 2010.
- ZEPON, T. **Zonação e Estratificação da Fauna Subterrânea de Presidente Olegário, Noroeste De Minas Gerais**. 2015. 101f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2015.
- ZEPPELINI, D.; RIBEIRO, A.C.; RIBEIRO, G.C.; FRACASSO, M.P.A.; PAVANI, M.M.; OLIVEIRA, O.M.P.; OLIVEIRA, S.A.; MARQUES, A.C. Faunistic Survey of Sandstone Caves from Altinópolis Region, São Paulo State, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)**, v. 43, n. 5, p. 93-99, 2003.

## Apêndice 1

Tabela 1. Abundancia das morfoespécies por cavidade e no meio epígeo. Olho de Cabra (OC), Cinco Bocas (CB), Abrigo do Coelho (AC), Boca do Cãnion (BC), Caverna 1 (Cav 1), Pratinha (PTN), Prata (PR), Nego Morais (NM). Ordem (Ord), Sub-ordem (Sub-Ord), Família (Fam), Sub-Família (Sub-Fam) em itálico gênero e espécies. \*

Taxon	OC	CB	PR	PTN	AC	BC	Cav 1	NM	Epígeo
Filo Arthropoda									
Classe. Arachnida									
Ord. Acari									
sp. 1	3		1						273
sp. 2									112
sp. 3									15
sp. 4									14
sp. 5									295
sp. 6									9
sp. 7									11
sp. 8									30
sp. 9									12
sp. 10	12								30
sp. 11									36
sp. 12									3
sp. 13									6
sp. 14									8
sp. 15		1							6
sp. 16		4							
sp. 17					17				
sp. 18			2						
sp. 19									2
sp. 20									9
sp. 21	1								
sp. 22									1
sp. 23									3
Ord. Araneae									
Sub-Ord. Araneomorphae									
Fam. Amaurobiidae									
sp. 1									1
Fam. Araneidae									
sp. 1									1
sp. 2		7	1	1					1
cf. <i>Alpaida</i>		4					3	2	
cf. <i>Micrathena</i>									

<b>Taxon</b>	<b>OC</b>	<b>CB</b>	<b>PR</b>	<b>PTN</b>	<b>AC</b>	<b>BC</b>	<b>Cav 1</b>	<b>NM</b>	<b>Epígeo</b>
sp. 1							1		4
sp. 2						1			
Fam. Ctenidae								1	
sp. 1	33	2	58			1	1		2
sp. 2	4	2		1			1		1
Fam. Corinnidae									
sp. 1							1	1	3
Fam. Lycosidae									
sp. 1		2						1	6
Fam. Deinopidae									
sp. 1		1							1
Fam. Mimetidae									
sp. 1			3						
Fam. Nesticidae									
sp. 1							1		
Fam. Ochyroceratidae									
sp. 1									2
Fam. cf. Oonopidae									
sp. 1		1							
F. Pholcidae									
sp. 1	45	12	59	5	5	19	3	7	1
Fam. Salticidae									
sp. 1					4	7	2		1
Fam. Scytodidae									
sp. 1	1	1						5	1
cf. <i>Scytodes</i>					1				
Fam. Sicariidae									
sp. 1	45	63	1	5	10	7		17	
Fam. Tetragnathidae									
sp. 1		1							
Fam. Theridiidae									
sp. 1		4				1			3
sp. 2		5	3	4			1		
cf. <i>Latrodectus</i>		2			4			1	4
Fam. cf. Theridiosomatidae									
sp. 1	4	4	38	3		1	1		
Sub-Ord. Mygalomorphae									
Fam. Idiopidae									
sp. 1									1
Ord. Opiliones									
Sub-Ord. Laniatores									

Taxon	OC	CB	PR	PTN	AC	BC	Cav 1	NM	Epígeo
Fam. Gonyleptidae									
sp. 1	9	18	1	1			4	2	
Sub-Fam. Mitobatinae									
sp. 1	9	9	13	10					
Sub-Fam. Pachylinae									
sp. 1	1	4							
sp. 2								1	
sp. 3			1						
sp. 4							1		
Ord. Pseudoscorpiones									
Fam. Chthoniidae									
cf. <i>Pseudochthonius</i> *									
sp. 1	4								4
Fam. Chernetidae									
sp. 1				8					
<i>Spelaeochernes dubius</i>	3		1	3					
<i>Spelaeochernes eleonorae</i>			7					1	
Fam. Cheiridiidae									
<i>Neocheiridium</i>									
sp. 1							8		
Sub-Filo Myriapoda									
Classe Chilopoda									
Ord. Lithobiomorpha									
Fam. Lithobiidae									
sp. 1									1
Ord. Scolopendromorpha									
Fam. Scolopocryptopidae									
<i>Scolopocryptops ferrugineus macrodon</i>	1			1					
Ord. Scutigermorpha									
Fam. Pselliodidae									
<i>Sphendononema guildingii</i>	1								
Classe. Diplopoda									
Ord. Polydesmida									
sp. 1	5								
sp. 2	1								
sp. 3			1						
Ord. Polyxenida									
sp. 1							5		17
sp. 2									9
Ord. Spirostreptida									
Fam. Pseudonannolene									



<b>Taxon</b>	<b>OC</b>	<b>CB</b>	<b>PR</b>	<b>PTN</b>	<b>AC</b>	<b>BC</b>	<b>Cav 1</b>	<b>NM</b>	<b>Epígeo</b>
<i>Pseudonannolene</i>									
sp. 1	1		25	2					
Fam. Spirostreptidae									
sp. 1		1							
Sub-Filo Hexapoda									
Classe Entognatha									
Ord. Collembola									
Sub-Ord. Entomobryomorpha									
sp. 1		1							72
sp. 2									152
sp. 3									1
sp. 4	1	3							68
sp. 5									3
sp. 6									65
Sub-Ord. Poduromorpha									
sp. 1									13
sp. 2									8
sp. 3									10
sp. 4									7
Sub-Ord. Symphypleona									
sp. 1									43
Classe. Insecta									
Ord. Blattaria									
sp. 1	43		4						2
sp. 2	4								
sp. 3									9
sp. 4									1
sp. 5							1		1
sp. 6									4
sp. 7									1
sp. 8		2							
Ord. Coleoptera									
sp. 1	1								
sp. 2	1								1
sp. 3								1	
sp. 4	1								
sp. 5									1
sp. 6									2
sp. 7		3							
sp. 8									1
sp. 9			2				5		

<b>Taxon</b>	<b>OC</b>	<b>CB</b>	<b>PR</b>	<b>PTN</b>	<b>AC</b>	<b>BC</b>	<b>Cav 1</b>	<b>NM</b>	<b>Epígeo</b>
sp. 10	1								1
sp. 11				2					1
Fam. Carabidae									1
sp. 1									1
sp. 2		1		13					
sp. 3									1
sp. 4						2			
sp. 5							1		
Fam. cf. Curculionidae									
sp. 1								1	
sp. 2								1	
Fam. cf. Hybosoridae									
sp. 1				11					
sp. 2				1					
Fam. Ptiliidae									
sp. 1	2								22
Fam. Scydmaenidae									
sp. 1									3
Fam. Staphylinidae									
sp. 1		4							
sp. 2		1							
sp. 3		1							
sp. 4									13
sp. 5									1
sp. 6									1
sp. 7									1
sp. 8									1
sp. 9		1							
sp. 10									19
sp. 11									1
sp. 12		1							
sp. 13		1							
sp. 14	1	1							
sp. 15									1
Sub-Fam. Pselaphinae									
sp. 1	6	18		1		2	3		
sp. 2		3							2
sp. 3									1
sp. 4									1
Fam. cf. Tenebrionidae									
sp. 1									1

<b>Taxon</b>	<b>OC</b>	<b>CB</b>	<b>PR</b>	<b>PTN</b>	<b>AC</b>	<b>BC</b>	<b>Cav 1</b>	<b>NM</b>	<b>Epígeo</b>
Ord. Dermaptera									
sp. 1								1	1
sp. 2						1			
Ord. Diptera									
Sub-Ord. Brachycera									
sp. 1	4							1	
sp. 2	6	5	1						
sp. 3									2
sp. 4	1	3	3						
sp. 5						1			
sp. 6	5					3		6	
sp. 7									4
sp. 8			11						
sp. 9	9	1	7	1					
sp. 10									1
sp. 11									1
sp. 12		1							
sp. 13									2
Fam. Phoridae									
sp. 1		13	2						
sp. 2	1		5			1			
Fam. Streblidae									
sp. 1	1		1						
Sub-Ord. Nematocera									
sp. 1	2								
sp. 2	1		15						
sp. 3		1		2	4				
sp. 4								1	
sp. 5			16						
sp. 6	1								
sp. 7		1							
sp. 8	2	4		2					
sp. 9									2
sp. 10	5		4						
sp. 11						1			
sp. 12		1							
sp. 13		1							
sp. 14	4								
sp. 15	2								
sp. 16	3						1		
sp. 17	1								

<b>Taxon</b>	<b>OC</b>	<b>CB</b>	<b>PR</b>	<b>PTN</b>	<b>AC</b>	<b>BC</b>	<b>Cav 1</b>	<b>NM</b>	<b>Epígeo</b>
sp. 18			1						1
sp. 19				1	3				
Fam. Sciaridae									
sp. 1		2							1
Ord. Hemiptera									
sp. 1		1							
sp. 2						1			
sp. 3		2							
Sub-Ord. Auchenorrhyncha									
Fam. Cixiidae									
sp. 1		6							1
sp. 2		4		1					
sp. 3				1					
sp. 4		2							
Fam. Reduviidae									
sp. 1	1								1
sp. 2		1							
sp. 3				1				4	
sp. 4		1							
Sub-Fam. Emesinae							6		
sp. 1							6		
Fam. Veliidae									
sp. 1			10	6					
Sub-Ord. Sternorrhyncha									
sp. 1		1							
Ord. Hymenoptera									
sp. 1	7								
sp. 2	1				10	12			8
sp. 3	1								23
sp. 4								1	
sp. 5									1
sp. 6			1						
sp. 7						1			
sp. 8		2							1
sp. 9	3					1			
sp. 10									4
sp. 11			6						
sp. 12						1			
sp. 13	1								
sp. 14								1	
sp. 15			10						

<b>Taxon</b>	<b>OC</b>	<b>CB</b>	<b>PR</b>	<b>PTN</b>	<b>AC</b>	<b>BC</b>	<b>Cav 1</b>	<b>NM</b>	<b>Epígeo</b>
sp. 16									1
sp. 17			1						
sp. 18									3
sp. 19									2
sp. 20									19
sp. 21									14
sp. 22									1
sp. 23									13
sp. 24									1
sp. 25									20
sp. 26		5							19
sp. 27									1
sp. 28		3	35		9	39		6	123
Ord. Isoptera									
sp. 1	1	5	16						125
Ord. Lepidoptera									
sp. 1	8	13	9		1	1			
sp. 2	4	2	1		2				
sp. 3						2			
sp. 4					2		1		
Ord. Odonata									
sp. 1		1							
Ord. Orthoptera									
sp. 1								1	
sp. 2					2				
Fam. Phalangopsidae									
<i>Endecous</i>									
sp. 1	23	3	23						
<i>Eidmanacris</i>									
sp. 1	15	33	2	2	1		2	1	
Ord. Psocoptera									
sp. 1	11					10		2	26
sp. 2	1							2	
sp. 3		1							2
sp. 4				1					
Ord. Trichoptera									
sp. 1			1				1		
Ord. Thysanoptera									
sp. 1									268
sp. 2									1
Sub-Filo Crustacea									

<b>Taxon</b>	<b>OC</b>	<b>CB</b>	<b>PR</b>	<b>PTN</b>	<b>AC</b>	<b>BC</b>	<b>Cav 1</b>	<b>NM</b>	<b>Epígeo</b>
Classe Malacostraca									
Ord. Isopoda									
Fam. Armadillidae									
<i>Venezillo</i>									
sp. 1									9
Fam cf. Bathytropidae									
sp. 1						1			
Fam. Phylosciidae									
sp. 1									1
Fam. Platyarthridae									
<i>Trichorhina</i>									
sp. 1									42
Fam. Scleropactidae									
<i>Circoniscus</i>									
sp. 1									6
Filo Mollusca									
Classe Gastropoda									
sp. 1	1								15
sp. 2									10
Filo Annelida									
Classe. Clitellata									
Sub-Classe Oligochaeta									
Ord. Haplotaxida									
sp. 1			2						4
sp. 2									11
Filo Platyhelminthes									
Classe Turbellaria									
sp. 1	1	2							
sp. 2		1		7					

## Apêndice 2

Tabela 1. Número de indivíduos registrados por táxon para cada zona da caverna Olho de Cabra. \* Espécie com características troglomórficas.

Táxon	ZE	ZP	ZA
Acari sp. 1			3
Acari sp. 10		6	6
Ctenidae sp. 1	1	15	16
Ctenidae sp. 2	3	1	
Pholcidae sp. 1	6	23	8
<i>Loxosceles</i> sp. 1	28		4
Theridiidae sp. 2		3	
Pachylinae sp. 1			1
Gonyleptidae sp. 1	3	6	
Mitobatinae sp. 1		4	2
<i>Spelaeochernes dubius</i>	2	1	
* <i>Pseudochthonius</i> sp.		2	2
<i>Scolopocryptops ferrugineus macrodon</i>		1	
<i>Sphendononema guildingii</i>			1
<i>Pseudonannolene</i> sp. 1		1	2
Polydesmida sp. 1		2	3
Polydesmida sp. 2			1
Entomobryomorpha sp. 4	1		
Blattaria sp. 1	2	24	2
Blattaria sp. 2		2	1
Coleoptera sp. 4	1		
Staphylinidae sp. 14	1		
Pselaphinae sp. 1		2	1
Brachycera sp. 1		2	2
Brachycera sp. 2	1		
Brachycera sp. 4			1
Brachycera sp. 6		5	
Phoridae sp. 2		1	
Streblidae sp. 1			1
Nematocera sp. 1	1		1
Nematocera sp. 2		1	1
Nematocera sp. 6	1		
Nematocera sp. 8	1	1	
Nematocera sp. 10	3	1	1
Nematocera sp. 14	4		
Nematocera sp. 15		2	
Nematocera sp. 16	3		
Formicidae sp. 1			7
Formicidae sp. 2		2	
Formicidae sp. 3		1	
Formicidae sp. 9		3	

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>	<b>ZP</b>	<b>ZA</b>
Isoptera sp. 1		1	
Lepidoptera sp. 1	2	4	2
Lepidoptera sp. 2	2		2
Phalangopsidae sp. 1	3	15	6
Phalangopsidae sp. 2	13	1	1
Psocoptera sp. 1	9	1	1
Psocoptera sp. 2	1		
Turbellaria sp. 1	1		
<b>Total</b>	<b>93</b>	<b>134</b>	<b>80</b>

Tabela 2. Número de indivíduos registrados por táxon para cada zona da caverna Cinco Bocas.

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>	<b>ZP</b>
Acari sp. 15	2	
Acari sp. 16	1	3
Araneidae sp. 2	5	2
cf. <i>Alpaida</i>	2	2
Ctenidae sp. 1	1	1
Ctenidae sp. 2		2
Pholcidae sp. 1	10	1
Scytodidae sp. 1		1
<i>Loxosceles</i> sp. 1	47	13
Theridiidae sp. 1	3	1
Theridiidae sp. 2	1	
cf. <i>Latrodectus</i>	1	1
Pachylinae sp. 1		3
Gonyleptidae sp. 1	16	4
Mitobatinae sp. 1	2	4
Entomobryomorpha sp. 1	1	
Entomobryomorpha sp. 4	3	
Blattaria sp. 8	2	
Coleoptera sp. 7		1
Coleoptera sp. 10	1	
Carabidae sp. 2		1
Staphylinidae sp. 1	4	
Staphylinidae sp. 2	1	
Staphylinidae sp. 9	1	
Staphylinidae sp. 4	1	
Staphylinidae sp. 12	1	
Staphylinidae sp. 13	1	
Pselaphinae sp. 1	8	10
Pselaphinae sp. 2	3	
Brachycera sp. 2	4	1
Brachycera sp. 4	2	
Brachycera sp. 9	1	



<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>	<b>ZP</b>
Brachycera sp. 12	1	
Phoridae sp. 1	6	
Nematocera sp. 3	1	3
Nematocera sp. 4		1
Nematocera sp. 5		1
Nematocera sp. 7	1	
Nematocera sp. 8	5	1
Nematocera sp. 10	1	1
Nematocera sp. 11	1	
Nematocera sp. 13	1	1
Hemiptera sp. 1	1	
Cixiidae sp. 1	2	1
Cixiidae sp. 2	2	2
Cixiidae sp. 4	1	
Reduviidae sp. 1	1	
Reduviidae sp. 4	1	
Formicidae sp. 8	2	
Formicidae sp. 26	5	
Formicidae sp. 28	2	
Isoptera sp. 1		5
Lepidoptera sp. 1	5	8
Lepidoptera sp. 2		2
Phalangopsidae sp. 1	2	1
Phalangopsidae sp. 2	23	10
Psocoptera sp. 1	2	
Thysanoptera sp. 1	2	
Haplotaenidia sp. 1	2	
Turbellaria sp. 1		2
Turbellaria sp. 2		1
<b>Total</b>	<b>195</b>	<b>91</b>

Tabela 3. Número de indivíduos registrados por táxon para cada zona da caverna Prata.

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>	<b>ZP</b>	<b>ZA</b>
Acari sp. 1			1
Acari sp. 18			2
Araneidae sp. 2	1		
Ctenidae sp. 1	3	4	51
Mimetidae sp. 1			2
Pholcidae sp. 1	9	16	34
<i>Loxosceles</i> sp. 1	1		
Theridiidae sp. 2	1	1	1
Mitobatinae sp. 1	12		1
Pachylinae sp. 3			1
<i>Spelaeochernes eleonorae</i>	2		5
<i>Spelaeochernes dubius</i>		1	

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>	<b>ZP</b>	<b>ZA</b>
<i>Pseudonannolene</i> sp. 1	3	2	20
Blattaria sp. 1			4
Hybosoridae sp. 1	8	3	
Hybosoridae sp. 2	1		
Coleoptera sp. 9	2		
Phoridae sp. 1			2
Phoridae sp. 2			5
Brachycera sp. 2			1
Brachycera sp. 4			3
Brachycera sp. 8		2	9
Brachycera sp. 9		1	6
Nematocera sp. 2			15
Nematocera sp. 5	4	3	9
Nematocera sp. 10			4
Nematocera sp. 18	1		
Veliidae sp. 1		10	
Formicidae sp. 6			1
Formicidae sp. 11	5	1	
Formicidae sp. 15		3	6
Formicidae sp. 17			1
Formicidae sp. 28	28	1	6
Isoptera sp. 1	16		
Lepidoptera sp. 1	9		
Lepidoptera sp. 2	1		
Phalangopsidae sp. 1	3	1	19
Phalangopsidae sp. 2	1		7
Thysanoptera sp. 1			1
Trichoptera sp. 1	1		
<b>Total</b>	<b>112</b>	<b>49</b>	<b>217</b>

Tabela 4 Número de indivíduos registrados por táxon para cada zona da caverna Pratinha.

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>	<b>ZP</b>
Acari sp. 1		1
Acari sp. 17		12
Ctenidae sp. 2	2	
Pholcidae sp. 1	6	
<i>Loxosceles</i> sp. 1	3	
Theridiidae sp. 1		1
Theridiidae sp. 2	2	
Gonyleptidae sp. 1	1	
Mitobatinae sp. 1	7	3
<i>Spelaeochernes dubius</i>		3
<i>Scolopocryptops ferrugineus macrodon</i>	1	
<i>Pseudonannolene</i> sp. 1	2	

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>	<b>ZP</b>
Carabidae sp. 2	13	
Coleoptera sp. 11	1	
Pselaphinae sp. 1	1	
Brachycera sp. 9		1
Nematocera sp. 3	2	
Nematocera sp. 8	2	
Nematocera sp. 19		1
Cixiidae sp. 2	1	
Cixiidae sp. 3	1	
Veliidae sp. 1		6
Phalangopsidae sp. 2	1	1
Psocoptera sp. 4	1	
Turbellaria sp. 2		7
<b>Total</b>	<b>47</b>	<b>36</b>

Tabela 5. Número de indivíduos registrados por táxon na zona de entrada (ZE) Caverna 1.

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>
<i>Micrathena</i> sp. 1	1
Cf. <i>Alpaida</i> sp.	3
Ctenidae sp. 1	1
Ctenidae sp. 2	1
Pholcidae sp. 1	3
Theridiidae sp. 2	1
Pachylinae sp. 4	1
Gonyleptidae sp. 1	4
Blattaria sp. 5	1
Carabidae sp. 5	1
Coleoptera sp. 9	5
Pselaphinae sp. 1	3
Reduviidae sp. 3	6
Lepidoptera sp. 4	1
Phalangopsidae sp. 2	2
Trichoptera sp. 1	1
<b>Total</b>	<b>35</b>

Tabela 6. Número de indivíduos registrados por táxon na zona de entrada (ZE) Boca do Cânion.

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>
<i>Micrathena</i> sp. 2	1
Ctenidae sp. 1	2
Pholcidae sp. 1	21
Salticidae sp. 1	3
<i>Loxosceles</i> sp. 1	7
Theridiidae sp. 1	1

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>
Pselaphinae sp. 1	2
Carabidae sp. 4	2
Dermaptera sp. 2	1
Brachycera sp. 5	1
Brachycera sp. 6	3
Phoridae sp. 2	1
Nematocera sp. 5	1
Nematocera sp. 16	1
Hemiptera sp. 5	1
Formicidae sp. 2	12
Formicidae sp. 7	1
Formicidae sp. 9	1
Formicidae sp. 12	1
Formicidae sp. 28	39
Lepidoptera sp. 3	2
Lepidoptera sp. 1	1
Psocoptera sp. 1	10
Bathytropidae sp. 1	2
<b>Total</b>	<b>117</b>

Tabela 7. Número de indivíduos registrados por táxon na zona de entrada (ZE) Abrigo do Coelho.

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>
Pholcidae sp. 1	5
<i>Scytodes</i> sp.	1
<i>Loxosceles</i> sp. 1	10
<i>Latrodectus</i> sp.	4
Nematocera sp. 3	5
Nematocera sp. 11	1
Nematocera sp. 19	3
Formicidae sp. 2	10
Formicidae sp. 28	11
Lepidoptera sp. 4	2
Lepidoptera sp. 1	1
Lepidoptera sp. 2	2
Orthoptera sp. 1	2
Phalangopsidae sp. 2	1
<b>Total</b>	<b>58</b>

Tabela 8. Número de indivíduos registrados por táxon para cada zona da caverna Nego Morais.

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>	<b>ZP</b>
Acari sp. 3	9	
Acari sp. 7	4	
<i>Alpaida</i> sp.		2

<b>Táxon</b>	<b>ZE</b>	<b>ZP</b>
Ctenidae sp. 1	1	
Pholcidae sp. 1	3	4
Scytodidae sp. 1	2	
<i>Loxosceles</i> sp. 1	15	2
<i>Latrodectus</i> sp.	1	
Gonyleptidae sp. 1	2	
Pachylinae sp. 2	1	
<i>Spelaeochernes eleonorae</i>		1
Brachycera sp. 1		3
Brachycera sp. 6	6	
Nematocera sp. 4	1	
Reduviidae sp. 2	4	
Hymenoptera sp. 4	1	
Hymenoptera sp. 14	1	
Formicidae sp. 28	6	
Phalangopsidae sp. 2		1
Psocoptera sp. 1		2
Psocoptera sp. 2	2	
<b>Total</b>	<b>59</b>	<b>15</b>

## **CAPÍTULO II**

### **HÁ CORRELAÇÃO ENTRE FOTOFobia E TROGLOMORFISMOS EM DIPLÓPODES DE CAVERNAS NEOTROPICAIS (SPIROSTREPTIDA, PSEUDONANNOLENIDAE)?**

Relacionado ao Artigo submetido ao periódico Acta Ethologica apresentado no  
apêndice.

## Resumo

A ausência permanente de luz no ambiente subterrâneo pode levar a perda de sincronizadores de atividades fisiológicas e comportamentais dependentes de informações luminosas. As espécies cavernícolas estudadas possuem comportamento fototático que variam desde respostas fotonegativas até fotopositivas. Para diplópodes há apenas estudos com espécies epígeas, e a maioria apresenta comportamento fotonegativo. Este estudo teve como objetivo analisar o comportamento fototático de diplópodes *Pseudonannolene* (Spirostreptida: Pseudonannolenidae) cavernícolas e epígeos pelo método de câmara de escolhas, relacionando a resposta comportamental aos caracteres morfológicos indicadores de troglomorfismos (olhos e pigmentação melânica cutânea). Os oito táxons estudados foram significativamente fotonegativos para todas as intensidades luminosas testadas (150, 500 e 1000 lux), e a fotofobia pode ser considerada um estado de caráter plesiomórfico para o grupo; as variações morfológicas observadas intra- e interespecíficas demonstram que a fotofobia está relacionada aparentemente aos padrões de olhos (número de omatídeos e área ocular) diferindo do encontrado para outras espécies cavernícolas estudadas. Isto é indicativo indireto de que o tegumento nos *Pseudonannolene* não está relacionado à percepção de luz como observado em alguns outros grupos de diplópodes.

Palavras – chave: comportamento, fotonegativo, hipógeo, morfologia, Myriapoda

## **Abstract**

Absence of light, typical of subterranean environment can lead to the loss of synchronizers of physiological and behavioral activities, mainly those related to photoperiods and light perception. Cave-dwelling species presents phototactic responses that vary from photonegative until photopositive ones. There are few studies focusing reaction to light in millipedes and most studied species is considered photophobic. In this study we analyzed the phototactic response of cave-dwelling and epigeal millipedes of the genus *Pseudonannolene* (Spirostreptida, Pseudonannolenidae). For this, the chamber choice method was used. We related the phototactic reactions with morphological characters that indicate troglomorphisms (e.g., eyes and melanic pigmentation). The eight-studied populations showed photophobic reaction to all light intensities tested (150, 500 and 1000 *lux*) and photophobia can be considered a plesiomorphic character in the group. The morphological analysis showed that the light response is negatively correlated to the number of ommatidia and ocular area, that is, the larger the area and the number of ommatidia, more negative is the light response (photonegative), suggesting that the eyes are the main sensorial organs in the perception of light, and apparently, the tegument of *Pseudonannolene* is not related with the light sensibility, opposite to that observed for other millipede species.

Key-words: behavior, photonegative, hypogean, morphology, Myriapoda



## **Introdução**

O ambiente subterrâneo é caracterizado pela ausência de luz nas zonas mais profundas e, conseqüentemente, de fotoperíodos. Em função do efeito tampão da rocha circundante, o meio apresenta elevada umidade relativa do ar e baixa variação circadiana e circannual da temperatura (Culver 1982; Barr e Holsinger 1985). Diante dessas condições, há a possibilidade de isolamento de populações no subterrâneo com uma possível diferenciação morfológica e ecológica das mesmas. Nesse caso, algumas características do ancestral podem se modificar nesse novo ambiente, por mecanismos de seleção natural ou por relaxamento de pressões seletivas (Wilkins 2010; Trajano e Cobolli 2012) e outras podem se manter sendo consideradas plesiomórficas.

Os organismos cavernícolas podem ser classificados em três categorias ecológico- evolutivas de acordo com sua dependência e isolamento no ambiente subterrâneo. Segundo a classificação pioneira e ainda em uso de Schiner-Racovitza (1907), os troglóbios são organismos restritos ao ambiente hipógeo que podem apresentar convergências em traços morfológicos associadas ao isolamento em cavernas (Trajano 1993; Wilkins 2010), os chamados troglomorfismos (Christiansen 1962); os troglófilos conseguem estabelecer populações tanto no ambiente hipógeo quanto no meio epígeo; os troglóxenos habitam o meio hipógeo, contudo retornam frequentemente ao meio epígeo para completar seu ciclo de vida (Barr e Holsinger 1985).

A ausência permanente de luz é uma das características mais importantes do ambiente subterrâneo, pois impossibilita a orientação visual e acarreta a perda de sincronizadores de atividades fisiológicas e comportamentais dependentes de informações luminosas (Cullingford 1962). Desse modo, diversas espécies hipógeas e epígeas passaram a ser estudadas em relação ao seu comportamento de reação à luz, que pode variar desde uma resposta fotonegativa (aversão à luz, fotofobia) até uma resposta fotopositiva (atração à luz), sendo que os cavernícolas fotonegativos quase sempre possuem parentes epígeos também fotonegativos (Parzefall 1986). Segundo Langecker (1992), a resposta fotonegativa apresentada por essas espécies epígeas poderia ser correlacionada à utilização do ambiente subterrâneo como extensão de seu habitat, de modo que as populações com essa característica podem naturalmente se estabelecer nesses ambientes.

A ausência permanente de luz é uma das características mais importantes do ambiente subterrâneo, pois impossibilita a orientação visual e acarreta a perda de

sincronizadores de atividades fisiológicas e comportamentais dependentes de informações luminosas (Cullingford 1962). Desse modo, diversas espécies hipógeas e epígeas passaram a ser estudadas em relação ao seu comportamento de reação à luz, que pode variar de uma resposta fotonegativa (evitando luz, fotofobia) a uma resposta fotopositiva (atração à luz) ou mesmo indiferença à luz (eg. Park et al. 1941; Trajano and Souza 1994; Moracchioli 1994; Trajano and Gerhard 1997; Bichuette and Trajano 1999; Bessa and Trajano 2001; Bichuette 2003; Borowsky 2011; Rantin and Bichuette 2013; Fišer et al. 2016).

Os diplópodes, popularmente conhecidos como piolhos-de-cobra, são animais detritívoros, de hábito noturno, criptobióticos, hidrófilos e frequentemente encontrados sob rochas e matéria orgânica em decomposição (Hopkin e Read 1992; Golovatch e Kime 2009). Tais estados de caráter favorecem a colonização do ambiente subterrâneo por esses organismos. Dessa forma, várias espécies de diplópodes habitam esse ambiente, em sua maioria pertencentes às ordens Polydesmida Leach, 1815 e Spirostreptida Brandt, 1833 (Trajano et al. 2000).

Para diplópodes há apenas estudos de reação à luz com espécies epígeas das ordens Julida, Polydesmida e Spirostreptida (Cloudsley-Thompson 1951, Toye 1966, McKillup 1988) em que a maioria dos diplópodes apresentou comportamento fotonegativo. Para as espécies cegas *Blaniulus guttulatus* Bosc 1792 (Julida) e *Oxidus* (= *Paradesmus*) *gracilis* Koch 1847 (Polydesmida), a percepção da luz é feita por meio de fotorreceptores dérmicos (Cloudsley-Thompson 1951). Não há estudos comportamentais com diplópodes *Pseudonannolene*, entretanto estudos feitos com outras espécies da ordem Spirostreptida como, por exemplo, a espécie epígea *Spirostreptus assiniensis* Attems 1914 mostrou comportamento consideravelmente fotonegativo (Toye 1966).

Os Spirostreptida frequentemente encontrados no ambiente subterrâneo pertencem majoritariamente ao gênero *Pseudonannolene* Silvestri 1895 (Pseudonannolenidae Silvestri 1895), são tipicamente neotropicais (Schubart 1944; Mauriès, 1987; Iniesta e Ferreira 2014) e em sua maioria são considerados troglófilos (Trajano 1987). Das 56 espécies descritas, 24 ocorrem em cavernas e três são consideradas troglóbias (Iniesta e Ferreira, 2014; Enghoff et al. 2015). Essa discrepância entre o número de espécies troglófilas e troglóbias mostra que o troglobitismo pode ser raro para este gênero.

São consideradas troglóbias: *P. spelaea* Iniesta e Ferreira 2013, do Estado do Pará, *P. ambuatinga* Iniesta e Ferreira 2014 e *P. lundi* Iniesta e Ferreira 2015, ambas do Estado de Minas Gerais. Essas espécies apresentam despigmentação melânica, redução no número de ocelos e diminuição no tamanho do corpo (características consideradas troglomórficas para o grupo) em comparação com as espécies não-troglóbias (Iniesta e Ferreira 2015). Além disso, *P. spelaea* e *P. ambuatinga* estão na lista de espécies ameaçadas de extinção nas categorias Criticamente em Perigo (CR) e Em Perigo (EN), respectivamente (MMA nº 444 de 2014) o que demonstra que o grupo embora pouco conhecido, se encontra ameaçado de extinção.

No presente estudo foi analisado o comportamento fototático de diplópodes *Pseudonannolene* troglóbios, troglófilos e epígeos, e relacionado as respostas às diferentes intensidades luminosas com a morfologia que denota troglomorfismos. Para tal, elencamos as seguintes perguntas:

1. Os diplópodes do gênero *Pseudonannolene* são fotonegativos para diferentes intensidades luminosas (150 lux, 500 lux e 1000 lux)?
2. Há uma tendência a um comportamento fotonegativo de acordo com o aumento da intensidade luminosa (150 lux, 500 lux e 1000 lux)?
3. A reação à luz está relacionada aos padrões de pigmentação melânica e olhos?

Deste modo, o presente estudo é pioneiro e visa contribuir para o conhecimento e compreensão da biologia comportamental de diplópodes *Pseudonannolene* epígeos e hipógeos.

## **Material e Métodos**

### **Área de Estudo (Fig. 1)**

No total, 70 morfoespécies de *Pseudonannolene* foram capturados para os testes. As capturas ocorreram em cavernas e no ambiente epígeo nos estados da Bahia (nordeste do Brasil), Goiás (Brasil central) and São Paulo (sudeste do Brasil) (Tabela 1, Fig 2 a-h).

Tabela 1. Regiões com detalhes das localidades onde as morfoespécies de *Pseudonannolene* foram coletadas.

<b>Caverna</b>	<b>Estado</b>	<b>Município</b>	<b>Região</b>	<b>Fitofisionomia</b>	<b>Clima (<i>sensu</i> Alvares et al. 2013)</b>	<b>Litologia e Grupo geomorfológico</b>
Bem Bom	Bahia	Carinhanha	Serra do Ramalho	Caatinga intercalado com Cerrado	Tropical (Aw) com verão chuvoso e invernos secos	Calcário (Grupo Bambuí)
Toca da Candeia	Bahia	Central	Irecê	Caatinga	Semi-árido (BSh), com verão úmido e inverno seco	Calcário (Grupo Una)
Rio dos Pombos, Lava Pé e Canal da Fumaça	Bahia	Andaraí (Povoado de Igatu)	Chapada Diamantina	Cerrado (“campos rupestres”) e remanescentes de floresta tropical	Tropical semi-úmido (Aw), verão úmido e inverno seco	Arenito e quartzito (Chapada Diamantina)
Angélica, São Vicente II, São Bernardo II e Terra Ronca	Goiás	São Domingos	Nordeste de Goiás	Cerrado interposto por vegetação xerófila	Tropical (Aw) com verão chuvoso e invernos secos	Calcário (Grupo Bambuí)
Olho de Cabra e Cinco Bocas	São Paulo	Altinópolis	Serra Geral	Floresta semidecidual e Cerrado	Tropical (Aw) com verão chuvoso e invernos secos	Arenito (Formação Botucatu)
Ambiente Epígeo	São Paulo	Analândia	Cuestas do Corumbataí	Remanescentes de Floresta semidecidual e Cerrado	Tropical (Aw) com verão chuvoso e invernos secos	Arenito (Formação Botucatu)

## **Manutenção dos espécimes vivos em laboratório**

Após capturados, os espécimes foram acondicionados em recipientes plásticos e mantidos em caixas térmicas para que a temperatura se mantivesse estável até a chegada ao laboratório. Os 70 exemplares foram mantidos em recipientes plásticos atóxicos, com a tampa com furos diminutos para a passagem de ar. Uma camada com cerca de 2 cm de substrato trazido do ambiente de cada táxon estudado foi colocada no fundo do recipiente, junto com folhas e fragmentos de galhos para estabelecer microhabitats. Quando não foi possível trazer o substrato da localidade de origem, utilizou-se terra ou areia autoclavadas.

O substrato foi mantido úmido, com verificações diárias, e os animais alimentados uma vez por semana com ração para peixes ornamentais de fundo, composta principalmente por proteína texturizada de soja. Os terrários foram mantidos em uma sala escura, com temperatura em torno de 24°C e umidade relativa de 60%, simulando as condições dos ambientes subterrâneos.

## **Testes de Reação a Luz**

Os testes foram feitos pelo método de câmara de escolha, o qual consiste em um terrário com um setor escuro e um iluminado onde os indivíduos são inseridos e observados em relação à preferência pelo claro ou pelo escuro (Park et al. 1941). Para este estudo, os espécimes foram colocados em um terrário com dimensões 20 x 14 x 30 cm de altura, largura e comprimento respectivamente. O setor escuro foi coberto por folhas de EVA (Etil, Vinil e Acetato) na cor preta, apenas com uma pequena abertura para a passagem dos animais. Essas folhas foram encapadas com um plástico liso para que os diplópodes não conseguissem subir e escapar do terrário (Fig. 3). Foi utilizada luz fria (para que a temperatura da lâmpada não interferisse no experimento), nas intensidades luminosas de 150 lux (correspondente à intensidade de luz na penumbra), 500 lux (correspondente à intensidade de um dia nublado) e 1000 lux (correspondente à intensidade de um dia ensolarado) medidas com o auxílio da função luxímetro de um termohigrômetro.

Os experimentos foram realizados durante o período de janeiro a agosto de 2016, duas vezes na semana. Os espécimes foram alimentados um dia após os experimentos. O controle ocorreu ao longo de 20 minutos com o terrário completamente iluminado de

acordo com a intensidade de cada teste, para observar se havia preferência por algum setor deste. Após essa etapa, a aclimação foi feita durante 40 minutos em que um setor da câmara foi fechado e a luz apagada até o início do teste.

Cada teste durou 620 minutos (12 horas) dos quais 240 minutos (4 horas) correspondem à soma dos períodos de observações, os quais foram divididos em 20 minutos a cada hora, de forma que o número de indivíduos no setor claro e escuro foi contado a cada minuto de observação. O número de espécimes colocados em cada teste variou de 3 a 15 (Tabela 2), pois observações feitas *a priori* mostraram que os indivíduos não apresentavam comportamento agonístico (componentes de agressão e submissão), nem de interação entre jovens e adultos. Foram testadas quatro morfoespécies troglóbias, duas troglófilas, uma epígea e uma apenas de indivíduos jovens (*Pseudonannolene* “Toca da Candeia”), os quais não foram categorizados conforme a classificação de Schiner-Racovitza.

Tabela 2. Táxons, classificação ecológico- evolutiva e número de indivíduos testados em cada intensidade luminosa.

Táxon	Classificação de Schiner-Racovitza	Faixa Etária	150 lux	500 lux	1000 lux
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Bem Bom”	Tb	Ad e Jv	7	7	7
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Toca da Candeia”	-	Jv	9	9	9
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Caverna Angélica”	Tb	Ad	6	6	6
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Bernardo II”	Tb	Ad	3	3	3
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Vicente II”	Tb	Ad	5	7	8*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Terra Ronca”	Tf	Ad	3	4	4*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Altinópolis”	Tf	Ad	12	12	12
<i>Pseudonannolene</i> “Epígeo”	Ep	Ad e Jv	15	15	15
<i>Pseudonannolene</i> “Igatu”	Tf	Ad e Jv	6	6	6

Tb = Troglóbio, Tf= Troglófilo, Ep = Epígeo. Faixa etária: Ad= adulto, Jv= jovem. \* Número de indivíduos testados em cada intensidade luminosa foi diferente devido à morte de algum espécime.

## Análise Morfológica

As espécies foram morfotipadas de acordo com os principais caracteres de utilidade taxonômica: o gonopódio (Fig. 4) que consiste nas pernas oito e/ou nove modificadas para auxílio na transferência de esperma (Golovatch e Kime 2009) e o primeiro par de pernas do macho (Fig. 5) que difere das demais pernas pela modificação

do pré-femur que pode apresentar o processo pré-femural. Este carácter secundário somado às características do gonopódio permitem a caracterização da espécie (Fontanetti 2002).

A coloração dos espécimes foi avaliada enquanto os indivíduos estavam vivos. Para o estudo de outros caracteres morfológicos (comprimento, largura, área ocular e contagem de omatídeos) e tomada de fotografias, os espécimes foram fixados em álcool 50%. As fotografias foram feitas com 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 v3.7). A partir destas imagens e medidas, foram feitas médias dos dados de comprimento, largura e área ocular do lado esquerdo da cabeça de cada táxon. A pigmentação melânica foi ranqueada da seguinte maneira: 1= amarelo claro (despigmentado), 2= amarelo, 3= marrom com a cabeça mais clara, 4= marrom avermelhado, 4.5= cinza e 5= marrom escuro (Fig. 6).

### **Análise Estatística**

Os dados obtidos a partir do teste de reação à luz foram tabelados da seguinte maneira: as colunas correspondem ao número de indivíduos no setor claro, escuro e número total de indivíduos testados por 240 minutos (cada observação de 20 minutos é uma réplica), isto foi feito para cada táxon para às três intensidades luminosas testadas e plotados em gráficos de caixas. A partir dessa tabela os dados foram analisados com o teste não paramétrico de Kruskal – Wallis (1952) para verificar se há diferença significativa entre o número de indivíduos nos setores claro e escuro para cada intensidade luminosa (150, 500 e 1000 lux).

O mesmo teste foi aplicado para os números de indivíduos nos setores claros entre as intensidades luminosas e as comparações foram feitas a partir do teste de Dunn (*post hoc* do teste de Kruskal-Wallis). Os dados provenientes dessa segunda análise foram plotados em gráficos com linha de tendência para averiguar se há uma tendência à fotofobia com o aumento da intensidade luminosa.

Os resultados da análise morfológica foram correlacionados, por meio do teste de Correlação Linear (Pearson) e Análise de Regressão Linear Múltipla, com os testes na câmara de escolhas a 1000 lux para averiguar se a reação à luz está relacionada aos

padrões de número de omatídeos, área ocular e pigmentação melânica. Todos os testes foram feitos no software Bioestat versão 5.3.

## Resultados

Observa-se padrões distintos de pigmentação melânica e olhos que denotam um possível isolamento nas cavernas. Todos os táxons foram significativamente fotofóbicos para todas as intensidades luminosas como mostra a Figura 7. A Tabela 3 mostra os resultados do teste de Kruskal-Wallis para cada intensidade luminosa, entre o número de indivíduos nos setores claro e escuro. A fotofobia atenuada apareceu apenas no táxon *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom” (a 150 lux, Fig. 7 a), *Pseudonannolene* sp. “Toca da Candeia” (a 1000 lux Fig. 7 b) e *Pseudonannolene* sp. “Epígeo” (a 150 lux Fig. 7 g) corroborando os resultados da Figura 7. Para *Pseudonannolene* sp. “Igatu” o gráfico de caixa não mostra a variação central pois quase não houve variação nos setores claro e escuro, ou seja, a maior parte do tempo o setor claro permaneceu vazio e o escuro com todos os indivíduos exceto por alguns outliers, um indivíduo ou dois que foram para o setor claro por pouco tempo (Fig. 7 i).

Tabela 3. Resultados dos testes de Kruskal-Wallis para os setores claro e escuro nas intensidades luminosas de 150, 500 e 1000 lux. Todos os testes foram significativos para o setor escuro.

Taxóns	gl	150lux	P	500 lux	P	1000 lux	p	N
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Bem Bom”	1	13.3	<0.0001	369.9	<0.0001	379.1	<0.0001	84
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Toca da Candeia”	1	339.9	<0.0001	303.4	<0.0001	30.1	<0.0001	108
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Caverna Angélica”	1	373.5	<0.0001	404.9	<0.0001	394.7	<0.0001	72
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Bernardo II”	1	409.1	<0.0001	410.5	<0.0001	383.3	<0.0001	36**
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Vicente II”	1	375.3	<0.0001	377.1	<0.0001	380.1	<0.0001	96*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Terra Ronca II”	1	410.5	<0.0001	392.8	<0.0001	379.4	<0.0001	48*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Altinópolis”	1	391.1	<0.0001	374.4	<0.0001	388.4	<0.0001	144
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Epígeo”	1	45.2	<0.0001	369.2	<0.0001	366.1	<0.0001	180
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Igatu”	1	407.7	<0.0001	409.1	<0.0001	388.2	<0.0001	72

\* Táxons com N diferente em cada teste: *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca II” (150lux: N= 36; 500 e 1000lux: N=48) e *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II” (150lux: N= 60; 500lux: N=84; 1000 lux: N=96). \*\*Táxons com N pequeno. Em vermelho os táxons que apresentaram atenuação na fotofobia. N total= indivíduos em cada teste multiplicado pelo número de observações (réplicas).

A Tabela 4 mostra os resultados do teste de Kruskal-Wallis, para o número de indivíduos no setor claro em todas as intensidades luminosas e, além das comparações



feitas a partir do teste de Dunn para verificar a diferença no número de indivíduos no setor claro entre as intensidades luminosas.

Paras os táxons *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom”, *Pseudonannolene* sp. “Caverna Angélica” e *Pseudonannolene* sp. “Epígeo” à 150 lux a fotofobia foi mais atenuada, ou seja, maior número de indivíduos no setor claro quando comparado às demais intensidades. Logo, há uma tendência à fotofobia diante do aumento da intensidade luminosa (Fig. 8 a, c, e).

Para os táxons *Pseudonannolene* sp. “Toca da Candeia”, *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II”, *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II” *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca” e *Pseudonannolene* sp. “Igatu” à 1000 lux a fotofobia foi mais atenuada, ou seja, maior número de indivíduos no setor claro quando comparado às demais intensidades. Logo não há uma tendência à fotofobia diante do aumento da intensidade luminosa (Fig. 8 b, d, f, g, i), mas sim uma tendência inversa em que a fotofobia é atenuada com o aumento da intensidade luminosa.

Para o táxon *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis” a fotofobia foi semelhante para todas as intensidades luminosas, ou seja, não há uma tendência à fotofobia diante ao aumento da intensidade luminosa (Fig. 8 h). Logo, esta espécie é fotofóbica em qualquer intensidade luminosa.

Tabela 4. Resultado dos Testes de Kruskal-Wallis para o setor iluminado em todas as intensidades luminosas e a Comparação por meio do Teste de Dunn. ns: comparação não significativa.

Táxons	H	P	Df	150 X 500	150 X 1000	500 X 1000	N
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Bem Bom”	443.1	<0.0001	2	p<0.05	p<0.05	ns	84
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Toca da Candeia”	166.2	<0.0001	2	ns	p<0.05	p<0.05	108
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Caverna Angélica”	189.4	<0.0001	2	p<0.05	p<0.05	ns	84
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Bernardo II”	16.1	0.0003	2	ns	p<0.05	p<0.05	36**
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Vicente II”	312.7	<0.0001	2	p<0.05	p<0.05	p<0.05	96*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Terra Ronca II”	12.3	0.002	2	ns	p<0.05	ns	48*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Altinópolis”	24.4	<0.0001	2	p<0.05	Ns	p<0.05	144
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Epígeo”	490.9	<0.0001	2	p<0.05	p<0.05	p<0.05	180
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Igatu”	10.5	0.0050	2	ns	p<0.05	p<0.05	72

\* Táxons com N diferente em cada teste: *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca II” (150lux: N= 36; 500 e 1000lux: N=48) e *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II” (150lux: N= 60; 500lux: N=84; 1000 lux: N=96) \*\*Táxons com N pequeno. Em vermelho os táxons que apresentaram atenuação na fotofobia. N total= indivíduos em cada teste multiplicado pelo número de observações (réplicas).

Os táxons estudados apresentam variação nas características morfológicas de olhos e pigmentação melânica como demonstrado nas figuras 6, 9 e 10. Para o táxon *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom” (Fig. 9a) os indivíduos são adultos e jovens com pigmentação melânica marrom e cabeça, collum e primeiros segmentos do tronco com pigmentação marrom mais clara; apresentam em média 20 omatídeos agrupados de forma oval (irregular). *Pseudonannolene* sp. “Toca da Candeia” (Fig. 9b) são indivíduos jovens com pigmentação melânica marrom e cabeça marrom mais clara; apresentam em média 5 a 6 omatídeos agrupados de forma triangular. *Pseudonannolene* sp. “Caverna Angélica” (Fig. 9c) são indivíduos adultos com pigmentação melânica homogênea amarelo claro ou amarelo; apresentam em média 16 omatídeos agrupados de forma oval. *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II” (Fig. 9d) são indivíduos adultos com pigmentação melânica homogênea amarela; apresentam em média 24 omatídeos agrupados de forma triangular (arredondado). *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II” (Fig. 9e) são indivíduos adultos com pigmentação melânica homogênea amarelo claro ou amarelo; apresentam em média 30 omatídeos agrupados de forma oval.

Já para o taxón *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca” (Fig. 9f) os indivíduos são adultos com pigmentação melânica homogênea marrom avermelhado; apresentam em média 26 omatídeos agrupados de forma oval (irregular); *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis” (Fig. 9g) são indivíduos adultos com pigmentação melânica homogênea marrom escuro; apresentam em média 37 omatídeos agrupados de forma irregular. *Pseudonannolene* sp. “Epígeo” (Fig. 9h) são indivíduos adultos e jovens com pigmentação melânica homogênea marrom escuro; apresentam em média 30 omatídeos agrupados de forma oval. *Pseudonannolene* sp. “Igatu” (Fig. 9i) são indivíduos adultos e jovens com pigmentação melânica homogênea cinza; apresentam em média 21 omatídeos agrupados de forma oval.

Tabela 5. Médias das medidas de comprimento, largura, área ocular e pigmentação

<b>Táxon</b>	<b>ND</b>	<b>NE</b>	<b>CD</b>	<b>CE</b>	<b>LD</b>	<b>LE</b>	<b>AD</b>	<b>AE</b>	<b>PM</b>	<b>Tb/Tf/Ep</b>
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Bem Bom”	21.3	20.3	0.498	0.468	0.318	0.306	0.102	0.106	3	Tb
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Toca da Candeia”	4.6	5.6	0.256	0.216	0.151	0.167	0.03	0.028	3	-
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Caverna Angélica”	15.8	16	0.419	0.414	0.261	0.236	0.079	0.08	1.5	Tb
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Bernardo II”	27.3	24.5	0.472	0.42	0.314	0.298	0.092	0.106	2	Tb

Táxon	ND	NE	CD	CE	LD	LE	AD	AE	PM	Tb/Tf/Ep
<i>Pseudonannolene</i> sp. "São Vicente II"	29.5	30.6	0.466	0.524	0.35	0.333	0.127	0.134	1.5	Tb
<i>Pseudonannolene</i> sp. "Terra Ronca II"	31	26.7	0.529	0.47	0.314	0.26	0.147	0.094	4	Tf
<i>Pseudonannolene</i> sp. "Altinópolis"	39.57	37.22	0.638	0.583	0.399	0.34	0.157	0.152	5	Tf
<i>Pseudonannolene</i> sp. "Epígeo"	29.83	30.83	0.445	0.469	0.321	0.308	0.127	0.131	5	Ep
<i>Pseudonannolene</i> sp. "Igatu"	20.6	21.3	0.647	0.594	0.389	0.395	0.191	0.181	4.5	Tf

Número de Omatídeos Direito (ND), Número de Omatídeos Esquerdo (NE), Comprimento Direito (CD), Comprimento Esquerdo (CE), Largura Direita (LD), Largura Esquerda (LE), Área Direita (AD), Área Esquerda (AE), Pigmentação Melânica (PM), em que 1= amarelo claro (despigmentado), 1.5= indivíduos amarelo claro e amarelo, 2= amarelo, 3= marrom com a cabeça mais clara, 4= marrom avermelhado, 4.5= cinza e 5= marrom escuro.

O teste de Correlação Linear (Pearson) foi feito a partir dos dados da Tabela 5 e observou-se uma correlação negativa e significativa comparando-se a fotofobia e o número de omatídeos ( $r = -0.72$ ,  $p = 0.026$ ) e fotofobia e a área ocular ( $r = -0.71$ ,  $p = 0.03$ ). Já considerando-se fotofobia e pigmentação melânica não se observou correlação ( $r = -0.07$ ,  $p = 0.850$ ). O resultado da Análise de Regressão Linear Múltipla demonstrou que as variáveis número de omatídeos, área ocular e pigmentação melânica não explicam a fotofobia observada nos táxons estudados ( $R^2 = 0.657$ ;  $F = 3.201$ ;  $p = 0.121$ ).

## Discussão

No presente estudo tanto as espécies epígeas quanto as hipógeas apresentaram comportamento fotonegativo em todas as intensidades luminosas testadas (150, 500 e 1000 lux), logo, este caráter pode ser considerado plesiomórfico para o grupo, mantido nos táxons de *Pseudonannolene* que colonizaram o ambiente subterrâneo. Isso, possivelmente, deve-se ao fato de que os diplópodes são um grupo conservativo (Causey 1960) o que também explica o raro troglobitismo para o grupo. Assim, torna-se essencial a coleta de espécimes no entorno da caverna para a comparação com as espécies coletadas dentro e para que se possa inferir de troglomorismos clássicos e não convencionais e a relação destes com o isolamento nas cavernas (Trajano et al., 2012).

Quando a resposta à luz observada em cada espécie foi comparada entre as intensidades luminosas era esperado que estas apresentassem um aumento da fotofobia com o aumento da intensidade luminosa já que alguns autores consideram, os diplópodes fotonegativos e muito sensíveis a luz (Cloudsley-Thompson 1951, Barlow

1957, Toye 1966). Isso foi corroborado para os táxons de *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom”, *Pseudonannolene* sp. “Caverna Angélica” e *Pseudonannolene* sp. “Epígeo”. Entretanto um padrão inverso foi observado para os táxons de *Pseudonannolene* sp. “Toca da Candeia”, *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II”, *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II”, *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca” e *Pseudonannolene* sp. “Igatu” em que a resposta fotonegativa foi atenuada com o aumento da intensidade luminosa. Tal fato demonstra um mosaico de respostas à luz entre os indivíduos e os táxons. Isso pode ocorrer devido à diferença na faixa etária e no número de omatídeos, os quais variam nem um mesmo táxon e no mesmo indivíduo (Müller e Sombke 2015), o que é corroborado pelas medidas de número de omatídeos, comprimento, largura e área ocular nos lados direito e esquerdo da cabeça dos indivíduos, conforme mostra a Tabela 4 e a Figura 10. Os resultados da análise morfológica mostram que a resposta a luz está correlacionada negativamente ao número de omatídeos e área ocular, ou seja, quanto maior a área e o número de omatídeos mais negativa foi a resposta a luz (fotonegativo).

Há pouca informação na literatura sobre a pigmentação melânica em diplópodes (Hopkin e Read 1992, Makarov 2015). No presente estudo aparentemente a pigmentação melânica não está associada ao comportamento fotonegativo, diferente do encontrados em outros estudos feitos para fauna cavernícola em geral. Por exemplo, em um estudo com peixes Rantin e Bichuette (2013) encontraram uma resposta fotonegativa para o peixe troglóbio *Glaphyropoma spinosum* Bichuette, Pinna e Trajano, 2008 que apresenta redução na pigmentação melânica, tamanho de corpo e olhos. A espécie troglóbia *Copionodon* sp. n. que apresenta variabilidade para olhos e pigmentação melânica teve uma resposta fotonegativa em baixas luminosidades. Já a espécie epígea *C. pecten* Pinna, 1992, que apresenta pigmentação melânica e olhos homogêneos mostrou indiferença a luz. Em outro estudo com os peixes troglóbios *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 e *A. formoso* Sabino e Trajano, 1992 o comportamento fototático foi reduzido ou ausente em populações que apresentam olhos reduzidos devido à diminuição da sensibilidade a luz ou a uma regressão comportamental fixada (Bessa e Trajano 2001).

No estudo com populações do peixe troglóbio *Pimmelodela kronei* Miranda Ribeiro, 1907 e *Tricomycerus itacarambiensis* Trajano e Pinna, 1996 a população semi-pigmentada de *P. kronei* apresentou comportamento fotonegativo atenuado enquanto a população despigmentada de *P. kronei* tendeu a ser fotopositivo. Já os indivíduos albinos de *T. itacarambiensis* foram mais fotonegativos que os pigmentados

(Trajano e Gehard 1997). Isso porque peixes são capazes de reagir a luz pela pele (fotorrecepção extraocular) o que pode fazer com que a pigmentação melânica mude, além dos fotorreceptores pineais que não são totalmente regredidos na população e podem estar envolvidos na percepção de luz (Trajano e Gehard 1997).

Para diplópodes, apenas espécies com ausência de olhos apresentaram fotorreceptores no tegumento (Cloudsley-Thompson 1951). Para Polydesmida algumas espécies apresentam fotorreceptores na extremidade da antena (Fuhrmann 1922 *apud* Cloudsley-Thompson 1951). Assim, provavelmente a não correlação entre a reação a luz e a pigmentação melânica deve-se à ausência de fotorreceptores tegumentares, pois não há registros de fotorreceptores no tegumento dos diplópodes *Pseudonannolene*. Estas observações demonstram a necessidade de estudos detalhados do tegumento destes animais para entendimento da função deste como possível receptor de luz

Em conclusão, respondendo às perguntas propostas, foi observado no presente estudo que os táxons de diplópodes estudados são fotofóbicos em todas as intensidades luminosas estudadas, e a fotofobia pode ser considerada um caráter plesiomórfico para o grupo; as variações morfológicas observadas intra e interespecíficas demonstram que a fotofobia está relacionada aparentemente aos padrões de olhos (número de omatídeos e área ocular) diferindo do encontrado para outras espécies cavernícolas estudadas. Isto é indicativo indireto de que o tegumento nos *Pseudonannolene* não está relacionado a percepção de luz como observado em alguns outros grupos de diplópodes.

### **Agradecimentos**

Agradecemos a Abel Pérez González, Bruno G. O. Monte, Caio Pires, Diego M. von Schimonsky, Jonas E. Gallão pela coleta do material estudado, a Ramiro H. dos Santos e Fabiano pelo auxílio em campo; à Camile S. Fernandes, Tamires Zepon e Diego M. von Schimonsky pelas leituras e sugestões no preparo do manuscrito; a Carmem Fontanetti, Amazonas Chagas-Jr e Marcelo Adorna Fernandes, pela leitura, sugestões e correções ao trabalho; A Angélica Maria Penteado 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 de uso do Estereomicroscópio; a Luciana B. R. Fernandes, pelas fotos obtidas por meio do estereomicroscópio; a Rodrigo V. Mello pela edição e montagem das pranchas; a Diego M. von Schimonsky pela confecção do mapa utilizado; a Bianca Rantin pelo auxílio

com a tradução do manuscrito; a International Paper (Rafael Silva e Miguel Magela) pela liberação do acesso as cavernas de sua propriedade. Ao ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação à Biodiversidade) pela licença de coleta concedida (28992-7), ao PPG-ERN (Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais – UFSCar) pela infra-estrutura, CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela bolsa de mestrado (nº 132457/2015-6) e pelo financiamento parcial (303715/2011-1) a MEB e a FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pelo financiamento parcial (2010/08459-4 e 2008/05678-7) a MEB.

### Referências bibliográficas

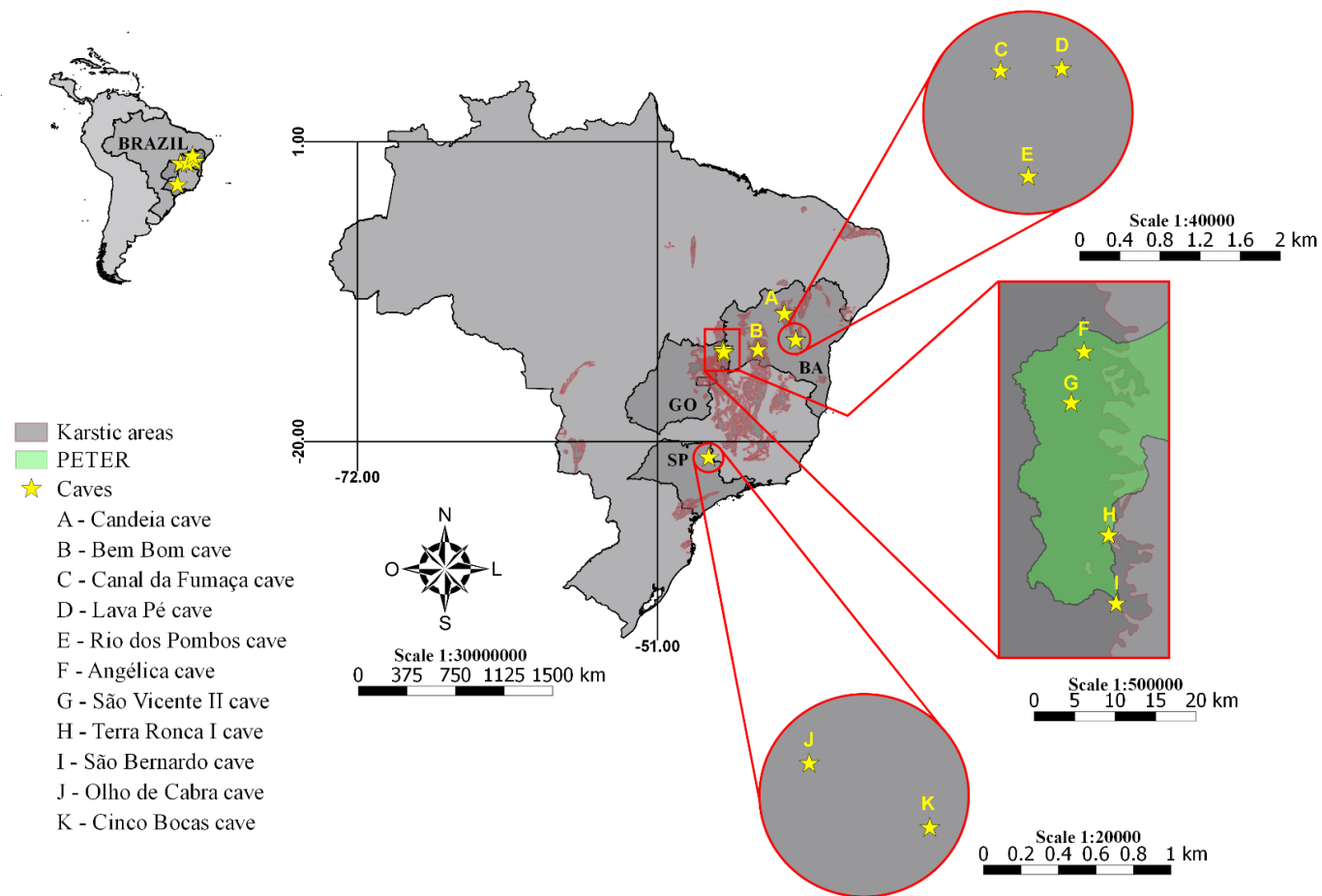
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes G, Leonardo J, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22:711-728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Ayres, M (2007). *BioEstat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Mamirauá.
- Barlow CA (1957) A factorial analysis of distribution in three species of diplopods. *Tijdschrift voor Entomologie* 100: 349-426.
- Barr TC, Holsinger JR (1985) Speciation in Cave Faunas. *Annu Rev Ecol Syst* 16:313-337
- Bessa E, Trajano E (2001) Light reaction and cryptobiotic habits in armoured catfishes, genus *Ancistrus*, from caves in Central and Northwest Brazil (Siluriformes: Loricariidae). *Mémoires de biospéologie* 28:29-37
- Bichuette ME (2003) Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gênero *Ituglanis* (Siluriformes:Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás. Tese (Doutorado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo
- Bichuette M, Trajano E (1999) Light reaction, spontaneous and feeding behaviour in epigeal and cave *Potamolithus* species from upper Ribeira Valley, Southeastern Brazil (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae) - 26:1-6
- Brasil (2014). Ministério do Meio Ambiente Portaria nº 444 de 17 de Dezembro de 2014. *Diário Oficial da União, Seção 1*, 245: 121 – 126

- Borowsky B (2011) Responses to light in two eyeless cave dwelling amphipods (*Niphargus ictus* and *Niphargus frassianus*). *J Crustacean Biol* 31:613-616. doi: 10.1651/10-3450.1
- Causey N (1960) Speciation in North American Cave Millipedes. 1960 *The American Midland Naturalist* 64:116-122. Doi: 10.2307/2422896
- Christiansen K (1962) Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca* 2:76-78
- Cloudsley- Thompson J (1951) On the responses to environmental stimuli, and the sensory physiology of Millipedes (Diplopoda). In: *Proceedings of the Zoological Society of London*. vol 2. Wiley Online Library, pp 253-277. doi: 10.1111/j.1096-3642.1951.tb00795.x
- Cullingford CHD (1962) Cave fauna and flora. In: *British Caving, an introduction to speleology*, 2 ed London:Routledge and Kegan Paul, pp. 347-389.
- Culver DC (1982) *Cave life: evolution and ecology*. Harvard University Press, Cambridge
- Enghoff H, Golovatch S, Short M, Stoev P, Wesener T (2015) Diplopoda—taxonomic overview. In: Minelli A (ed) *The Myriapoda, Volume 2*. Brill, pp 363-453. doi: 10.1163/9789004188273\_017
- Fišer Ž, Novak L, Luštrik R, Fišer C (2016) Light triggers habitat choice of eyeless subterranean but not of eyed surface amphipods. *The Science of Nature* 103:1-12. doi 10.1007/s00114-015-1329-9
- Fontanetti CS (2002) Taxonomic Importance of the Prefemoral Process of the first Pair of Legs in Males of the Genus *Pseudonannolene* (Diplopoda, Siprostreptida). *Folia Biol-Krakow* 50: 199-202
- Fuhrmann H (1922) Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Tracheaten. I. Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden. — *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 119: 1-52.
- Golovatch SI, Kime RD (2009) Millipede (Diplopoda) distributions: a review. *Soil Organisms* 81:565-597
- Hopkin SP, Read HJ (1992) *The biology of millipedes*. Oxford University Press, New York
- Iniesta LFM, Ferreira RL (2014) New species of *Pseudonannolene* Silvestri, 1895 from Brazilian limestone caves with comments on the potential distribution of the

- genus in South America (Spirostreptida: Pseudonannolenidae). *Zootaxa* 3846:361-397. doi: 10.11646/zootaxa.3846.3.3
- Iniesta LFM, Ferreira RL (2015) *Pseudonannolene lundi* n. sp., a new troglobitic millipede from a Brazilian limestone cave (Spirostreptida: Pseudonannolenidae). *Zootaxa* 3949:123-128. doi: 10.11646/zootaxa.3949.1.6
- Kruskal WH, Wallis WA(1952) Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J Am Stat Assoc* 47.260: 583-621
- Langecker T (1992) Light sensitivity of cave vertebrates. Behavioral and morphological aspects. In: Camacho AI (ed) *The natural history of biospeleology*. Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, pp 295-326
- Makarov SE (2015) Diplopoda—integument. In: Minelli A (ed) *The Myriapoda*, Volume 2. Brill, pp 69-99. doi: 10.1163/9789004188273\_004
- Mauriès JP (1987) Cambalides nouveaux et peu connus d'Asie, d'Amérique et d'Océanie. II. Pseudonannolenidae, Choctellidae (Myriapoda, Diplopoda). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 9, 169–199.
- McKillup SC (1988) Behaviour of the millipedes *Ommatoiulus moreletii*, *Ophiulus verruculiger* and *Oncocladosoma castaneum* in response to visible light; an explanation for the invasion of houses by *Ommatoiulus moreletii*. *J Zool* 215: 35-46. doi: 10.1111/j.1469-7998.1988.tb04883.x
- Moracchioli N (1994) Estudo da Biologia de *Aegla* spp. Cavernícolas do Vale do Alto Rio Ribeira, São Paulo (Crustacea: Anomura: Aeglidae). Dissertação (Mestrado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo
- Müller CH, Sombke A (2015) Diplopoda—sense organs. In: Minelli A (ed) *The Myriapoda*, Volume 2. Brill, pp 181-235. doi: 10.1163/9789004188273\_010
- Park O, Roberts T, Harris S (1941) Preliminary analysis of activity of the cave crayfish, *Cambarus pellucidus*. *Am Nat* 154-171
- Parzefall J (1986) Behavioural ecology of cave-dwelling fishes. In: *The Behaviour of teleost fishes*. Springer, pp 433-45. doi: 10.1007/978-1-4684-8261-4\_17
- Rantin B, Bichuette ME (2013) Phototactic behaviour of subterranean Copionodontinae Pinna, 1992 catfishes (Siluriformes, Trichomycteridae) from Chapada Diamantina, central Bahia, northeastern Brazil. *Int J Speleol* 42:7. doi: 10.5038/1827-806X.42.1.7
- Schubart O (1944) Os Diplopodos de Pirassununga. *Acta zool. Lilloana*, 2:321–440.



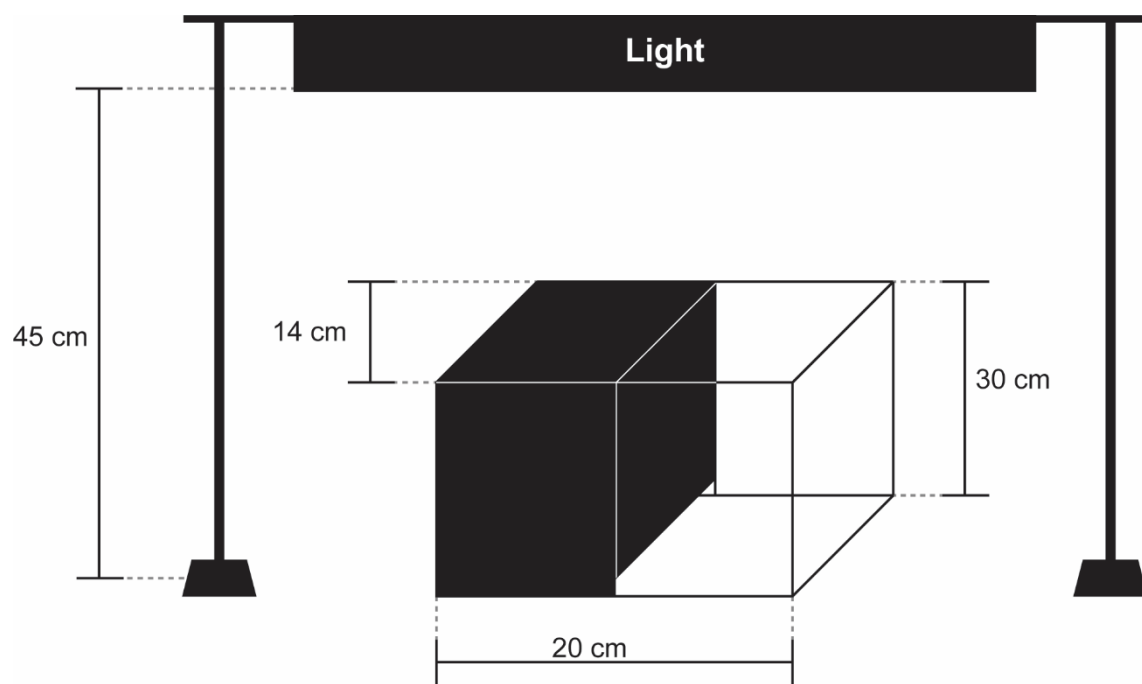
- Toye S (1966) The reactions of three species of Nigerian millipedes (*Spirostreptus assiniensis*, *Oxydesmus* sp., and *Habrodesmus falx*) to light, humidity and temperature. *Entomol Exp Appl* 9:468-483. doi: 10.1111/j.1570-7458.1966.tb01007.x
- Trajano E (1987) Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. *Rev Bras Zool* 3:533-561. doi: 10.1590/S0101-81751986000400004
- Trajano E (1993) A review of biospeleology in Brazil *Bol Soc Venez Espeleol* 27:18-23
- Trajano E, Bichuette ME, Batalha MA (2012) Estudos ambientais em cavernas: os problemas da coleta, da identificação, da inclusão e dos índices. *Espeleo-Tema*:13
- Trajano E, Cobolli M (2012) Evolution of Lineages. In: White WB, Culver DC (ed) *Encyclopedia of caves*, 2<sup>o</sup> ed. Academic Press, Oxford, pp 295-304
- Trajano E, Gerhard P (1997) Light reaction in brazilian cave fishes (Siluriformes: Pimelodidae, Trichomycteridae, Loricaridae) *Mémoires de biospéologie* 24:127-138
- Trajano E, Golovatch S, Geoffroy J, Pinto-da-Rocha R, Fontanetti C (2000) Synopsis of Brazilian cave-dwelling millipedes (Diplopoda). *Papéis Avulsos de Zoologia* 41:259-287
- Trajano E, Souza A (1994) The behavior of *Ancistrus cryptophthalmus*, an armored blind catfish from caves of Central Brazil, with notes on syntopic *Trichomycterus* sp.(Siluriformes, Loricariidae, Trichomycteridae) *Mémoires de Biospéologie* 21:151-159
- Wilkens H (2010) Genes, modules, and the evolution of cave fish. *Heredity*, Edinburgh, v. 105, pp. 413-422. doi:10.1038/hdy.2009.184



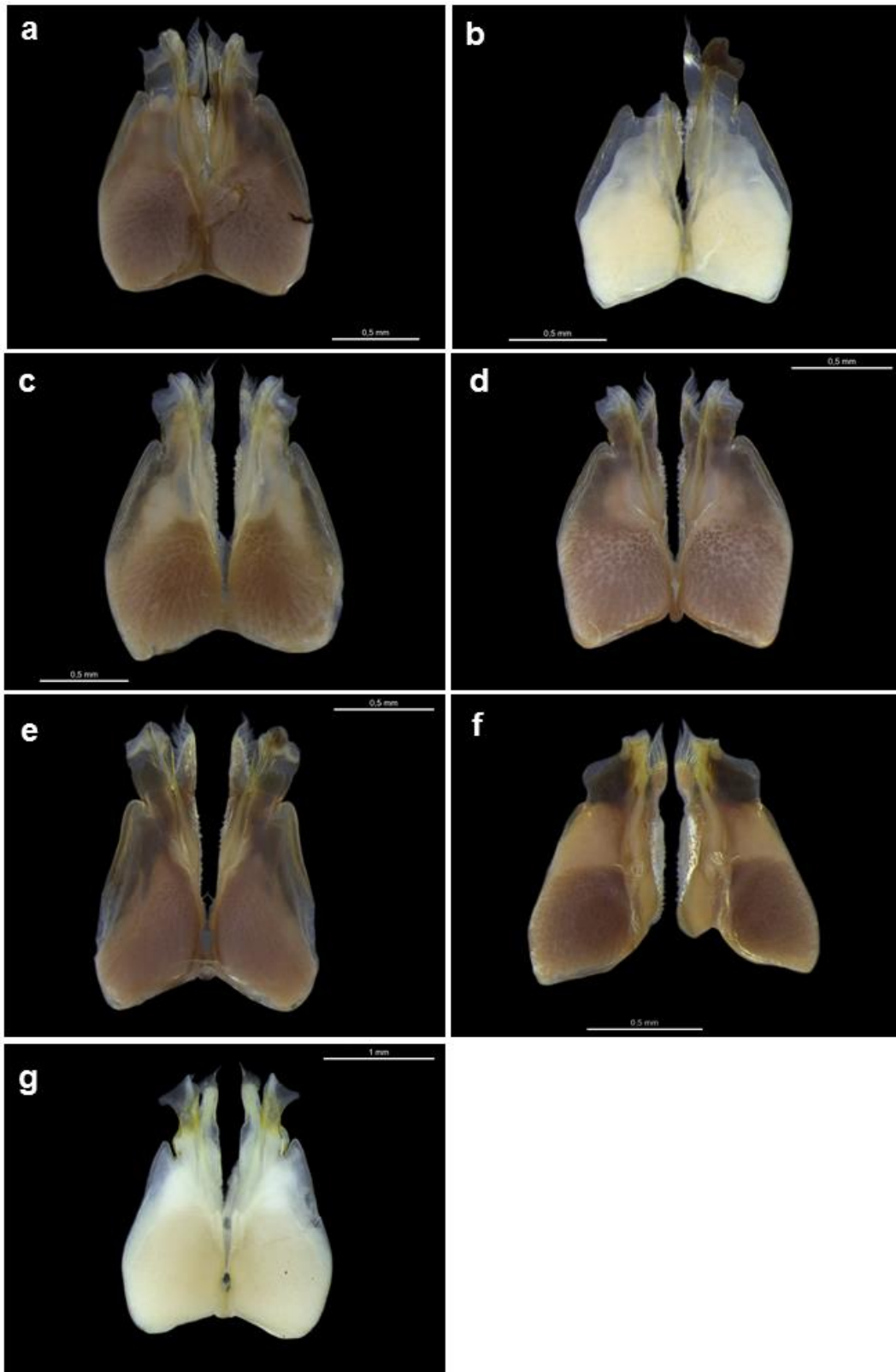
**Fig. 1** Área de estudo. Localidades nas quais os espécimes foram capturados. As estrelas correspondem as cavernas. Em verde, delimitação do Parque Estadual Terra Ronca (PETER). As letras correspondem ao nome das cavernas (listados à esquerda). Mapa: von Schimonsky DM.



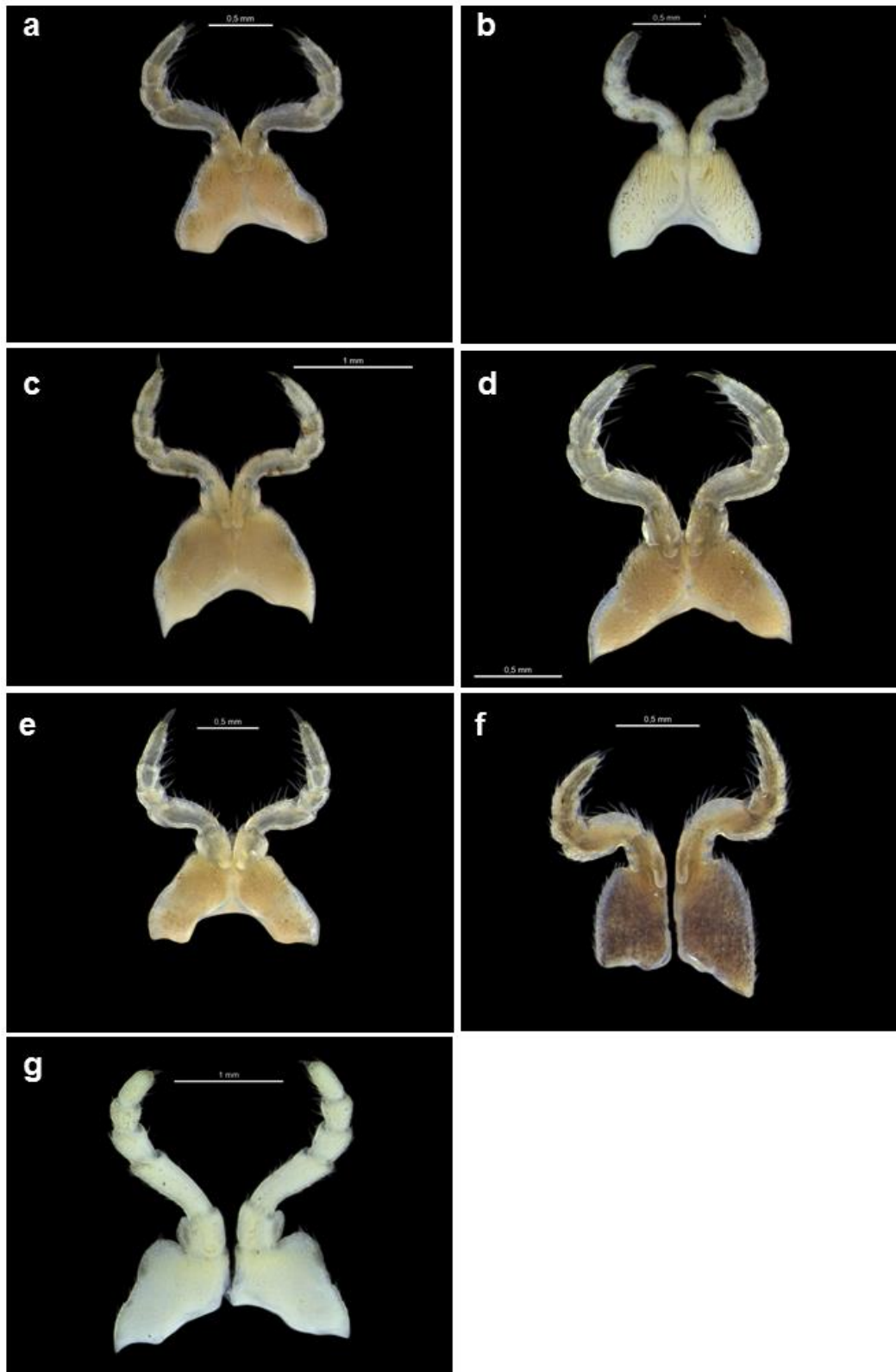
**Fig. 2** Cavernas onde os espécimes foram coletados a. Caverna Angélica, b. Caverna São Vicente II, c. Afloramento de Calcário na Serra do Ramalho, d. Caverna Terra Ronca, e. Caverna Bem Bom, f. Caverna Lava Pé, g. Caverna Olho de Cabra, h. Caverna Cinco Bocas. Fotografias: a. b. c. d. e. Bichuette ME; f. Zepon T; g. h. Gallo JS.



**Fig. 3** Esquema da Câmara de Escolha.



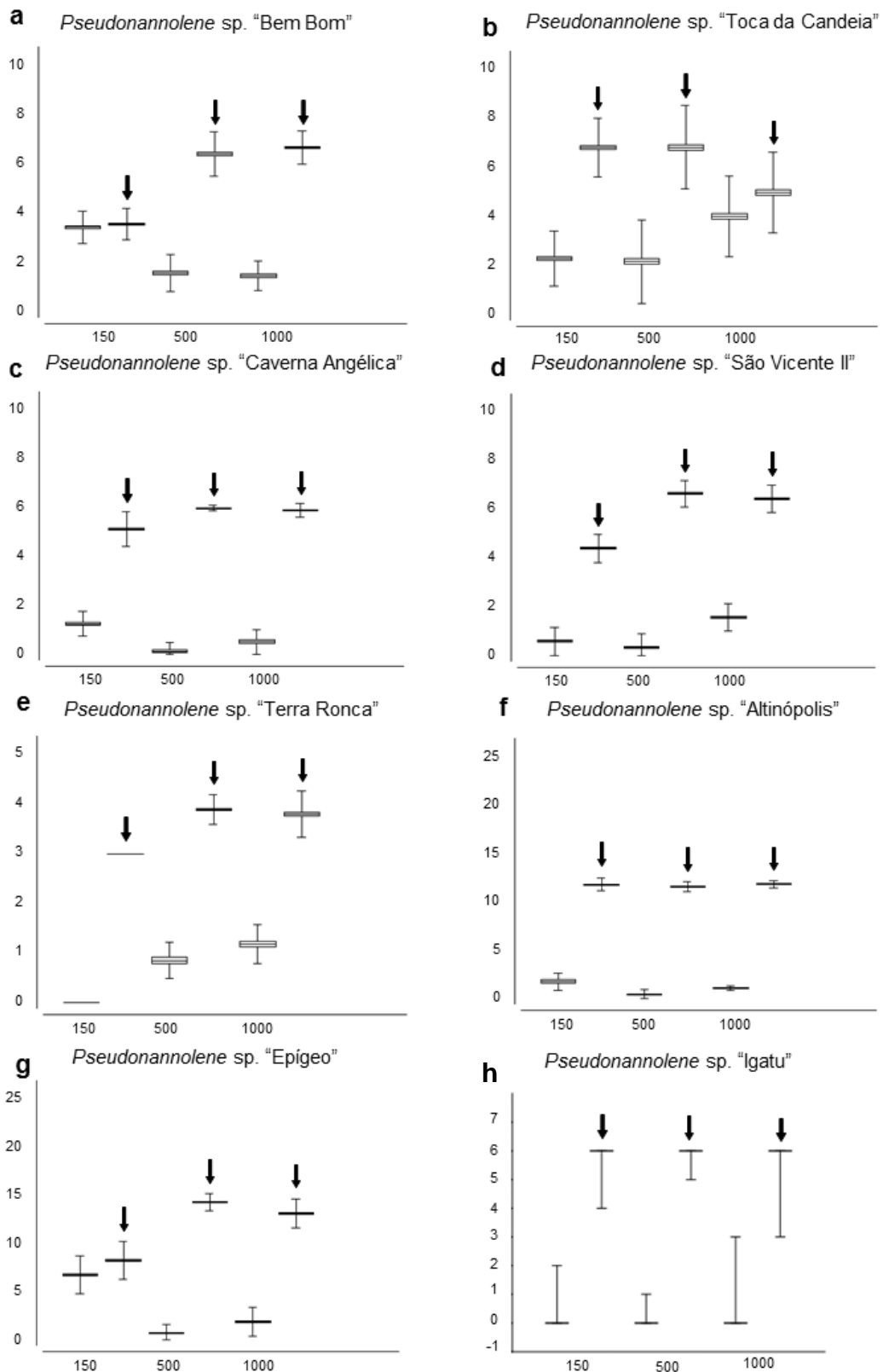
**Fig. 4** Gonopódios dos espécimes estudados. A. *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom”, b. *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II”, c. *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II”, d. *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca”, e. *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis”, f. *Pseudonannolene* sp. “Epígeo”, g. *Pseudonannolene* sp. “Igatu”. *Pseudonannolene* “Toca da Candeia” não está na figura pois são jovens e ainda não apresentam dimorfismo sexual. Fotos: Fernandes LBR. Edição: Mello RV.



**Fig. 5** Primeiro par de pernas dos espécimes estudados. A. *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom”, b. *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II”, c. *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II”, d. *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca”, e. *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis”, f. *Pseudonannolene* sp. “Epígeo”, g. *Pseudonannolene* sp. “Igatu”. *Pseudonannolene* “Toca da Candeia” não está na figura pois são jovens e ainda não apresentam dimorfismo sexual. Fotos: Fernandes LBR. Edição: Mello RV.

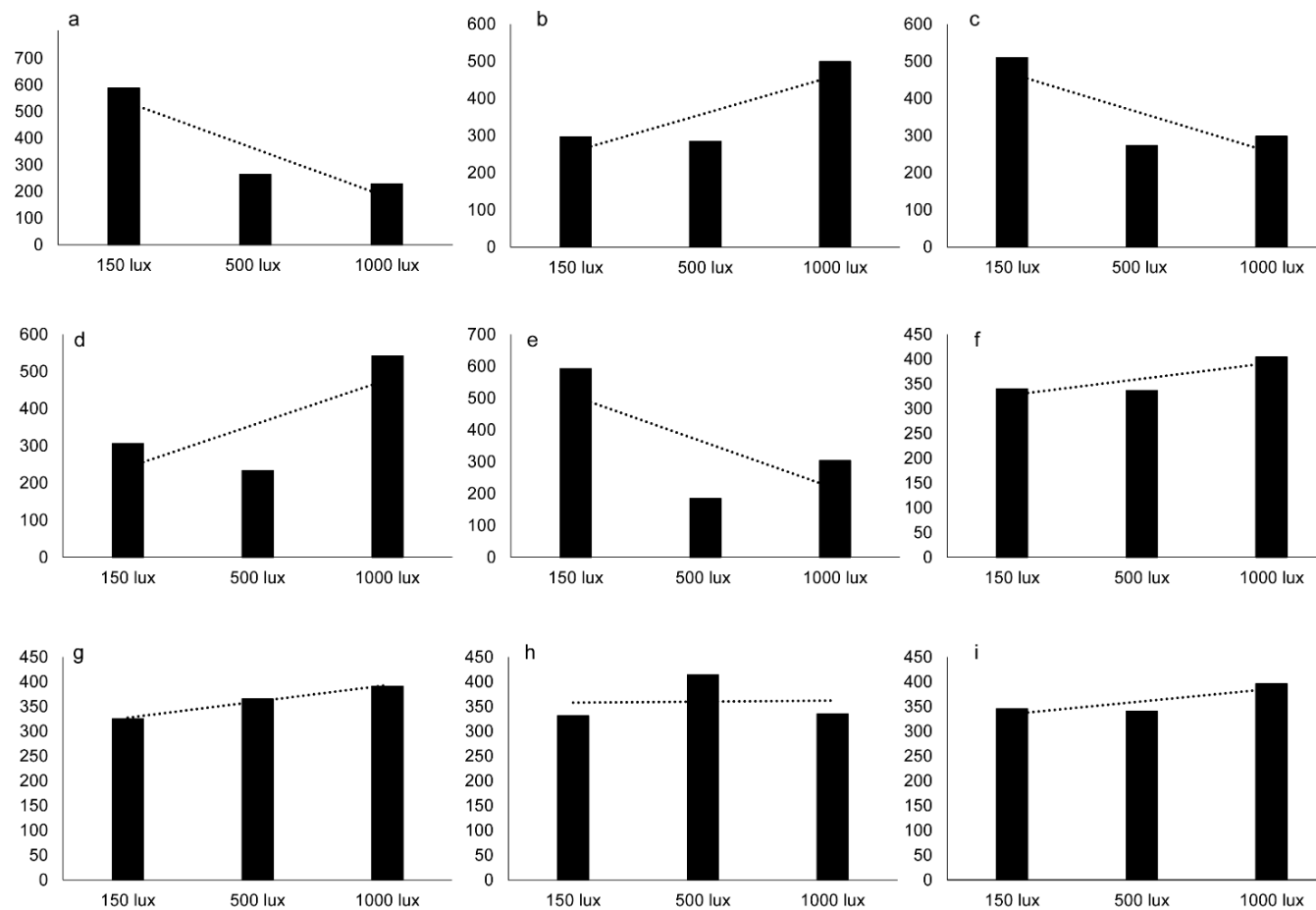


**Fig. 6** Classificação da pigmentação: a. amarelo claro (despigmentado), b. amarelo, c. marrom com a cabeça mais clara, d. marrom avermelhado, e. cinza e f. marrom escuro.

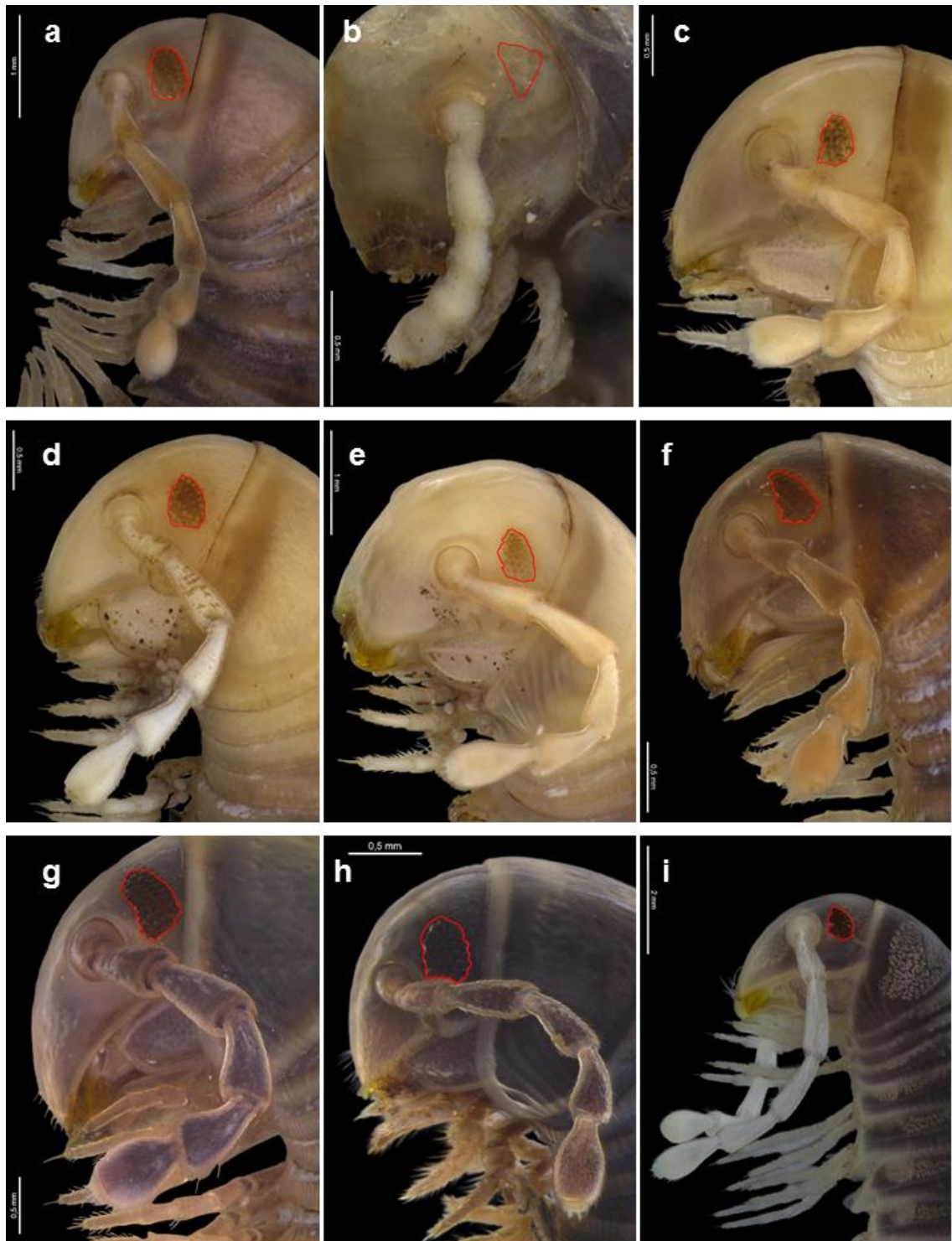


**Fig. 7** Gráfico de caixas: As Setas indicam os resultados referentes ao setor escuro para cada intensidade luminosa (150, 500 e 1000 lux respectivamente, da esquerda para direita eixo x). O eixo y é o número de indivíduos. Não foi possível plotar o gráfico dos indivíduos *Pseudonannolene* sp. "São Bernardo II" pois o número de indivíduos testados foi baixo.

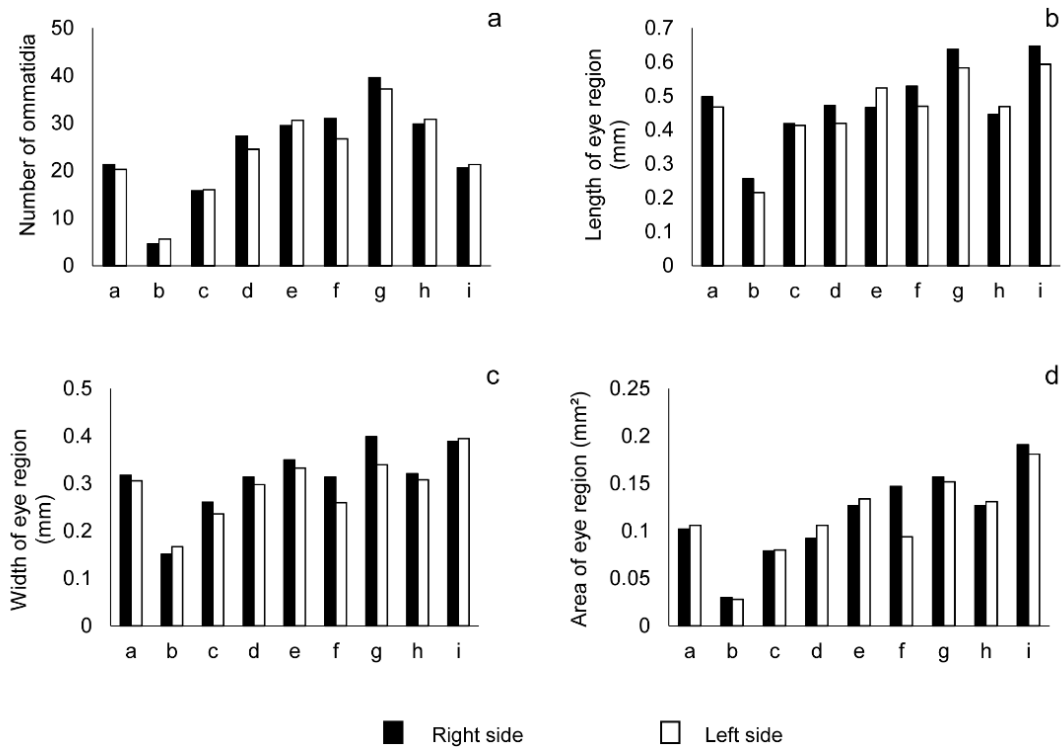




**Fig. 8** Gráfico de barras feito a partir dos postos médios (R) provenientes do teste de Kruskal- Wallis (eixo y) para cada intensidade luminosa (eixo x). As linhas pontilhadas mostram a tendência ao comportamento fotonegativo de cada táxon. a. *Pseudonannolene* sp. "Bem"; b. *Pseudonannolene* sp. "Toca da Candeia"; c. *Pseudonannolene* sp. "Caverna Angélica"; d. *Pseudonannolene* sp. "São Vicente II"; e. *Pseudonannolene* sp. "Epígeo"; f. *Pseudonannolene* sp. "São Bernardo II"; g. *Pseudonannolene* sp. "Terra Ronca"; h. *Pseudonannolene* sp. "Altinópolis"; i. *Pseudonannolene* sp. "Iगतu".



**Fig. 9** Táxons estudados. a: *Pseudonannolene* sp. "Bem Bom"; b: *Pseudonannolene* sp. "Toca da Candeia"; c: *Pseudonannolene* sp. "Caverna Angélica"; d: *Pseudonannolene* sp. "São Bernardo II"; e: *Pseudonannolene* sp. "São Vicente II"; f: *Pseudonannolene* sp. "Terra Ronca"; g: *Pseudonannolene* sp. "Altinópolis"; h: *Pseudonannolene* sp. "Epígeo"; *Pseudonannolene* sp. "Igatu". Em vermelho o contorno da área ocular. Foto: Fernandes LBR. Edição: Mello RV.



**Fig. 10** Comparação das medidas dos lados direito e esquerdo dos táxons estudados. *Pseudonannolene* sp. "Igatu" (a), *Pseudonannolene* sp. "epígeo" (b), *Pseudonannolene* sp. "Altinópolis" (c), *Pseudonannolene* sp. "Terra Ronca" (d), *Pseudonannolene* sp. "São Vicente II" (e), *Pseudonannolene* sp. "São Bernardo II" (f), *Pseudonannolene* sp. "Caverna Angélica" (g), *Pseudonannolene* sp. "Toca da Candeia" (h), *Pseudonannolene* sp. "Bem Bom" (i).

### **CAPÍTULO III**

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E DADOS POPULACIONAIS DE  
DIPLOPODES TROGLÓFILOS *PSEUDONANNOLENE*  
SILVESTRI, 1895 (DIPLOPODA; SPIROSTREPTIDA) DA  
CAVERNA OLHO DE CABRA, MUNICÍPIO DE ALTINÓPOLIS,  
NORDESTE DO ESTADO DE SÃO PAULO**

## Resumo

As populações que habitam o ambiente subterrâneo são geralmente pequenas e com baixas densidades populacionais, devido às limitações espaciais desse ambiente e à tendência à escassez alimentar. Essas populações são frágeis e apresentam processos evolutivos únicos, muitas vezes com distribuição endêmica e relictual. Diplópodes são amplamente encontrados nesses ambientes, não existem estudos populacionais, associando sua ocorrência à zonação de cavernas e substratos. Assim, este estudo teve como objetivo estimar a densidade populacional e distribuição espacial dos *Pseudonannolene* da caverna Olho de Cabra localizada no município de Altinópolis, nordeste do estado de São Paulo. Os dados foram obtidos através do método de censo visual, e o número de indivíduos encontrados em cada base foi dividido pela área da mesma. Em cada base foi anotado o substrato e zona em que cada indivíduo foi encontrado. A densidade populacional variou de 0,07 ind.m<sup>-2</sup> (9 indivíduos) no início da seca a 0,402 (37 indivíduos) no início da chuvosa. Em relação à zonação, o maior número de indivíduos foi encontrado na zona de penumbra e, em relação aos substratos, no solo e no substrato rochoso. O número de indivíduos capturados foi maior nas amostragens feitas no início da chuvosa e no meio da chuvosa, entretanto, o efeito da sazonalidade foi marginalmente significativo. Assim como no meio hipógeo, poucos indivíduos também foram encontrados no ambiente epígeo, o que confirma que a baixa densidade populacional é uma característica intrínseca do grupo como um todo. Foram formuladas três hipóteses para a baixa densidade de diplópodes *Pseudonannolene* da caverna Olho de Cabra, a qual pode ser devido (1) ao baixo teor de cálcio no solo da região e, conseqüentemente na caverna; (2) ao efeito da escassez de guano na caverna, pois este recurso é a principal fonte de alimento desses diplópodes no ambiente subterrâneo; e (3) ao efeito da sazonalidade, pois pode ser uma consequência do estresse causado pela seca atípica dos últimos dois anos, de modo que esta população estaria em restabelecimento. Para comprovação dessa última hipótese seria necessário monitorar esses organismos pelo menos três anos.

Palavras – chave: Densidade populacional, zonação, substrato, sazonalidade, guano.

## Abstract

Populations inhabiting the subterranean environment are generally small and with low population densities due to the spatial limitations and the tendency to food scarcity typical from this environment. These populations are fragile and present unique evolutionary processes, sometimes with endemic and relictual distribution. Millipedes are widely found in these environments and there are no population studies associating their occurrence to the cave zones and substrates. Thus, this study aimed to estimate the population density and spatial distribution of *Pseudonannolene* from Olho de Cabra cave, which is located in the municipality of Altinópolis, northeast of São Paulo state. The data were obtained through the visual census method, and the number of individuals found in each base was divided by the area of the same base. In each base, the zone and substrate in which each individual were found was noted. The population density varied from 0.07 ind.m<sup>-2</sup> (9 individuals) at the beginning of the dry season to 0.402 (37 individuals) at the beginning of the rainy season. In relation to zonation, the largest number of individuals were found in the penumbra zone and, in relation to the substrates, in the soil and in the rocky substrates. The number of individuals captured was higher in samplings conducted early in the rainy season and in the middle of the rainy season, despite the effect of seasonality was marginally significant. As in the hypogean environment, few individuals were also found in the epigean environment, which confirms that the low population density is an intrinsic characteristic of the group as a whole. Three hypotheses were formulated for the low density of *Pseudonannolene* from the Olho de Cabra cave, which may be due to (1) the low calcium content in the soil and, consequently, in the cave; (2) the effect of guano scarcity in the cave, since this is the main trophic resource for these millipedes in the subterranean environment; and (3) the effect of seasonality, as it may be a consequence of the stress caused by the atypical drought of the last two years, so this population would be in recovery. To prove this last hypothesis, it would be necessary to monitor these organisms for at least three years.

Key-words: Population density, zonation, substrate, seasonality, bat guano.

## Introdução

O ambiente subterrâneo (hipógeo) não se restringe apenas às grandes passagens que permitem a entrada dos seres humanos. Muitos estratos de rocha possuem extensos sistemas de espaços interconectados do subsolo de tamanhos variáveis, alguns dos quais são microhabitats terrestres ou aquáticos de diversos animais (Howarth, 1983; Juberthie, 2000). Tal ambiente é caracterizado pela ausência permanente de luz e, conseqüentemente, ausência de fotoperíodos e organismos fotoautotróficos (Poulson & Lavoie, 2000) de modo que os recursos energéticos são importados do meio epígeo (superficial) (Trajano & Bichuette, 2006).

Esse ambiente geralmente apresenta zonas que diferem na intensidade da variação de parâmetros ambientais de acordo com a distância em relação ao meio epígeo, o que pode influenciar na distribuição dos seres vivos (Poulson & White, 1969; White & Culver, 2012). A zona de entrada é a transição entre o ambiente epígeo e o hipógeo, com incidência direta de luz, flutuações na temperatura, alta diversidade (Poulson & White, 1969); a zona de penumbra tem incidência indireta de luz e flutuações de temperatura menores; a zona afótica não tem incidência de luz e na região mais profunda dessa zona, a temperatura mantém-se em torno da média anual da região e a umidade relativa do ar tende à saturação (Culver, 1982; Barr & Holsinger, 1985; Trajano & Bichuette, 2006).

Observa-se uma estratificação da fauna de acordo com os substratos encontrados nas cavernas. Assim sendo, alguns organismos preferem estratos rochosos (paredes, tetos, blocos abatidos); outros preferem bancos de sedimento compostos areia argila úmida com acúmulos de matéria orgânica (detritos, guano). Estes últimos, devido à oferta abundante de alimento, podem abrigar uma fauna mais diversificada (Trajano, 2000; Trajano & Bichuette, 2006; Culver & Pipan, 2009).

A fauna subterrânea pode ser classificada em categorias ecológico-evolutivas, dependendo da sua relação com este ambiente. A classificação mais utilizada e objetiva, com poucas modificações ao longo do tempo, foi proposta por Schiner (1854) e modificada por Racovitza (1907). Segundo esta classificação, troglóbios são espécies obrigatoriamente cavernícolas, incapazes de sobreviver no ambiente epígeo; os troglófilos são os cavernícolas facultativos, vivem e se reproduzem nas cavernas, mas também são encontrados no ambiente epígeo; os troglógenos são espécies que usam as

cavernas como refúgio, mas normalmente retornam à superfície para se alimentar (Barr, 1968; Barr & Holsinger, 1985).

Devido às limitações espaciais dos habitats subterrâneos e à tendência à escassez alimentar, as populações que o habitam são geralmente pequenas e com baixas densidades populacionais (Poulson, 1964; Barr, 1968; Sbordonì, 1982; Trajano, 1991). Entretanto exceções tem sido relatadas na literatura, a maior parte relacionada à disponibilidade de alimento (e.g. Moracchioli, 1994, 2002; Trajano, 2001; Bichuette & Trajano, 2003; Trajano & Bichuette, 2007). Essas populações são inerentemente frágeis, além de representarem processos evolutivos únicos, muitas vezes com distribuição endêmica e relictual (Trajano et al., 2016).

Diplópodes (Myriapoda: Diplopoda), comumente conhecidos como piolhos-de-cobra, são frequentemente encontrados sob rochas, troncos em decomposição e serapilheira, e muitas espécies colonizam cavernas. Seus hábitos noturnos, detritívoros e higrófilos contribuem para que sejam frequentemente encontrados nesses ambientes, podendo-se dizer que as cavernas são habitats promissores devido à elevada umidade e ao aporte de matéria orgânica importada do meio externo (Golovatch & Kime, 2009). Os principais grupos encontrados em cavernas são os Polydesmida e os Spirostreptida do gênero *Pseudonannolene* (Trajano et al., 2000), alimentando-se principalmente de carcaças de animais e de guano de morcegos (Trajano et al., 2000; Freitas & Fontanetti, 2003; David, 2015). Os *Pseudonannolene* são frequentemente classificados como troglófilos. Entretanto, três espécies troglóbias já foram descritas, *P. spelaea* Iniesta & Ferreira, 2013, do Estado do Pará, *P. ambuatinga* Iniesta & Ferreira, 2014 e *P. lundi* Iniesta & Ferreira, 2015, do estado de Minas Gerais.

A densidade populacional dos diplópodes é sempre baixa no ambiente epígeo, e quando apresenta-se alta, está relacionada a desequilíbrios ecológicos (Fontanetti, com. pess). Diversos aspectos podem estar associados a densidade populacional, como predação, tipo de solo, recursos alimentares, sazonalidade, parasitas e patógenos (David, 2015). Entretanto, poucos são os predadores de diplópodes, já que estes são impalatáveis e quando há predação esta ocorre frequentemente em ovos e juvenis (Hopkin & Read, 1992), pois os primeiros estágios de desenvolvimento são lentos e as glândulas de defesa ainda não produzem substâncias eficazes contra os predadores (Eisner et al., 1978). Segundo David (2015) os diplópodes são predados por vertebrados (Blower, 1985; Hopkin & Read, 1992), lesmas (Herbert, 2000), formigas (Suzzoni et al., 2000), escorpiões-vinagre (Carrel & Britt, 2009), uma variedade de coleópteros



(Snider, 1984; Eisner et al., 1998; Brunke et al., 2009; Larsen et al., 2009), segundo Forthman & Weirauch (2012), pelo menos 16 espécies de hemípteros da subfamília Ectrichodiinae (Reduviidae) (Forthman & Weirauch, 2012) são potenciais predadores desses diplópodes.

A maior parte dos *Pseudonannolene* encontrados em cavernas são troglófilos, categoria que é a mais abundante nas cavernas brasileiras (Trajano & Bichuette, 2006), e apesar de serem amplamente encontrados nesses ambientes, não existem estudos populacionais, associando a ocorrência desses invertebrados à zonação de cavernas, substratos, recursos disponíveis no habitat, temperatura, umidade relativa do ar, precipitação e, conseqüentemente, sazonalidade. Assim, este estudo teve como objetivo estimar a densidade populacional de diplópodes troglófilos *Pseudonannolene* da caverna Olho de Cabra localizada no município de Altinópolis, estado de São Paulo.

## **Material e Métodos**

### **Área de estudo**

A Caverna Olho de Cabra (21°07'25"S 47°24'47"W) está localizada no município de Altinópolis, nordeste do estado de São Paulo (Figura 1). É considerada a maior caverna arenítica do estado, com 721m de desenvolvimento horizontal (Trajano, 1987; Zeppelini et al., 2003). A região apresenta litologia arenítica da Formação Botucatu, com vegetação composta por remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual e Cerrado, muitas vezes concentrados próximos às entradas de cavernas e nascentes (Zeppelini et al., 2003). A vegetação no entorno da Caverna Olho de Cabra é relativamente preservada com faixa de cerca de 250m de extensão, de acordo com o recomendado §3º do artigo 4º da CONAMA 347/2004. O restante da área é preenchido por plantações de matriz de eucalipto. O clima tropical quente, com verões úmidos e invernos secos, Aw segundo a classificação climática de Köppen (Alvares et al., 2013).

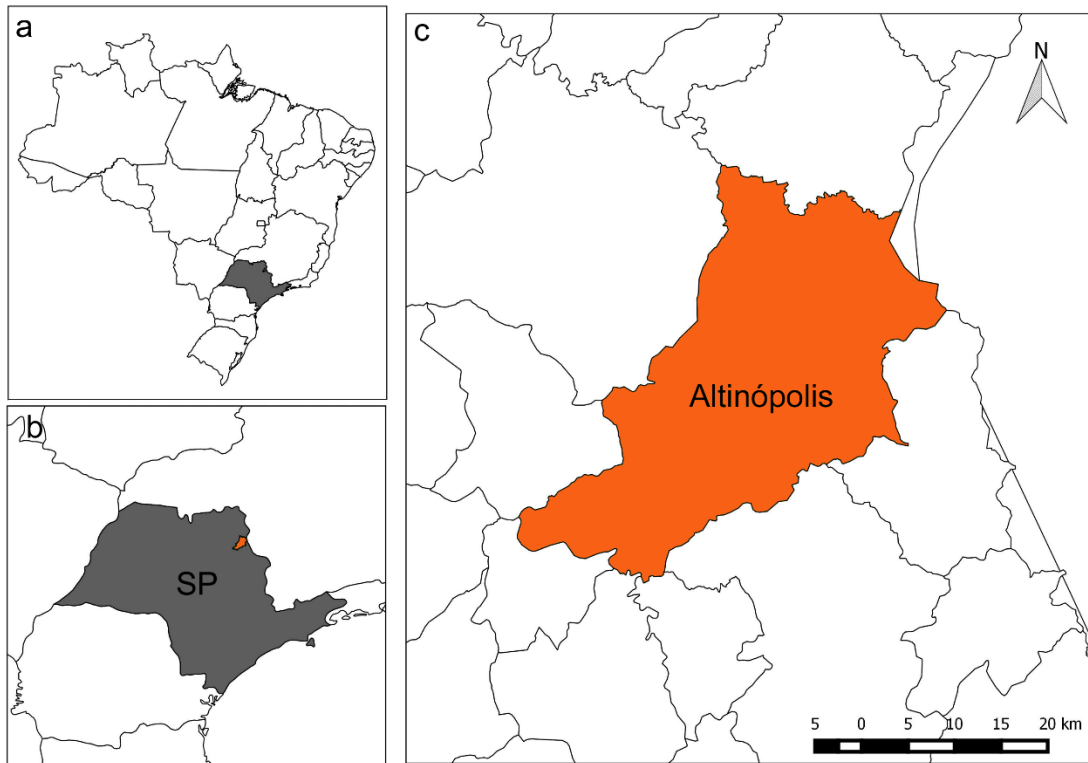


Figura 1. Localização da área de estudo. a) Brasil, com destaque em cinza o estado de São Paulo; b) Estado de São Paulo, em laranja o município de Altinópolis; c) Município de Altinópolis

### Capturas e densidade populacional

Para as amostragens foram delimitadas 11 bases com 15 metros de comprimento, medidas com auxílio de uma trena, das quais uma é epígea (base 0), duas são na zona de entrada (bases 1 e 2), quatro a montante do rio na zona de penumbra e afótica (bases 3, 4, 5 e 6) e quatro a jusante do rio na zona de penumbra e afótica (bases 7, 8, 9, e 10), sendo a última base um salão em fundo cego por onde o rio não passa (Figura 2). As áreas foram calculadas a partir das medidas de comprimento tomadas em campo. Essas medidas foram plotadas no mapa da caverna para delimitar cada base. Feito isso, a imagem foi transferida para o programa de imagens Image J versão 1.50i (Rasband, 1997) para o cálculo da área.

Foram feitas quatro amostragens: maio (início da seca), agosto (seca), outubro de 2016 (início da chuvosa) e fevereiro de 2017 (chuvosa). O estudo populacional foi feito por censo visual, ou seja, todos os indivíduos avistados ou capturados na base foram contados. Este método foi escolhido pois o método de marcação e recaptura foi inviável devido à dificuldade em marcar os animais. Diversas tintas e métodos de

marcação foram testados, mas nenhum duradouro o suficiente para o estudo, pois esses animais apresentam uma camada de cera em sua cutícula (Makarov, 2015) que dificulta a fixação das mesmas.

A estimativa de densidade populacional consistiu no número de espécimes do gênero *Pseudonannolene* contados, dividido pela área da respectiva base. A procura pelos espécimes foi feita durante 15 minutos, por uma pessoa, em cada uma das bases e os indivíduos encontrados eram colocados em recipientes plásticos atóxicos (Figura 3a). Os espécimes capturados foram colocados sobre uma placa de espuma e foi medido o comprimento do corpo (da cabeça à extremidade da valva anal) com o auxílio de um paquímetro e o sexo foi verificado com o auxílio de uma lupa de bolso (Figura 3b). Para definição do sexo, foi observado o 7º segmento do corpo do animal, o qual apresenta dimorfismo sexual, sendo que os machos possuem os pares de perna desse segmento modificados em gonopódios, que tem a função de segurar a fêmea para auxiliar na transferência de espermatozoides (Golovatch & Kime, 2009). Foram considerados adultos, os indivíduos com mais de 45 mm de comprimento, com pernas em todos os segmentos do corpo (C.S. Fontanetti, com. pess.). Durante esse processo, foram observados e anotados em qual zona da caverna e tipo de substrato (solo, solo úmido, sob rocha, parede e teto, serapilheira, guano fresco, guano antigo, entocado, rocha) os indivíduos foram capturados. Após as medidas, os espécimes eram devolvidos no mesmo local em que foram capturados. Para a base a epígea não foi feito o cálculo de densidade populacional, apenas o censo visual durante 15 minutos, para ver a ocorrência de espécimes fora da caverna.

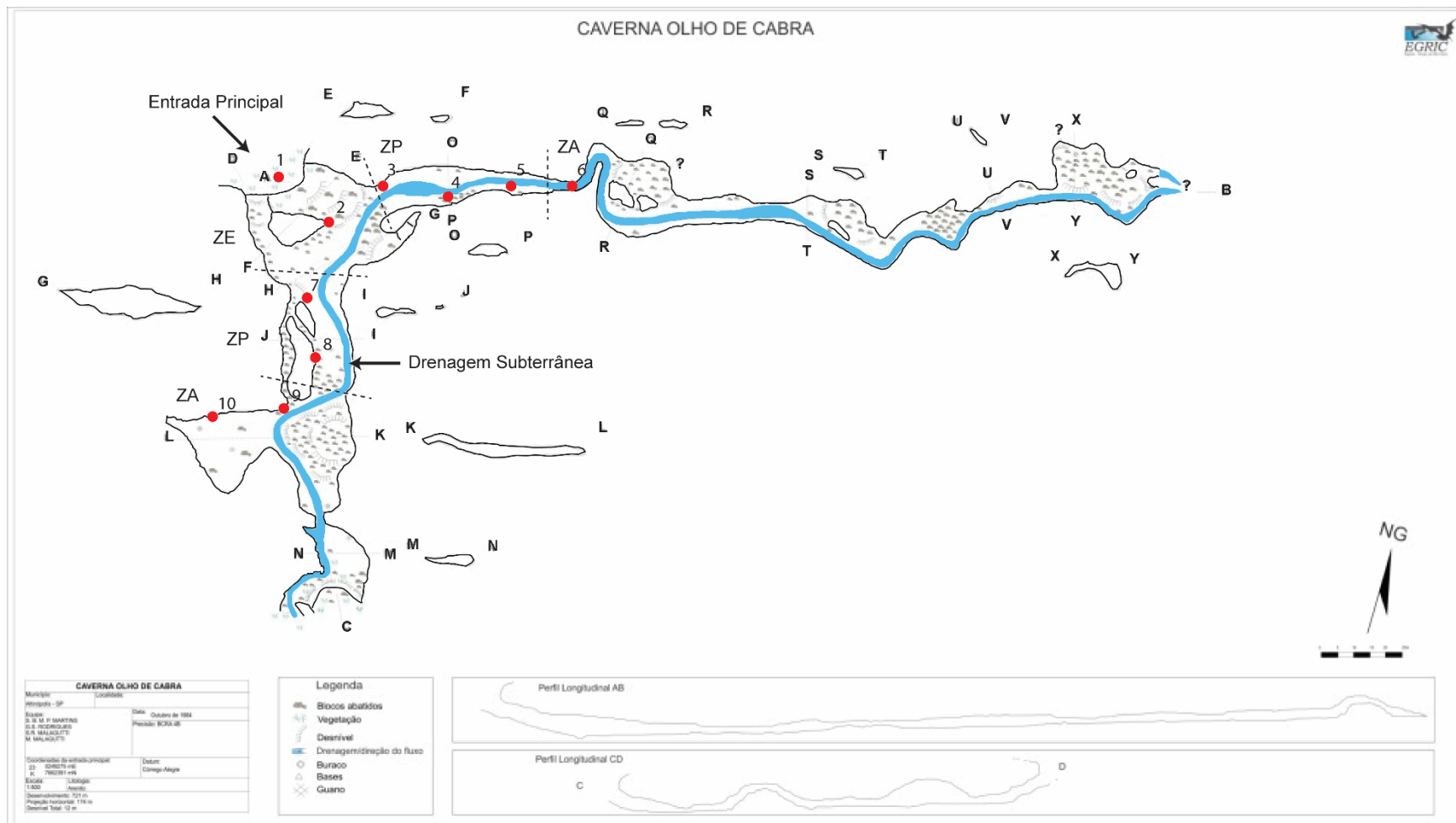


Figura 2. Mapa da Caverna Olho de Cabra. 1 a 10 são as bases do estudo populacional de *Pseudonannolene* (modificado de Martins, S.B.M.P. 1985). Zona de entrada (ZE), zona de penumbra (ZP) e zona afótica (ZA).

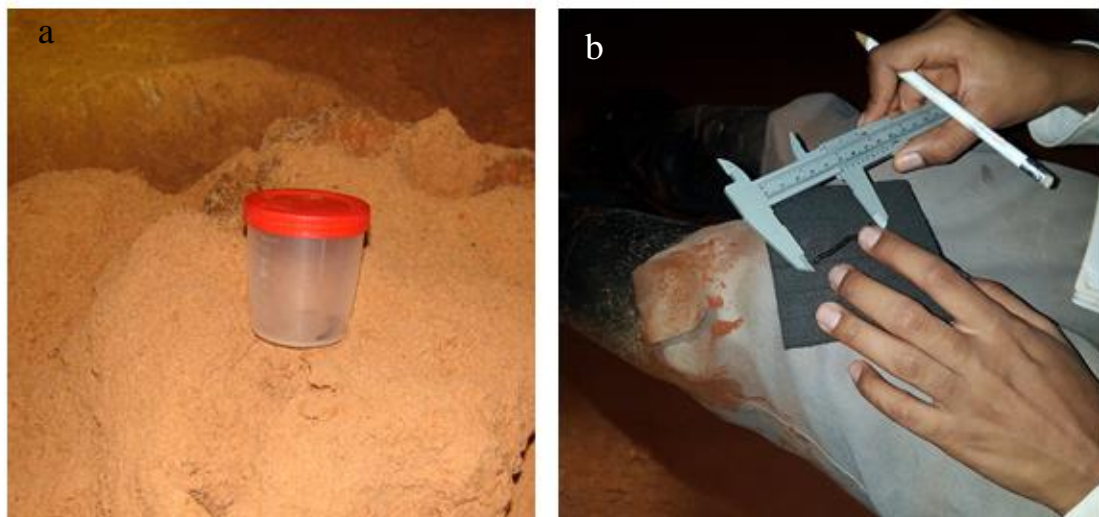


Figura 3. Captura e medidas dos espécimes. A) Espécime acondicionado em frasco de plástico atóxico. B) Espécime em medição.

A temperatura e umidade relativa do ar foram mensuradas em cada base por meio de um termohigrômetro. Os dados de precipitação são provenientes da estação meteorológica mais próxima do município de Altinópolis (São Sebastião do Paraíso, estado de Minas Gerais), obtidos na página/website do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET).

### **Análise dos dados**

Foram feitos gráficos com os dados obtidos sobre o sexo dos espécimes capturados; o número de indivíduos capturados por zona e, finalmente, a ocorrência dos indivíduos em diferentes substratos para cada amostragem. Também foram feitos gráficos para os dados topoclimáticos e de precipitação.

Para verificar o efeito da zonação e sazonalidade foi aplicado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (1952) para o número de indivíduos capturados em cada ocasião. Quando o teste foi significativo, ( $p < 0,05$ ), foi aplicado o teste de Dunn (*post hoc* do teste de Kruskal-Wallis), para as comparações par a par, e verificação de qual categoria diferiu das demais. Os testes estatísticos foram feitos no software BioEstat 5.0 (Ayres et al., 2007).

### **Resultados**

A densidade populacional variou de  $0,07 \text{ ind.m}^{-2}$  (9 indivíduos) no início da seca a  $0,402$  (37 indivíduos) no início da chuvosa. A menor área amostrada foi a base 6 (ZA)

com 19,8 m<sup>2</sup>, e a maior a base 1 com 229,5 m<sup>2</sup>. A maior densidade encontrada foi 0,163 ind.m<sup>-2</sup> em outubro de 2016 na base 5 (ZP), com oito indivíduos contados em uma área de 48,9m<sup>2</sup>. A base com maior número de indivíduos foi a base 8 (ZP) com 12 indivíduos contados em fevereiro de 2017, e densidade de 0,083 ind.m<sup>-2</sup> em uma área de 143,5m<sup>2</sup>. Mesmo com essa diferença na área das bases, a densidade populacional foi baixa em todas as amostragens (Tabela 1).

Tabela 1. Densidades populacionais (D) (indivíduos.m<sup>-2</sup>) para cada evento de coleta. Epígeo (EP), Zona de Entrada (ZE), Zona de Penumbra (ZP), Zona Afótica (ZA), número de indivíduos capturados por base (N).

Base	Área (m <sup>2</sup> )	Maio/2016		Ago/2016		Out/2016		Fev/2017		
		N	D	N	D	N	D	N	D	
<b>EP</b>	<b>0</b>	-	-	-	-	2	-	-	-	
<b>ZE</b>	<b>1</b>	229,5								
<b>ZE</b>	<b>2</b>	150,4				2	0,013			
<b>ZP</b>	<b>3</b>	118,2	1	0,008				1	0,008	
<b>ZP</b>	<b>4</b>	82,8				2	0,024			
<b>ZP</b>	<b>5</b>	48,9	1	0,020	3	0,061	8	0,163	1	0,020
<b>ZA</b>	<b>6</b>	19,8			2	0,101	1	0,050		
<b>ZP</b>	<b>7</b>	207,2				2	0,009			
<b>ZP</b>	<b>8</b>	143,5	4	0,027	3	0,020	9	0,062	12	0,083
<b>ZA</b>	<b>9</b>	120,2	2	0,016			8	0,066	7	0,058
<b>ZA</b>	<b>10</b>	188,7					3	0,015	4	0,021
<b>Total</b>	<b>-</b>	1309,2	9	0,07	8	0,182	37	0,402	25	0,190

Em relação à zonação, um número maior de indivíduos foi encontrado na zona de penumbra, num total de 46 (Figura 4a). Esse número foi significativamente maior em relação ao número de indivíduos encontrados nas outras zonas da caverna ( $H= 6,168$   $p=0,0458$ ). Houve, ainda, diferença significativa entre as zonas de entrada e penumbra ( $p<0,05$ ), enquanto entre as demais zonas a diferença não foi significativa ( $p>0,05$ ). No ambiente epígeo, foram encontrados apenas dois indivíduos na viagem de outubro de 2016 (início da chuvosa).

Os recursos tróficos observados na cavidade foram poucas manchas de guano, fezes de pequenos mamíferos como pacas, serapilheira na zona de entrada e algumas

raízes penetrantes. Ainda, folhas e caules trazidos pela chuva também foram observados. A maior parte dos indivíduos foram observados no solo e no substrato rochoso (paredes), enquanto que poucos indivíduos foram encontrados entocados, sob rocha ou associados a algum tipo de matéria orgânica, como guano e serrapilheira (Figura 4b e Figura 5).

Tabela 2. Número de indivíduos capturados em cada zona da caverna Olho de Cabra.

	<b>Afótica</b>	<b>Penumbra</b>	<b>Entrada</b>	<b>Total</b>
<b>Maior/ 2016</b> <b>(Início da Seca)</b>	2	7		9
<b>Agosto/ 2016</b> <b>(Seca)</b>	2	6		8
<b>Outubro/ 2016</b> <b>(Início da Chuvosa)</b>	12	19	6	37
<b>Fevereiro/ 2017</b> <b>(Chuvosa)</b>	11	14		25
<b>Total</b>	27	46	6	79

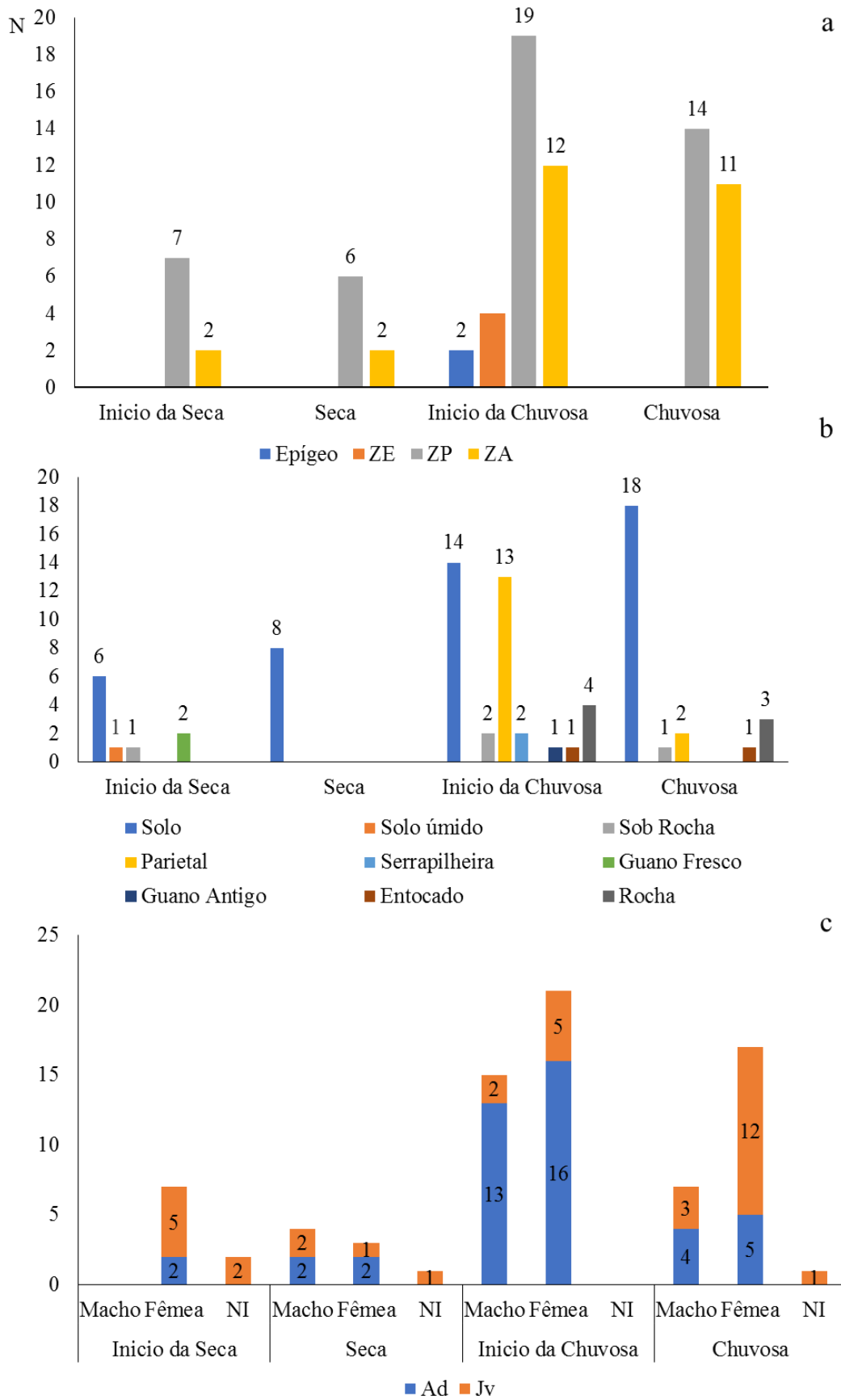


Figura 4. Número de indivíduos capturados (N) por estação. a) zonação, b) substrato, c) sexo: machos, fêmeas e não identificado (NI).





Figura 5. Diplópodes *Pseudonannolene* em diferentes substratos; a) Substrato parede – Teto); b) Entocado em fresta de gotejamento; c) Substrato parede; d) Entocado no solo.

O número de indivíduos capturados foi maior nas amostragens feitas no início da chuvosa e no meio da chuvosa, 37 e 25 indivíduos respectivamente (Tabela 2). Em todas as amostragens o número de fêmeas foi superior ao número de machos. Na amostragem de outubro de 2016 (Início da chuvosa) o número de adultos foi superior ao número de jovens (Figura 4c) coincidindo com início da estação chuvosa (Figura 6a). Entretanto, essa diferença não foi significativa ( $p = 0.0683$ ), uma vez que a temperatura e umidade relativa dentro da caverna variaram pouco entre os eventos de coleta, sendo a maior temperatura 25,3°C (chuvosa) e a menor 20,4°C (seca), enquanto a maior medida de Umidade Relativa 88% (na seca) e a menor 75,3 (início da seca) (Figura 6b).

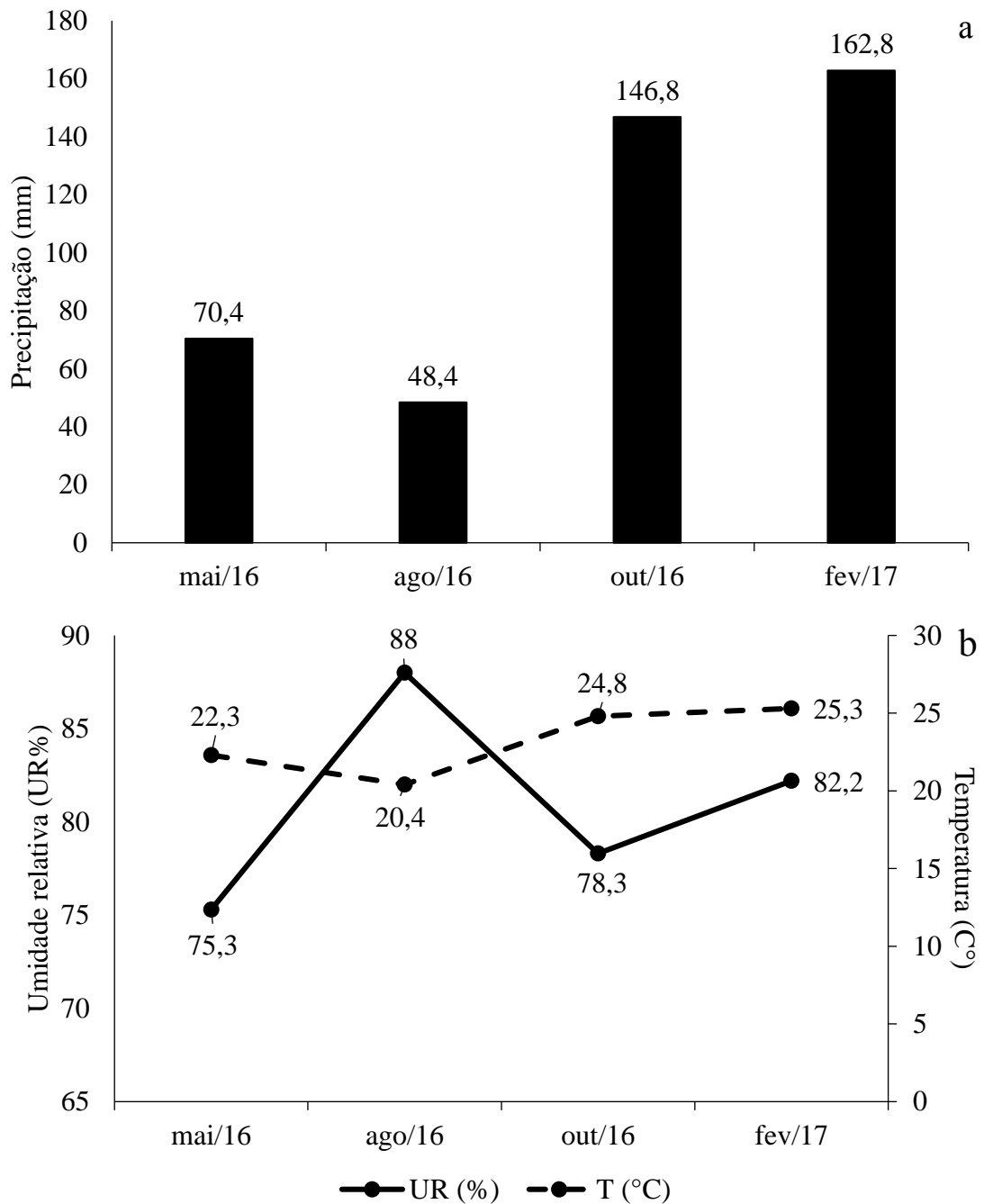


Figura 6. Variáveis Abióticas. a) Precipitação; b) Temperatura e Umidade Relativa do Ar, para cada ocasião do estudo.

## Discussão

Os resultados do estudo dos *Pseudonannolene* indicaram baixas densidades populacionais. Poucos indivíduos também foram encontrados no ambiente epígeo, o que confirma que a baixa densidade populacional é uma característica intrínseca ao grupo como um todo. Estudos feitos com espécies epígeas de diplópodes mostraram

densidades populacionais que variaram de 4 a 105 ind.m<sup>-2</sup> (Shaw, 1968; Ramanathan & Alagesan, 2011; Lawrence et al., 2012) sendo essa variação nas densidades relacionadas com a sazonalidade, mostrando que a densidade encontrada no presente estudo foi ainda menor que as registradas para o ambiente epígeo. Estudos populacionais feitos com a fauna subterrânea mostram que esta fauna pode ou não ter tamanho e densidade populacional baixa quando comparada às espécies epígeas. Alguns estudos feitos com outros taxons troglóbios e troglófilos mostraram densidades populacionais baixas (eg. Poulson, 1969; Parzefall, 1986; Trajano, 1991; Pinto-da-Rocha, 1996; Bichuette & Trajano, 2015), corroborando a visão clássica de que as espécies subterrâneas possuem densidades populacionais reduzidas (Poulson, 1964; Barr, 1968; Sbordoni, 1982; Trajano, 1991). Por outro lado, as espécies troglóbias podem apresentar densidades populacionais altas (eg. Moracchioli, 1994; Trajano, 2001; Bichuette & Trajano, 2003; Trajano & Bichuette, 2007) ou intermediárias (eg. Trajano, 1997), possivelmente devido à maior quantidade de recurso disponível, como por exemplo, colêmbolos em guano de morcegos hematófagos (Gnaspini, 2012), pseudoescorpiões em guano de morcegos frugívoros (Andrade, 2004).

Os diplópodes *Pseudonannolene* da Caverna Olho de Cabra tem como potenciais predadores vertebrados como sapos, avistados em todas as amostragens, invertebrados como formigas (Suzzoni et al., 2000), hemípteros (Forthman & Weirauch, 2012), aranhas *Loxosceles* spp. (Souza-Silva & Ferreira, 2014) e Ctenidae (Trajano & Gnaspini, 1991) sendo que estas últimas foram encontradas em grandes quantidades (dezenas). Entretanto, os diplópodes podem não ser a preferência alimentar dessas aranhas, pois são impalatáveis (Hopkin & Read, 1992). Pellegatti-Franco (2004) testando preferência alimentar de duas espécies de Ctenidae do Alto Ribeira, obteve como observou-se que os diplópodes foram ignorados por esses animais, sendo a presa preferida os grilos, os quais também estão presentes em grande quantidade na Caverna Olho de Cabra. Caso exista predação desses diplópodes por aranhas Ctenidae, provavelmente devem ser nos estágios mais jovens, em que as substâncias produzidas são mais fracas (Hopkin & Read, 1992). O mesmo deve ocorrer com as aranhas *Loxosceles* sp. observadas no estudo de Souza-Silva & Ferreira (2014), onde jovens de *Pseudonannolene* foram observados sendo predados por aranhas marrons. Nenhum evento de predação foi registrado durante o estudo e junto com o baixo número de indivíduos encontrados no ambiente epígeo indica que a predação não é um fator regulador da densidade de diplópodes.

A maior parte dos indivíduos foi capturada na Zona de Penumbra (ZP) e Afótica (ZA), expostos no solo ou na parede da caverna, sendo que na parede os indivíduos foram encontrados somente no período chuvoso. Esta exposição dos diplópodes e a preferência pelas ZP e ZA podem estar relacionadas ao fato deles terem o modo de vida associado à umidades e serem fortemente criptobióticos (Golovatch & Kime, 2009). É, portanto, esperado que estejam expostos nas cavernas (Culver, 1982; Barr & Holsinger, 1985, Trajano & Bichuette, 2006; White & Culver, 2012). Particularmente, no período chuvoso, quando a caverna Olho de Cabra apresenta vários pontos de gotejamento, os substratos em questão estavam mais úmidos e, conseqüentemente, os diplópodes foram encontrados em uma maior variedade de substratos, ainda que com menor abundância quando comparados ao solo exposto e rocha.

Outro aspecto importante é a acidez do solo. Segundo alguns autores, diplópodes mostram maiores riquezas em áreas calcárias (pH alto) do que em áreas de solo ácido (pH baixo) (Kime, 1992; Meyer & Singer, 1997; Tajovsky, 1997). Estudos feitos na região de Altinópolis mostraram que o solo da região apresenta pH em torno de 3,9 – 4,3 (Auer & Krugner, 1997; Oliveira & Godoy, 2007). Isso explicaria o baixo número de indivíduos encontrados tanto na caverna quanto nas coletas em seu entorno (ambiente epígeo). Segundo David (2015), além do pH das regiões calcárias serem mais altos, os alimentos podem ser mais ricos em cálcio, sendo este, um componente acumulado em grande quantidade nos tecidos dos diplópodes e necessário para a secreção da cutícula (Reichle et al. 1969).

Poucos morcegos e poucas manchas de guano foram observadas na caverna Olho de Cabra, diferente do encontrado em estudos anteriores nesse mesmo local (Trajano, 1987; Zeppelini et al., 2003), sendo o guano uma das principais fontes de alimento para *Pseudonannolene* em cavernas (Trajano et al., 2000; Freitas & Fontanetti, 2003; David, 2015). Diversas observações em cavernas calcárias brasileiras trazem informações de dezenas de indivíduos próximos ou sobre manchas de guano (M. E. Bichuette & E. Trajano com. pess.). Também não foram encontradas carcaças de animais nessa caverna, outra possível fonte de alimento para *Pseudonannolene* em cavernas (Trajano et al., 2000; Freitas & Fontanetti, 2003; Culver & Pipan, 2009). Esse recurso, se presente, poderia ser uma fonte alternativa de cálcio para esses animais.

Em geral, a fauna subterrânea é influenciada pela sazonalidade, visto que os períodos chuvosos favorecem a entrada de matéria orgânica por enxurradas e infiltrações, aumentando a disponibilidade de recursos (Hüppop, 2000), inclusive em

rochas de litologia arenítica da Formação Botucatu que são consideradas bastante permeáveis (Paiva-Neto et al., 1951). Embora o teste de sazonalidade não tenha sido significativo (considerando-se o nível de significância de 95%), podemos considerá-lo marginalmente significativo ( $p= 0.06$ ). Isto é, a sazonalidade teria influência nas densidades populacionais, porém a variação no número de indivíduos entre as estações amostradas não foi bem discriminada pelo teste devido aos reduzidos tamanhos das amostras resultantes da baixa densidade populacional dos *Pseudonannolene*. Houve uma seca atípica no sudeste do Brasil nos anos de 2013 e 2014 (Marengo et al., 2015), o que poderia ter ocasionado um declínio nos tamanhos populacionais ou, ainda, interferido na visibilidade desses organismos. Devido esta condição atípica, os animais podem estar em microhabitats não acessíveis ao homem, em estivação ou muda (desenvolvimento tardio). David (2015) relata que, em condições de potencial estresse, as populações migram para abrigos e ficam inativas por semanas ou meses, o que acarreta quedas no número de espécimes observados na serapilheira, mas não refletem necessariamente mudanças reais na densidade populacional. Por outro lado, esta seca poderia ter causado um declínio populacional do qual a população ainda não se restabeleceu. Segundo Golovatch & Kime (2009) a maioria dos diplópodes é bastante sensível ao déficit hídrico, além de apresentar baixa capacidade compensatória, ou seja, quando expostos a um único fator limitante, eles não conseguem superá-lo, mesmo que outros fatores ecológicos sejam favoráveis (Golovatch, 1994; Golovatch & Kime, 2009).

## **Conclusões**

De forma geral, este estudo levantou várias hipóteses para a baixa densidade de diplópodes *Pseudonannolene* da caverna arenítica Olho de Cabra no Município de Altinópolis, São Paulo. Embora o ambiente subterrâneo seja um habitat promissor para os diplópodes, eles não foram encontrados em grandes quantidades na caverna estudada. Uma das hipóteses para explicar a baixa densidade populacional seria o baixo teor de cálcio no solo da região e, conseqüentemente na caverna. A segunda hipótese é o efeito da escassez de guano na caverna estudada, pois este recurso é a principal fonte de alimento desses diplópodes no ambiente subterrâneo. A terceira hipótese é o efeito da sazonalidade a qual foi marginalmente significativa, provavelmente devido à baixa densidade populacional, que pode ser ainda uma consequência do estresse causado pela

seca atípica dos últimos dois anos, uma vez que as rochas areníticas são muito permeáveis à água, sendo assim susceptíveis as variações da sazonalidade, de modo que esta população estaria em restabelecimento. Para comprovação dessa última hipótese seria necessário monitorar esses organismos pelo menos três anos (Trajano, 2013).

### **Agradecimentos**

Agradeço a Bruno G. O. do Monte, Dayana Torres, Jhavana Ferro, Maria E. Bichuette, Rodrigo V. Mello e Tamires Zepon pela ajuda em campo. A Camile S. Fernandes e Tamires Zepon pelas leituras e sugestões feitas nesse estudo. Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pela infraestrutura para o desenvolvimento deste estudo. Ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnologia (CNPq) pela concessão da bolsa de estudo (nº 132457/2015-6) e pelo financiamento parcial a MEB (303715/2011-1); à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) também pelo financiamento parcial a MEB (2010/08459-4 e 2008/05678-7); a International Paper (Rafael Silva e Miguel Magela) pela liberação do acesso as cavernas e financiamento parcial ao trabalho. Ao ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação à Biodiversidade) pela licença de coleta concedida (28992-7).

### **Referências Bibliográficas**

- ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P.C.; MORAES, G.; LEONARDO, J.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, v.22, n. 6, p. 711-728, 2003.
- ANDRADE, R. **Estudo Populacional do Pseudoescorpião Cavernícola *Maxchernea iporangae* (Chernetidae)**. 2004. 74f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.
- AUER, C.G.; KRUGNER, T. L. Influência do solo na incidência de cancro em *Eucalyptus grandis*. *Boletim de Pesquisa Florestal*, v. 34, p. 65-73, 1997.
- AYRES, M. **BioEstat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas**. Sociedade Civil Mamirauá, 2007.

- BARR, T.C. Cave Ecology and the Evolution of Trogllobites. In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K.; STEERE, C. W. **Evolutionary Biology**. 1st. Ed. New York, 1968, v. 2, cap. 2, p. 35-102.
- 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.; TRAJANO, E. A Population Study of Epigeal and Subterranean *Potamolithus* Snails from Southeast Brazil (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae). **Hydrobiologia**, vol. 505, p. 107-117, 2003.
- BICHUETTE, M.E.; TRAJANO, E. Population density and habitat of an endangered cave fish *Eigenmannia vicentespelaea* Triques, 1996 (Ostariophysi: Gymnotiformes) from a karst area in central Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 13, n. 1, p. 113-122, 2015.
- BLOWER, J.G. Millipedes. Synopses of the British Fauna, No. 35. **Field Studies Council, Shrewsbury**, 1985.
- BRASIL (país). Ministério do Meio Ambiente (CONAMA) Resolução CONAMA nº 347/2004 de 10 de setembro de 2004. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/port/conama/legiabre.cfm?codlegi=452> Acessado em: 28 de fevereiro de 2017
- BRUNKE, A.J.; BAHLAI, C.A.; SEARS, M.K.; HALLETT, R.H. Generalist predators (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) associated with millipede populations in sweet potato and carrot fields and implications for millipede management. **Environmental entomology**, v. 38, n. 4, p. 1106-1116, 2009.
- CARREL, J.E.; BRITT, E.J. The whip scorpion, *Mastigoproctus giganteus* (Uropygi: Thelyphonidae), preys on the chemically defended Florida scrub millipede, *Floridobolus penneri* (Spirobolida: Floridobolidae). **Florida Entomologist**, v. 92, n. 3, p. 500-502, 2009.
- CULVER D.C. **Cave life: Evolution and Ecology**. Harvard University Press, Cambridge, 1982, p.189.

- CULVER, D.C.; PIPAN, T. **The Biology of caves and other Subterranean Habits**. Oxford (UK): Oxford University Press, 2009. p.256.
- DAVID, J.F. Diplopoda: Ecology. In: MINELLI, A. **The Myriapoda, Volume 2**. Brill, 2015. cap. 12, p. 363-453.
- EISNER, T.; ALSOP, D.; HICKS, K.; MEINWALD, J. Defensive secretions of millipeds. In: BETTINI, S. (ed) **Arthropod venoms: handbook of experimental pharmacology**, vol 48. Springer Berlin Heidelberg, 1978. Cap. 3, p. 41-72.
- EISNER, T.; EISNER, M.; ATTYGALLE, A. B.; DEYRUP, M.; MEINWALD, J. Rendering the inedible edible: circumvention of a millipede's chemical defense by a predaceous beetle larva (Phengodidae). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 95, n. 3, p. 1108-1113, 1998.
- FORTHMAN, M.; WEIRAUCH, C. Toxic associations: a review of the predatory behaviors of millipede assassin bugs (Hemiptera: Reduviidae: Ectrichodiinae). **European Journal of Entomology**, v. 109, n. 2, p. 147, 2012.
- FREITAS, V.C.; FONTANETTI, C.S. Morfologia do aparelho reprodutor do Diplopoda cavernícola *Pseudonannolene tocaiensis*: Implicações filogenéticas. In: Anais do XXVII Congresso Brasileiro de Espeleologia, 2003.
- GNASPINI, P. Guano Communities. In: WHITE, W.B.; CULVER, D.C. **Encyclopedia of Caves**, 2º ed. Academic Press, Oxford, 2012, p. 357- 364.
- GOLOVATCH, S.I. Soil invertebrates (macrofauna) of the islands of Tonga and Samoa. In: Puzachenko, Y.G; Golovatch, S.I, Dlussky, G.M; Diakonov, K.N; Zakharov, A.A; Korganova, G.A. **Animal Population of the Islands of Southwest Oceania (Ecogeographic Investigations)**. Nauka Publishers, Moscow, 1994. p. 143-183.
- GOLOVATCH, S.I.; KIME, R.D. Millipede (Diplopoda) Distributions: A Review. **Soil Organisms**, v. 81, n.3, p. 565 – 597, 2009.



- HERBERT, D.G. Dining on diplopods: remarkable feeding behaviour in chlamydephorid slugs (Mollusca: Gastropoda). **Journal of Zoology**. London v. 251, p 1-5, 2000
- HOPKIN, S.P.; READ, H.J. **The Biology of Millipedes**. New York: Oxford University Press, 1992. p. 233.
- HOWARTH, F.G. Ecology of Cave Arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 28, p. 365-389, 1983.
- HÜPPOP, K. How do cave animals cope with the food scarcity in caves? In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). **Ecosystems of the World**. Subterranean Ecosystems. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 2000. p. 159-188.
- JUBERTHIE, C. The Diversity of the Karstic and Pseudokarstic Hypogean Habitats in the World. In: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W. F. **Ecosystems of the World: Subterranean Ecosystems**. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 2000, p. 17–39.
- KIME, R.D. On abundance of West-European millipedes. **Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck**. Supplementum, v. 10, p. 393-399, 1992.
- LARSEN, T. H.; LOPERA, A.; FORSYTH, A.; GÉNIER, F. From coprophagy to predation: a dung beetle that kills millipedes. **Biology Letters**, v. 5, n. 2, p. 152-155, 2009.
- LAWRENCE, J.M.; SAMWAYS, M.J.; KELLY, J.A.; HENWOOD, J. Population dynamics of a threatened giant millipede: implications for restoration. **Invertebrate Biology**, v. 132, n. 1, p. 46-51, 2013.
- KRUSKAL, W.H.; WALLIS, W.A. Use of ranks in one-criterion variance analysis. **Journal of the American statistical Association**, v. 47, n. 260, p. 583-621, 1952.

- MAKAROV, S.E. Diplopoda–integument. In: MINELLI, A. **The Myriapoda**, v. 2, p. 69-99, 2015.
- MARENGO, J.A.; NOBRE, C.A.; SELUCHI, M.E.; CUARTAS, A.; ALVES, L.M.; MENDIONDO, E.M.; OBREGÓN, G.; SAMPAIO, G. A seca e a crise hídrica de 2014-2015 em São Paulo. **Revista USP**, n. 106, p. 31-44, 2015.
- MEYER, E.; SINGER, A. Verteilung, Aktivität und Besiedlungsdichte von Diplopoden in Wäldern Vorarlbergs (Österreich). **Ber. Nat.-Med. Verein., Innsbruck**, v. 84, p. 287-306, 1997.
- MORACCHIOLI, N. **Estudo da Biologia de *Aegla* spp. Cavernícolas do Vale do Alto Rio Ribeira, São Paulo (Cristacea: Anomura: Aeglelidae)**. 148f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1994.
- MORACCHIOLI, N. **Estudo dos Spelaeogriphacea Brasileiros, Crustáceos Peracarida Subterrâneos**. 132f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.
- OLIVEIRA, R.B.; GODOY, S.A.P. Composição florística dos afloramentos rochosos do Morro do Forno, Altinópolis, São Paulo. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 37-48, 2007.
- PAIVA NETO, J.E.; CATANI, H.A.; KÜPPER, A.; MEDINA, H.P.; VERDADE, F.C.; GUTMANS, M.; NASCIMENTO, A.C. Observações gerais sobre os grandes tipos de solo do Estado de São Paulo. **Bragantia**, v. 11, n. 7-9, p. 227-253, 1951.
- PARZEFALL, J. Behavioural ecology of cave-dwelling fishes. In: **The Behaviour of teleost fishes**. Springer US, 1986. p. 433-458.
- PELLEGATTI-FRANCO, F. **Biologia e Ecologia Populacional de *Ctenus fasciatus* Mello-Leitão e *Enoploctenus cyclothorax* (Bertkau) em Cavernas do Alton Ribeira, Iporanga, SP (Araneae: Ctenidae)**. 136f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

- PINTO-DA-ROCHA, R. Biological Notes on and Population Size of *Pachylospeleus strinatii* Silhavy, 1974 in the Gruta das Areias de Cima, Iporanga, South-Eastern Brazil (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). **Bulletin – British Arachnology Society**, v. 10, p. 189-192, 1996.
- POULSON, T.L. Animals in aquatic environments: animals in caves. In: Dill, D.B. (ed.) **Handbook of Physiology: Adaptation to the Environment**. American Physiological Society, Washington, 1964, p. 749-771.
- POULSON, T.L.; LAVOIE, K.H. The Trophic Basis of Subterranean Ecosystem. **In: WILKENS, H.; CULVER, D.C.; HUMPHREYS, W.F. Ecosystems of the World, Vol. 30, Subterranean Ecosystems**. Elseviers, Amsterdam, 2000, p. 188-136.
- POULSON, T.L.; WHITE, W.B. The Cave Environment. **Science**, v. 165 p. 971-981, 1969.
- RACOVITZA, E.G. Essai sur les problèmes biospéologiques. **Archives de Zoologie Experimentale et Générale**, Paris, v.36, p. 371 – 488, 1907.
- RAMANATHAN, B.; ALAGESAN, P. Population dynamics of two millipedes in alagarmalai hills of Tamil Nadu. **World Journal of Zoology**, v. 6, n. 4, p. 364-369, 2011.
- RASBAND, W.S. ImageJ software. **National Institutes of Health: Bethesda, MD, USA**, v. 2012, 1997.
- REICHLER, D.E.; SHANKS, M.H.; CROSSLEY, D.A. Calcium, potassium, and sodium content of forest floor arthropods. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 62, n. 1, p. 57-62, 1969.
- SBORDONI, V. Advances in Speciation of Cave Animals. In: BARIGOZZI, C. **Mechanisms of speciation**. New York, Alan Lis, 1982, p. 214-240.
- SCHINER, J.R. Fauna der Adelsberger-, Lueger, und Magdalen-Grotte. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft**. Wien, Austria, v. 3, p. 1-40, 1854.

- SHAW, G.G. Population size, ecology and mineral reservoir of the millipede, *Narceus annularis*. **Ecology**, v. 49, n. 6, p. 1163-1166, 1968.
- SNIDER, R.M. Diplopoda as food for Coleoptera: laboratory experiments. **Pedobiologia**, v. 26, n. 3, p. 197-204, 1984.
- SOUZA-SILVA, M.; FERREIRA, R.L. *Loxosceles* spiders (Araneae: Sicariidae) preying on invertebrates in Brazilian caves. **Speleobiology Notes**, v. 6, p. 27-32, 2014.
- SUZZONI, J.P.; SCHATZ, B.; DEJEAN, A. Essential and alternative prey in a ponerine ant: variations according to the colony life cycle. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie**, v. 323, n. 11, p. 1003-1008, 2000.
- TAJOVSKÝ, K. Distribution of millipedes along an altitudinal gradient in three mountain regions in the Czech and Slovak Republics (Diplopoda). **Entomologica Scandinavica Supplementum**, p. 225-234, 1997.
- TRAJANO, E. Fauna Cavernícola Brasileira: Composição e Caracterização Preliminar. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 3, p. 533-561, 1987.
- TRAJANO, E. Population Ecology of *Pimelodella kronei*, Troglobitic Catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 357-369, 1991.
- TRAJANO, E. Population Ecology of *Trichomycterus itacarambiensis*, a Cave Catfish from Eastern Brazil (Siluriformes, Trichomycteridae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 357-369, 1997.
- TRAJANO, E. Cave Faunas in the Atlantic Tropical Rain Forest: Composition, Ecology, and Conservation. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 882-893, 2000.
- TRAJANO, E. Habitat and population data of troglobitic armored cave catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987, from central Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p. 195-200, 2001.

- TRAJANO, E. Variações anuais e infra-anuais em ecossistemas subterrâneos: implicações para estudos ambientais e preservação de cavernas. **Revista da Biologia**, v.10, n. 2, p. 1-7, 2013.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E. **Biologia Subterrânea: Introdução**. São Paulo: Redespeleo Brasil, v. 1, 2006, p. 92.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E. Population ecology of cave armoured catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis 1987, from central Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Ecology of Freshwater Fish**, v. 16, n. 2, p. 105-115, 2007.
- TRAJANO, E.; GNASPINI-NETTO, P. Notes on the food webs in caves of southeastern Brazil. **Mémoires de Biospéologie**, v.18, p. 75-79, 1991.
- TRAJANO, E.; GOLOVATCH, S.I.; GEOFFROY, J.J.; PINTO-DA-ROCHA, R.; FONTANETTI, C.S. Synopsis of Brazilian Cave-Dwelling Millipedes (Diplopoda). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 41, n. 18, p. 259-287, 2000.
- WHITE, W.B.; CULVER, D.C. **Encyclopedia of caves**. Academic Press, 2012.
- ZEPPELINI, D.; RIBEIRO, A.C.; RIBEIRO, G.C.; FRACASSO, M.P A.; PAVANI, M.M.; OLIVEIRA, O.M.P.; OLIVEIRA, S.A.; MARQUES, A.C. Faunistic survey of sandstone caves from Altinópolis region, São Paulo State, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)**, v. 43, n. 5, p. 93-99, 2003.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

- Os diplópodes *Pseudonannolene* distribuem-se em quatro cavidades da região de Altinópolis, nas cavernas Olho de Cabra, Cinco Bocas, Prata e Pratinha;
- Apesar da ausência de registros de táxons troglóbios para a região, as cavidades não devem ser consideradas como de baixa valoração, já que os troglófilos, abundantes, realizam um papel fundamental no funcionamento do ecossistema (pois podem executar funções de predação, competição, além da ciclagem de nutrientes no substrato inconsolidado das cavidades) e ainda, podem dar origem às espécies troglóbias (Trajano & Cobolli, 2012).
- Segundo os testes de reação à luz, todas as espécies de diplópodes *Pseudonannolene* estudados, responderam negativamente ao estímulo luminoso, ou seja, foram fotofóbicas.
- A fotofobia pode ser considerada um caráter plesiomórfico para o grupo e a resposta à luz deve estar relacionada ao tamanho da área ocular e ao número de omatídeos dos espécimes estudados;
- A baixa densidade de *Pseudonannolene* da caverna Olho de Cabra pode estar relacionada ao baixo pH do solo da região e a baixa quantidade de cálcio do mesmo, uma vez que este mineral é importante para a formação do exoesqueleto desses animais ou ainda à sazonalidade, marginalmente significativa;
- Outro fator influenciando esta baixa abundância é a diminuição dos depósitos de guano em relação a estudos anteriores, já que o guano é o principal recurso para esses animais no ambiente subterrâneo;
- A facilidade de acesso de turistas a esta cavidade, e a vegetação alterada no seu entorno, além da proximidade ao município, são fatores que influenciam a ocorrência de morcegos em cavidades e conseqüentemente os depósitos de guano.

**APÊNDICE – TRABALHO SUBMETIDO AO PERIÓDICO ACTA  
ETHOLOGICA (REFERENTE AO CAPÍTULO II)**

**Jéssica Scaglione Gallo, Maria Elina Bichuette**

**Is there correlation between photophobia and troglomorphisms in Neotropical cave millipedes  
(Spirostreptida, Pseudonannolenidae)?**

Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos

Via Washington Luís, km 235 – Caixa Postal 676, CEP: 13565-905 – São Carlos – SP, Brasil, Fone/fax:

55 16 3351 8322

e-mail:jessicasgallo@gmail.com



Jéssica S. Gallo <jessicasgallo@gmail.com>

---

**ACET-D-17-00018 - Submission Confirmation for Is there correlation between photophobia and troglomorphisms in Neotropical cave millipedes (Spirostreptida, Pseudonannolenidae)?**

1 mensagem

---

ACET Editorial Office <em@editorialmanager.com>

6 de abril de 2017 13:32

Responder a: ACET Editorial Office <madelyn.marciano@springer.com>

Para: Jéssica Scaglione Gallo <jessicasgallo@gmail.com>

Dear Miss Gallo,

Your submission entitled "Is there correlation between photophobia and troglomorphisms in Neotropical cave millipedes (Spirostreptida, Pseudonannolenidae)?" has been received by journal acta ethologica

The submission id is: ACET-D-17-00018

Please refer to this number in any future correspondence.

You will be able to check on the progress of your paper by logging on to Editorial Manager as an author. The URL is <http://acet.edmgr.com/>.

Your manuscript will be given a reference number once an Editor has been assigned.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

Editorial Office  
acta ethologica

Now that your article will undergo the editorial and peer review process, it is the right time to think about publishing your article as open access. With open access your article will become freely available to anyone worldwide and you will easily comply with open access mandates. Springer's open access offering for this journal is called Open Choice (find more information on [www.springer.com/openchoice](http://www.springer.com/openchoice)). Once your article is accepted, you will be offered the option to publish through open access. So you might want to talk to your institution and funder now to see how payment could be organized; for an overview of available open access funding please go to [www.springer.com/oafunding](http://www.springer.com/oafunding).

Although for now you don't have to do anything, we would like to let you know about your upcoming options.



## Abstract

Absence of light, typical of subterranean environment can lead to the loss of synchronizers of physiological and behavioral activities, mainly those related to photoperiods and light perception. Cave-dwelling species presents phototactic responses that vary from photonegative until photopositive ones. There are few studies focusing reaction to light in millipedes and most studied species is considered photophobic. In this study we analyzed the phototactic response of cave-dwelling and epigeal millipedes of the genus *Pseudonannolene* (Spirostreptida, Pseudonannolenidae). For this, the chamber choice method was used. We related the phototactic reactions with morphological characters that indicate troglomorphisms (e.g., eyes and melanic pigmentation). The eight-studied populations showed photophobic reaction to all light intensities tested (150, 500 and 1000 *lux*) and photophobia can be considered a plesiomorphic character in the group. The morphological analysis showed that the light response is negatively correlated to the number of ommatidia and ocular area, that is, the larger the area and the number of ommatidia, more negative is the light response (photonegative), suggesting that the eyes are the main sensorial organs in the perception of light, and apparently, the integument of *Pseudonannolene* is not related with the light sensibility, opposite to that observed for other millipede species.

Key-words: behavior, photonegative, hypogean, morphology, Myriapoda

## Introduction

The subterranean realm is characterized by absence of light in deep zones and hence, lack of photoperiods. Due to the buffering effect of surrounding rocks, the environment presents high relative humidity and low circadian and circannual temperature variation (Culver 1982; Barr and Holsinger 1985). Because of these conditions, the isolation of a population in the subterranean environment is possible, and may present morphological and ecological differentiation. In this case, some ancestor characteristics can change in this new environment, by means of natural selection or by relaxation of selective pressures (Wilkins 2010; Trajano and Cobolli 2012) while others can remain, being considered plesiomorphic.

Cave organisms may be classified in three ecological-evolutive categories according to their dependency and isolation in subterranean realm. According to the pioneer and still in use classification of Schiner-Racovitza, troglobites are organisms restricted to the hypogean environment that may present convergence in morphological traits associated with cave isolation (Trajano 1993; Wilkins 2010), so called troglomorphisms (Christiansen 1962); the troglophilics are able to establish populations both in hypogean and in epigeal environments; the troglonexes inhabit the subterranean realm, however they often return to the epigeal environment to complete their life cycle (Barr and Holsinger 1985).

The permanent absence of light is one of the subterranean environment's most important characteristics. It makes visual orientation impossible and result in the compromise of physiological processes and synchronizers of behavioral activities that are dependent on light information (Cullingford 1962). Thus, several hypogean and epigeal species are studied in relation to their reaction to light, which may range from a photonegative response (avoiding of light, photophobia) to a photopositive response (attraction to light) or even indifference to light (eg. Park et al. 1941; Trajano and Souza 1994; Moracchioli 1994; Trajano and Gerhard 1997; Bichuette and Trajano 1999; Bessa and Trajano 2001; Bichuette 2003; Borowsky 2011; Rantin and Bichuette 2013; Fišer et al. 2016).

Photonegative cave organisms almost always present photonegative epigeal relatives (Parzefall 1986). According to Langecker (1992), the photonegative response presented by epigeal species could be considered a behavior that favors the use of subterranean environment as an extension of its habitat, so that the populations with this characteristic may naturally establish in both environments. Some species of troglotic fishes present a morphological mosaic in relation to melanic pigmentation and eye reduction. At the moment they were subjected to the light reaction test, they show variation in phototactic behavior, and may be photophobic or indifferent to light, according to the degree of eye reduction and time of isolation in the hypogean environment (e.g. Trajano and Gehard 1997; Bessa and Trajano 2001; Bichuette 2003).

The diplopods are detritivores, showing nocturnal and cryptobiotic habits, and hydrophilic (Hopkin and Read 1992; Golovatch and Kime 2009). Such character states enable the colonization of subterranean environment by them. Several diplopod species inhabit this environment, mostly representatives of the orders Polydesmida Leach, 1815 and Spirostreptida Brandt, 1833 (Trajano et al. 2000).

Regarding diplopods, there are only studies of light reaction with epigeal species belonging to Julida, Polydesmida and Spirostreptida orders (Cloudsley-Thompson 1951, Toye 1966, McKillup 1988) in which the majority of diplopods presented photonegative behavior. For blind species *Blaniulus guttulatus* Bosc 1792 (Julida) and *Oxidus* (= *Paradesmus*) *gracilis* Koch 1847 (Polydesmida), the light is

perceived by dermic photoreceptors (Cloudsley-Thompson 1951). There are no behavioral studies with *Pseudonannolene* diplopods. However, studies with other species belonging to Spirostreptida order, for example, the epigeal species *Spirostreptus assiniensis* Attems 1914 showed a considerably photonegative behavior (Toye 1966).

The Spirostreptida often found in the subterranean environment belong mostly to the genus *Pseudonannolene* Silvestri, 1895 (Pseudonannolenidae Silvestri 1895), which are typically neotropical (Schubart 1944; Mauriès, 1987; Iniesta and Ferreira 2014) and are frequently considered troglophilic (Trajano 1987). There are 56 species described for Brazil and 24 of them occur inside caves. Among these, three were considered troglobitic (Iniesta and Ferreira, 2014; Enghoff et al. 2015).

*Pseudonannolene spelaea* Iniesta and Ferreira 2013, from Pará State, *P. ambuatinga* Iniesta and Ferreira, 2014 and *P. lundi* Iniesta and Ferreira 2015, both from Minas Gerais State are considered troglobitic species. These species present melanic depigmentation, reduction in ocelli number and body size (characteristics considered troglomorphic for the group) when compared with non-troglitic species (Iniesta and Ferreira 2015). Besides, *P. spelaea* and *P. ambuatinga* are on the list of endangered species in the categories Critically Endangered (CR) and Endangered (EN), respectively (MMA n° 444 from 2014), which shows that the group is little known, and is already threatened.

In the present study, we analyzed the phototactic behavior of troglobitic, trogliphilic and epigeal *Pseudonannolene* millipedes, and also related the responses to different light intensities and troglomorphisms. The following questions were considered:

1. Are the diplopod genus *Pseudonannolene* photonegative under different light intensities (150 lux, 500 lux e 1000 lux)?
2. Is there a tendency to photonegative behavior according the increase of light intensity (150 lux, 500 lux e 1000 lux)?
3. Is the reaction to light related to melanic pigmentation and eyes patterns?

## Material and Methods

### Study Area (Fig. 1)

**Fig. 3** Study area showing the localities where the specimens were captured. The stars correspond to the caves. In green, the delimitation of Terra Ronca State Park (PETER). In gray and red, the karstic areas delimitations. The stars are the caves: Candeia cave (A), Bem Bom cave (B), Canal da fumaça cave (C), Lava Pé cave (D), Rio dos Pombos Cave (E), Angélica cave (F), São Vicente cave (G), Terra Ronca cave (H), São Bernardo II cave (I), Olho de Cabra cave (J), Cinco Bocas cave (K). Map: Von Schimonsky DM.

In total, 70 specimens of *Pseudonannolene* genus were captured to the tests. The collections were conducted in cave and epigeal environments in Bahia (northeastern Brazil) , Goiás (central Brazil) and São Paulo (southeast Brazil) states (Table 1, Fig 2 a-h).

Table 2 Regions with details of localities where the specimens of *Pseudonannolene* were collected.

Cave	State	Municipality	Region	Phytophysionomy	Climate( <i>sen su Alvares et al. 2013</i> )	Lithology and Geomorphological group
Bem Bom cave	Bahia	Carinhanha	Serra do Ramalho	Caatinga intercalated with Cerrado (Savannah-like vegetation)	Tropical (Aw) with wet summers and dry winters	Limestone (Bambuí Group)
Toca da Candeia cave	Bahia	Central	Irecê	Caatinga	Semi-Arid (Bsh), with wet summers and dry winters	Limestone (Una Group)
Rio dos Pombos, Lava Pé and Canal da Fumaça caves	Bahia	Igatu village, Andaraí municipality	Chapada Diamantina	Cerrado variation (“campos rupestres”) and remaining of rainforest vegetation	Tropical semi-humid (Aw), with wet summers and dry winters	Sandstone and quartzitic rocks (Chapada Diamantina)
Angélica São Vicente II, São Bernardo II and Terra Ronca caves	Goiás	São Domingos	Northeastern Goiás	Cerrado (Savannah-like vegetation) interspersed by xerophytic vegetation	Tropical (Aw) with wet summers and dry winters	Limestone (Bambuí Group)
Olho de Cabra and Cinco Bocas caves	São Paulo	Altinópolis	Serra Geral	Semidecidual forest and Cerrado (Savannah-like vegetation)	Tropical (Aw) with wet summers and dry winters	Sandstone (Botucatu Formation)
Epigeal environment	São Paulo	Analândia	Cuestas of Corumbatái	Remaining of semidecidual forest and Cerrado (Savannah-like vegetation)	Tropical (Aw) with wet summers and dry winters	Sandstone (Botucatu Formation)

**Fig. 4** Localities where specimens were captured: a. Angélica cave, b São Vicente II cave, c. limestone outcrop in Serra do Ramalho, d. Terra Ronca cave, e. Bem Bom cave, f. Lava Pé cave, g. Olho de Cabra cave, h. Cinco Bocas cave. Photos: a. b. c. d. e. Bichuette ME; f. Zepon T; g. h. Gallo JS.

#### Maintenance of Specimens

After being captured, the specimens were placed in plastic containers in thermal boxes for transportation to the laboratory, so that the temperature remained stable during it. In laboratory, individuals were kept in non-toxic plastic containers, with tiny holes in the top. A layer with 2 cm of substrate brought from caves was placed on the bottom of the terrarium. Composition of substrate varied since leaves and fragments of branches, besides sand and silt. When it was not possible to bring substrate from the locality of origin, autoclaved soil or sand were used.

The substrate was kept humid, daily checked, and animals were fed once a week with bottom food for ornamental fish, mainly composed of textured soy protein. The terrariums were kept in a dark

room, with temperature around 24°C and relative humidity of 60%, simulating the conditions of subterranean environments.

### Reaction to Light Tests

The tests were performed using the choice chamber method, which consists of a terrarium with a dark and an illuminated sector, where individuals are inserted and observed in relation to their preference for any sector (Park et al. 1941). For this study, the specimens were placed in a terrarium with dimensions 20 x 14 x 30 cm high, width and length respectively. The dark sector was covered by black EVA sheets (Ethyl, Vinyl and Acetate), with a small opening for the animals passage. These sheets were wrapped with a smooth plastic, so that the diplopods could not climb and escape (Fig. 3). Cold light was used (so the lamp temperature did not interfere with the experiment) with the following light intensities: 150 *lux* (corresponding to twilight), 500 *lux* (corresponding to a cloudy day) and 1000 *lux* (corresponding to a sunny day), measured with a luxmeter apparatus.

**Fig. 3** Chamber choice method.

The experiments were carried out from January to August of 2016, twice a week, starting in the morning until after the twilight (early evening). The specimens were fed the day after the experiments. The control occurred during 20 minutes, in which the terrarium was fully illuminated according to the light intensity of each test, to examine whether there was preference for any sector. Afterwards, acclimation was performed for 40 minutes, in which one sector of the chamber was closed and the light was turned on until the beginning of tests.

Each test lasted 620 minutes (12 hours) of which 240 minutes (4 hours) correspond to the sum of the observation periods, which were divided in 20 minutes per hour. Thus, the number of specimens in the light and dark sector was counted every minute of observation period. The number of specimens placed in each test ranged from 3 to 15 (Table 2), because *a priori* observations revealed that the individuals did not present agonistic behavior (aggression and submission components).

Table 3 Morphotypes, ecological-evolutive classification and number of specimens tested in each light intensity.

Morphotypes	Schiner-Racovitza classification	Age Group	150 <i>lux</i>	500 <i>lux</i>	1000 <i>lux</i>
<i>Pseudonannolene</i> sp. "Bem Bom"	Tb	Ad e Jv	7	7	7
<i>Pseudonannolene</i> sp. "Toca da Candeia"	-	Jv	9	9	9
<i>Pseudonannolene</i> sp. "Caverna Angélica"	Tb	Ad	6	6	6
<i>Pseudonannolene</i> sp. "São Bernardo II"	Tb	Ad	3	3	3
<i>Pseudonannolene</i> sp. "São Vicente II"	Tb	Ad	5	7	8*
<i>Pseudonannolene</i> sp. "Terra Ronca"	Tf	Ad	3	4	4*
<i>Pseudonannolene</i> sp. "Altinópolis"	Tf	Ad	12	12	12
<i>Pseudonannolene</i>	Ep	Ad e Jv	15	15	15

“Epígeo” <i>Pseudonannolene</i> “Igatu”	Tf	Ad e Jv	6	6	6
---	----	---------	---	---	---

Tb = Troglotic, Tf= Troglophilic, Ep = Epigean. Age group: Ad= adult, Jv= juvenile. \* Number of specimens tested in each light intensity was different due to the death of some specimens.

### Morphological Analysis

For differentiation of the morphotypes robust characters and diagnostic of Pseudonannolenidae family was used: the gonopods (Fig. 4), which consists of legs eight and / or nine modified for sperm transference (Golovatch and Kime 2009), and the male first pair of legs (Fig. 5), that differs from the other legs due to pre-femur modifications which may present the pre-femoral process. This secondary character added to the gonopods characteristics allows the species characterization (Fontanetti 2002).

**Fig. 4** Gonopods of the studied specimens. A. *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom cave”, b. *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II cave”, c. *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II cave”, d. *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca cave”, e. *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis”, f. *Pseudonannolene* sp. “Epígeo”, g. *Pseudonannolene* sp. “Igatu”. Photos: Fernandes LBR. Edition: Mello RV.

**Fig. 5** First pair of legs of the studied specimens. A. *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom cave”, b. *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II cave”, c. *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II cave”, d. *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca cave”, e. *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis”, f. *Pseudonannolene* sp. “Epígeo”, g. *Pseudonannolene* sp. “Igatu”. Photos: Fernandes LBR. Edition: Mello RV.

The specimens’ coloration was defined for alive individuals. For other morphological characters (width and length of the eye, ocular area and count of ommatidia), the specimens were euthanized in alcohol 50%. The images were taken with a Leica DFC 295 camera, attached to a stereomicroscope Leica M205C with objective lens Planapo 1.0x. Figures were produced by assembling multiple photos using LAS software (Leica Application Suite v3.7). From these images and measurements, we calculate the means of length and width of the eye and also the ocular area of the both sides of the head for each morphotype. The melanic pigmentation was ranked as follows: 1= light yellow (depigmented), 2= yellow, 3= brown with lighter head, 4 = reddish brown, 4.5 = gray and 5 = dark brown (Fig. 6).

**Fig. 6** Pigmentation observed for the Pseudonannolenidae studied in the present work: a. Light yellow (depigmented), b. yellow, c. Brown with lighter head, d. reddish brown, e. gray and f. dark brown.

### Data Analysis

Data obtained from the light reaction tests were organized as follows: the columns correspond to the number of individuals in illuminated sector, dark and total number of specimens tested for 240 minutes (each 20-minute observation is a replica). This was done for each morphotype, for the three light intensities tested and plotted in box plot graphs. Then, data were analyzed with the non-parametric Kruskal-Wallis test (1952) to verify if there was significant difference between the number of individuals in the light and dark sectors for the tested light intensities (150, 500 and 1000 lux).

The same test was applied for the number of individuals in the light sectors between the light intensities and the comparisons were made with Dunn test *post hoc* test. The data from this second

analysis were plotted on graphs to verify if there was a tendency to photophobia with the increasing of light intensity.

To verify whether the reaction to light is related to the number of ommatidia patterns, ocular area and melanic pigmentation, the morphological data (only left side) was correlated with the responses at 1000 lux using a linear correlation test (Pearson) and a Multiple Linear Regression Analysis. All tests were performed using software Bioestat version 5.0 (Ayres 2007).

## Results

All morphotypes were significantly photophobic for all light intensities as shown in Figure 7. Table 3 shows Kruskal-Wallis results for each light intensity, between the number of specimens in the light and dark sectors. An attenuated photophobia was observed in *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom” (under 150 lux, Fig. 7 a), *Pseudonannolene* sp. “Toca da Candeia” (under 1000 lux Fig. 7 b) and *Pseudonannolene* sp. “Epigeon” (under 150 lux Fig. 7 g) confirming the results of Figure 7. Considering *Pseudonannolene* sp. “Igatu”, most of the time the light sector remained empty and the dark sector remained with all individuals except for some outliers, one or two specimens that went to the illuminated sector for a short time (Fig. 7 i).

Table 4 Kruskal-Wallis test results for the light and dark sectors in the intensities of 150, 500 and 1000 lux. All tests were significant for the dark sector.

Morphotypes	df	150lux	P	500 lux	p	1000 lux	p	N
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Bem Bom”	1	13.3	<0.0001	369.9	<0.0001	379.1	<0.0001	84
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Toca da Candeia”	1	339.9	<0.0001	303.4	<0.0001	30.1	<0.0001	108
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Caverna Angélica”	1	373.5	<0.0001	404.9	<0.0001	394.7	<0.0001	72
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Bernardo II”	1	409.1	<0.0001	410.5	<0.0001	383.3	<0.0001	36**
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Vicente II”	1	375.3	<0.0001	377.1	<0.0001	380.1	<0.0001	96*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Terra Ronca II”	1	410.5	<0.0001	392.8	<0.0001	379.4	<0.0001	48*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Altinópolis”	1	391.1	<0.0001	374.4	<0.0001	388.4	<0.0001	144
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Epígeo”	1	45.2	<0.0001	369.2	<0.0001	366.1	<0.0001	180
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Igatu”	1	407.7	<0.0001	409.1	<0.0001	388.2	<0.0001	72

\* Morphotypes with different N in each test: *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca II” (150lux: N= 36; 500 and 1000lux: N=48) and *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II” (150lux: N= 60; 500lux: N=84; 1000 lux: N=96). \*\* Morphotypes with small N. In red, the morphotypes that presented attenuation of photophobia. N total= individuals in each test multiplied by the number of observations (replicas).

**Fig. 7** Box-plot graphs showing the variation between number of individuals in the light and dark sectors. Arrows indicate the results for the dark sector for each light intensity (150, 500 and 1000 lux respectively, from left to right, axis x). The y-axis correspond to the number of individuals. It was not possible to plot *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II cave” specimens because the number of individuals tested was low. a. *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom cave”; b. *Pseudonannolene* sp. “Candeia cave”; c. *Pseudonannolene* sp. “Angélica cave”; d. *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II cave”; e. *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca cave”; f. *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis”; g. *Pseudonannolene* sp. “Epigeon”; h. *Pseudonannolene* sp. “Igatu”. In red the eye area outline. Photo: Fernandes LBR. Edition: Mello RV.

Table 4 shows the Kruskal-Wallis results for the number of individuals in the light sector in all intensities and the *post hoc* test (Dunn). Considering the morphotypes *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom”, *Pseudonannolene* sp. “Angélica cave” and *Pseudonannolene* sp. “Epigeon”, the photophobia was more attenuated under 150 lux, when a higher number of individuals stayed in the light sector when compared to the other intensities. Therefore, there is a tendency towards photophobia according to the increase of light intensity (Fig. 8 a, c, e).

Considering the morphotypes *Pseudonannolene* sp. “Toca da Candeia”, *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II”, *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II” *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca” and *Pseudonannolene* sp. “Igatu”, the photophobia was more attenuated under 1000 lux, that is, there was a higher number of individuals in the light sector when compared to the other intensities. Therefore, there is no tendency to photophobia according to the increase of light intensity (Fig. 8 b, d, f, g, i), but rather also a inverse tendency in which the photophobia is attenuated with the increase of light intensity.

For *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis” the photophobia was present and similar for all light intensities, that is, there is no tendency towards photophobia according to the increase of light intensity (Fig. 8 h). Therefore, this species is strongly photophobic.

Table 5 Kruskal-Wallis test results for the illuminated sector in all light intensities and the Dunn Test Comparison.

Morphotypes	H	P	Df	150 X 500	150 X 1000	500 X 1000	N
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Bem Bom”	443.1	<0.0001	2	p<0.05	p<0.05	ns	84
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Toca da Candeia”	166.2	<0.0001	2	ns	p<0.05	p<0.05	108
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Caverna Angélica”	189.4	<0.0001	2	p<0.05	p<0.05	ns	84
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Bernardo II”	16.1	0.0003	2	ns	p<0.05	p<0.05	36**
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Vicente II”	312.7	<0.0001	2	p<0.05	p<0.05	p<0.05	96*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Terra Ronca II”	12.3	0.002	2	ns	p<0.05	ns	48*
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Altinópolis”	24.4	<0.0001	2	p<0.05	Ns	p<0.05	144
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Epígeo”	490.9	<0.0001	2	p<0.05	p<0.05	p<0.05	180
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Igatu”	10.5	0.0050	2	ns	p<0.05	p<0.05	72

\* Morphotypes with different N in each test: *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca II” (150lux: N= 36; 500 and 1000lux: N=48) and *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II” (150lux: N= 60; 500lux: N=84; 1000 lux: N=96) \*\* Morphotypes with small N. In red, the morphotypes that presented attenuation of photophobia. N total= individuals in each test multiplied by the number of observations (replicas). ns: non-significant comparison.

**Fig. 8** Bar chart made from the middle posts (R) from the Kruskal-Wallis test (y-axis) for each light intensity (x-axis). The dotted lines show the tendency to photonegative behavior of each morphotype. a. *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom cave”; b. *Pseudonannolene* sp. “Candeia cave”; c. *Pseudonannolene* sp. “Angélica cave”; d. *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II cave”; e. *Pseudonannolene* sp. “Epigeon”; f. *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II cave”; g. *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca cave”; h. *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis”; i. *Pseudonannolene* sp. “Igatu”.



All morphotypes showed variation in morphological characteristics of eyes and melanic pigmentation (Figs. 6, 9 and 10, Table 5). Considering *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom” (Fig. 9a), adults and juveniles specimens show brown coloration, with the head, collum and the first segments of the trunk with light brown pigmentation, 20 ommatidia on average grouped in an ovate form (irregular); the specimens of *Pseudonannolene* sp. “Toca da Candeia” (Fig. 9b) were juvenile with a brown coloration and a light brown head, 5 to 6 ommatidia grouped in triangular form; *Pseudonannolene* sp. “Angélica cave” (Fig. 9c) were adults with yellow to light yellow homogeneous pigmentation; 16 ommatidia on average grouped in ovate form; *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II” (Fig. 9d) were adults with a homogeneous yellow melanic pigmentation, 24 ommatidia on average grouped in rounded form; *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II” (Fig. 9e) were adults with yellow to light yellow pigmentation, 30 ommatidia on average grouped in ovate form; *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca” (Fig. 9f) were adults with homogeneous reddish brown pigmentation, 26 ommatidia on average grouped in ovate form (irregular); *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis” (Fig. 9g) were adults with homogeneous dark brown pigmentation, 37 ommatidia on average grouped in irregular form; *Pseudonannolene* sp. “Epigeon” (Fig. 9h) adults and juveniles show homogeneous dark brown pigmentation, 30 ommatidia on average grouped in ovate form; *Pseudonannolene* sp. “Igatu” (Fig. 9i) adults and juveniles show homogeneous gray pigmentation, 21 ommatidia on average grouped in ovate form.

**Fig. 9** Studied specimens showing details of head and eye conditions. a. *Pseudonannolene* sp. “Bem Bom cave”; b. *Pseudonannolene* sp. “Candeia cave”; c. *Pseudonannolene* sp. “Angélica cave”; d. *Pseudonannolene* sp. “São Bernardo II cave”; e. *Pseudonannolene* sp. “São Vicente II cave”; f. *Pseudonannolene* sp. “Terra Ronca cave”; g. *Pseudonannolene* sp. “Altinópolis”; h. *Pseudonannolene* sp. “Epigeon”; i. *Pseudonannolene* sp. “Igatu”. In red the eye area outline. Photo: Fernandes LBR. Edition: Mello RV.

Table 6 Means values of width and length of the eye, ocular area measurements and pigmentation.

Morphotypes	ND	NE	CD	CE	LD	LE	AD	AE	PM	Tb/Tf/Ep
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Bem Bom”	21.3	20.3	0.498	0.468	0.318	0.306	0.102	0.106	3	Tb
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Toca da Candeia”	4.6	5.6	0.256	0.216	0.151	0.167	0.03	0.028	3	-
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Caverna Angélica”	15.8	16	0.419	0.414	0.261	0.236	0.079	0.08	1.5	Tb
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Bernardo II”	27.3	24.5	0.472	0.42	0.314	0.298	0.092	0.106	2	Tb
<i>Pseudonannolene</i> sp. “São Vicente II”	29.5	30.6	0.466	0.524	0.35	0.333	0.127	0.134	1.5	Tb
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Terra Ronca II”	31	26.7	0.529	0.47	0.314	0.26	0.147	0.094	4	Tf
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Altinópolis”	39.57	37.22	0.638	0.583	0.399	0.34	0.157	0.152	5	Tf
<i>Pseudonannolene</i> sp. “Epigeon”	29.83	30.83	0.445	0.469	0.321	0.308	0.127	0.131	5	Ep
<i>Pseudonannolene</i>	20.6	21.3	0.647	0.594	0.389	0.395	0.191	0.181	4.5	Tf

Morphotypes	ND	NE	CD	CE	LD	LE	AD	AE	PM	Tb/Tf/Ep
sp. "Igatu"										

Number of Right Ommatidia (ND), Number of Left Ommatidia (NE), Right Length (CD), Left Length (CE), Right Width (LD), Left Width (LE), Right area (AD), Left area (AE), Melanic Pigmentation (PM), in which 1= light yellow (depigmented), 1.5= light yellow and yellow specimens, 2= yellow, 3= Brown with lighter head, 4= reddish brown, 4.5= gray e 5= dark brown. Schiner-Racovitza classification: Troglobitic (Tb), Troglophilic (Tf), Epigean (Ep).

The Linear Correlation test (Pearson) showed a significant correlation comparing photophobia and number of ommatidia ( $r = -0.72$ ,  $p = 0.026$ ) and photophobia and ocular area ( $r = -0.71$ ,  $p = 0.03$ ). There was no correlation between photophobia and melanic pigmentation ( $r = -0.07$ ,  $p = 0.850$ ). The result of Multiple Linear Regression Analysis demonstrated that the variable number of ommatidia, ocular area and melanic pigmentation does not explain the photophobia observed in the *Pseudonannolene* studied ( $R^2 = 0.657$ ;  $F = 3.201$ ;  $p = 0.121$ ).

**Fig. 10** Comparison of measurements on right and left sides of the studied specimens. In x-axis: *Pseudonannolene* sp. "Igatu" (a), *Pseudonannolene* sp. "epigean" (b), *Pseudonannolene* sp. "Altinópolis" (c), *Pseudonannolene* sp. "Terra Ronca cave" (d), *Pseudonannolene* sp. "São Vicente II cave" (e), *Pseudonannolene* sp. "São Bernardo II cave" (f), *Pseudonannolene* sp. "Angélica cave" (g), *Pseudonannolene* sp. "Candeian cave" (h), *Pseudonannolene* sp. "Bm Bom cave" (i).

### Discussion

Both the epigean and hypogean species exhibited photonegative behavior in all light intensities (150, 500 and 1000 lux). Therefore, this character can be considered plesiomorphic for the group, maintained in the *Pseudonannolene* morphotypes studied herein. Since diplopods are a conservative group (Causey 1960), it is expected that a character-state be maintained in the group, such as the reaction to light. Thus, it is imperative to collect specimens in the cave surroundings for comparison with the cave species and hence one can infer from classic and unconventional troglomorphisms and their relationship with the isolation in caves (Trajano et al. 2012).

Comparing the light response for each species among the light intensities, it was expected that they presented an increase of photophobia with increasing of luminosity, since diplopods are marked photonegative (Cloudsley-Thompson 1951, Barlow 1957, Toye 1966). This tendency was confirmed for *Pseudonannolene* sp. "Bem Bom", *Pseudonannolene* sp. "Angélica cave" and *Pseudonannolene* sp. "Epigean". However, an inverse response was observed for *Pseudonannolene* sp. "Toca da Candeia", *Pseudonannolene* sp. "São Bernardo II", *Pseudonannolene* sp. "São Vicente II", *Pseudonannolene* sp. "Terra Ronca" and *Pseudonannolene* sp. "Igatu", in which the photonegative response was attenuated with increasing light intensity. This fact demonstrates a mosaic of light responses between individuals and morphotypes. This may occur because of the difference in the development phase (juveniles or adults) and the number of ommatidia, which varied in the same morphotype and in individually (Müller and Sombke 2015). The results of morphological analysis showed that the light response is negatively correlated to the number of ommatidia and ocular area, that is, the larger the area and the number of ommatidia, the more negative was the light response (photonegative).

There is little information on the melanic pigmentation in millipedes (Hopkin and Read 1992, Makarov 2015). In the present study, apparently the melanic pigmentation is not associated with photonegative behavior, unlike other studies made for cave fauna in general. For example, studying cavefish, Rantin and Bichuette (2013) found a photonegative response to the troglobitic *Glaphyropoma spinosum* Bichuette, Pinna and Trajano 2008, which shows reduction in melanic pigmentation, body size and eyes. The troglobitic species *Copionodon* sp., which presents variability for eyes and melanic pigmentation, exhibited photonegative response in low light intensities. On the other hand, the epigeal species *C. pecten* Pinna 1992, which presents homogeneous melanic pigmentation and eyes showed indifference to light. In another study with troglobitic fish *Ancistrus cryptophthalmus* Reis 1987 and *A. formoso* Sabino and Trajano 1992 phototactic behavior was reduced or absent in populations with reduced eyes due to decreased sensitivity to light or a fixed behavioral regression (Bessa and Trajano 2001).

In the study of cavefish *Pimmelodela kronei* Miranda Ribeiro 1907 and *Tricomycerus itacarambiensis* Trajano e Pinna 1996, *P. kronei*'s semi-pigmented population showed attenuated photonegative behavior while the depigmented population tended to be photopositive. On the other hand, albino individuals of the cave catfish *T. itacarambiensis* were more photonegative than the pigmented ones (Trajano and Gehard 1997). This is because fish are able to react to light through their skin (extraocular photoreception) which may cause the melanic pigmentation to change, besides the pineal photoreceptors that are not totally reduced and they may be involved in light perception (Trajano and Gehard 1997).

For diplopods, only species with absence of eyes presented photoreceptors in the integument (Cloudsley-Thompson 1951). Regarding Polydesmida, some species present photoreceptors at the end of the antenna (Fuhrmann 1922 *apud* Cloudsley-Thompson 1951). Thus, probably the non-correlation between light reaction and melanic pigmentation is due to the absence of integumentary photoreceptors, because there are no records of photoreceptors in the integument of *Pseudonannolene* diplopods. These observations show the need for detailed studies of millipedes integument for understanding its function as a possible light receiver.

In conclusion, it was observed that all morphotypes of diplopods studied herein were photophobic in the tested light intensities, and photophobia can be considered a plesiomorphic character for the group; the observed intra- and interspecific morphological variations demonstrate that photophobia is apparently related to eye patterns (ommatidia number and ocular area) different from that observed for other cave species and, apparently, the integument in the *Pseudonannolene* is not related to the perception of light as observed in other diplopods.

### **Acknowledgments**

We specially thank Jonas E. Gallão, Diego M. von Schimonsky and Camile S. Fernandes for providing part of material studied here and for informations of localities, to Ramiro H. dos Santos and Fabiano for assistance in field; Camile S. Fernandes, Tamires Zepon and Diego M. von Schimonsky for suggestions in the work; to Carmem Fontanetti, Amazonas Chagas-Jr and Marcelo A. Fernandes, for criptics; to Angélica Maria Penteadó Martins Dias, coordinator of National Institute of Science and

Technology of the Hymenoptera Parasitoids from Brazilian Southeast Region, INCT Hympar Sudeste (in Portuguese) – FAPESP #2008/57949-4 and CNPq # 573802/2008-4, for Stereomicroscope use; to Luciana B. R. Fernandes, for images obtained through the stereomicroscope; to Rodrigo V. Mello for editing the images; to Diego M. von Schimonsky for map confection; to Bianca Rantin for helping with the english; to International Paper (Rafael Silva and Miguel Magela) for support and access to caves of Altinópolis. We also thank ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação à Biodiversidade) for collection license (28992-7), to PPG-ERN (Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais – UFSCar) for infrastructure to develop this work, to CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) for Master scholarship to JSG (132457/2015-6) and partial financing to MEB (303715/2011-1), and to FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) for partial financing to MEB (2010/08459-4 and 2008/05678-7).

### References

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes G, Leonardo J, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22:711-728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Ayres, M (2007). *BioEstat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Mamirauá.
- Barlow CA (1957) A factorial analysis of distribution in three species of diplopods. *Tijdschrift voor Entomologie* 100: 349-426.
- Barr TC, Holsinger JR (1985) Speciation in Cave Faunas. *Annu Rev Ecol Syst* 16:313-337
- Bessa E, Trajano E (2001) Light reaction and cryptobiotic habits in armoured catfishes, genus *Ancistrus*, from caves in Central and Northwest Brazil (Siluriformes: Loricariidae). *Mémoires de biospéologie* 28:29-37
- Bichuette ME (2003) Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gênero *Ituglanis* (Siluriformes:Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás. Tese (Doutorado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo
- Bichuette M, Trajano E (1999) Light reaction, spontaneous and feeding behaviour in epigeal and cave *Potamolithus* species from upper Ribeira Valley, Southeastern Brazil (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae) - 26:1-6
- Brasil (2014). Ministério do Meio Ambiente Portaria nº 444 de 17 de Dezembro de 2014. *Diário Oficial da União*, Seção 1, 245: 121 – 126
- Borowsky B (2011) Responses to light in two eyeless cave dwelling amphipods (*Niphargus ictus* and *Niphargus frasassianus*). *J Crustacean Biol* 31:613-616. doi: 10.1651/10-3450.1
- Casey N (1960) Speciation in North American Cave Millipedes. 1960 *The American Midland Naturalist* 64:116-122. Doi: 10.2307/2422896
- Christiansen K (1962) Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca* 2:76-78
- Cloudsley- Thompson J (1951) On the responses to environmental stimuli, and the sensory physiology of Millipedes (Diplopoda). In: *Proceedings of the Zoological Society of London*. vol 2. Wiley Online Library, pp 253-277. doi: 10.1111/j.1096-3642.1951.tb00795.x

- Cullingford CHD (1962) Cave fauna and flora. In: British Caving, an introduction to speleology, 2 ed  
London:Routledge and Kegan Paul, pp. 347-389.
- Culver DC (1982) Cave life: evolution and ecology. Harvard University Press, Cambridge
- Enghoff H, Golovatch S, Short M, Stoev P, Wesener T (2015) Diplopoda—taxonomic overview. In:  
Minelli A (ed) The Myriapoda, Volume 2. Brill, pp 363-453. doi: 10.1163/9789004188273\_017
- Fišer Ž, Novak L, Luštrik R, Fišer C (2016) Light triggers habitat choice of eyeless subterranean but not  
of eyed surface amphipods. The Science of Nature 103:1-12. doi 10.1007/s00114-015-1329-9
- Fontanetti CS (2002) Taxonomic Importance of the Prefemoral Process of the first Pair of Legs in Males  
of the Genus *Pseudonannolene* (Diplopoda, Siprostreptida). Folia Biol-Krakow 50: 199-202
- Fuhrmann H (1922) Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Tracheaten. I. Die antennalen  
Sinnesorgane der Myriapoden. — Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 119: 1-52.
- Golovatch SI, Kime RD (2009) Millipede (Diplopoda) distributions: a review. Soil Organisms 81:565-  
597
- Hopkin SP, Read HJ (1992) The biology of millipedes. Oxford University Press, New York
- Iniesta LFM, Ferreira RL (2014) New species of *Pseudonannolene* Silvestri, 1895 from Brazilian  
limestone caves with comments on the potential distribution of the genus in South America  
(Spirostreptida: Pseudonannolenidae). Zootaxa 3846:361-397. doi: 10.11646/zootaxa.3846.3.3
- Iniesta LFM, Ferreira RL (2015) *Pseudonannolene lundi* n. sp., a new troglobitic millipede from a  
Brazilian limestone cave (Spirostreptida: Pseudonannolenidae). Zootaxa 3949:123-128. doi:  
10.11646/zootaxa.3949.1.6
- Kruskal WH, Wallis WA(1952) Use of ranks in one-criterion variance analysis. J Am Stat Assoc 47.260:  
583-621
- Langecker T (1992) Light sensitivity of cave vertebrates. Behavioral and morphological aspects. In:  
Camacho AI (ed) The natural history of biospeleology. Madrid, Museo Nacional de Ciencias  
Naturales, pp 295-326
- Makarov SE (2015) Diplopoda—integument. In: Minelli A (ed) The Myriapoda, Volume 2. Brill, pp 69-  
99. doi: 10.1163/9789004188273\_004
- Mauriès JP (1987) Cambalides nouveaux et peu connus d'Asie, d'Amérique et d'Océanie. II.  
Pseudonannolenidae, Choctellidae (Myriapoda, Diplopoda). Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 9,  
169–199.
- McKillup SC (1988) Behaviour of the millipedes *Ommatoiulus moreletii*, *Ophiulus verruculiger* and  
*Oncocladosoma castaneum* in response to visible light; an explanation for the invasion of houses  
by *Ommatoiulus moreletii*. J Zool 215: 35-46. doi: 10.1111/j.1469-7998.1988.tb04883.x
- Moracchioli N (1994) Estudo da Biologia de *Aegla* spp. Cavernícolas do Vale do Alto Rio Ribeira, São  
Paulo (Crustacea: Anomura: Aeglidae). Dissertação (Mestrado em Zoologia). Instituto de  
Biociências, Universidade de São Paulo
- Müller CH, Sombke A (2015) Diplopoda—sense organs. In: Minelli A (ed) The Myriapoda, Volume 2.  
Brill, pp 181-235. doi: 10.1163/9789004188273\_010
- Park O, Roberts T, Harris S (1941) Preliminary analysis of activity of the cave crayfish, *Cambarus  
pellucidus*. Am Nat 154-171

- Parzefall J (1986) Behavioural ecology of cave-dwelling fishes. In: The Behaviour of teleost fishes. Springer, pp 433-45. doi: 10.1007/978-1-4684-8261-4\_17
- Rantin B, Bichuette ME (2013) Phototactic behaviour of subterranean Copionodontinae Pinna, 1992 catfishes (Siluriformes, Trichomycteridae) from Chapada Diamantina, central Bahia, northeastern Brazil. Int J Speleol 42:7. doi: 10.5038/1827-806X.42.1.7
- Schubart O (1944) Os Diplopodos de Pirassununga. Acta zool. Lilloana, 2:321–440.
- Toye S (1966) The reactions of three species of Nigerian millipedes (*Spirostreptus assiniensis*, *Oxydesmus* sp., and *Habrodesmus falx*) to light, humidity and temperature. Entomol Exp Appl 9:468-483. doi: 10.1111/j.1570-7458.1966.tb01007.x
- Trajano E (1987) Fauna cavernícola brasileira: composição e caracterização preliminar. Rev Bras Zool 3:533-561. doi: 10.1590/S0101-81751986000400004
- Trajano E (1993) A review of biospeleology in Brazil Bol Soc Venez Espeleol 27:18-23
- Trajano E, Bichuette ME, Batalha MA (2012) Estudos ambientais em cavernas: os problemas da coleta, da identificação, da inclusão e dos índices. Espeleo-Tema:13
- Trajano E, Cobolli M (2012) Evolution of Lineages. In: White WB, Culver DC (ed) Encyclopedia of caves, 2º ed. Academic Press, Oxford, pp 295-304
- Trajano E, Gerhard P (1997) Light reaction in brazilian cave fishes (Siluriformes: Pimelodidae, Trichomycteridae, Loricariidae) Mémoires de biospéologie 24:127-138
- Trajano E, Golovatch S, Geoffroy J, Pinto-da-Rocha R, Fontanetti C (2000) Synopsis of Brazilian cave-dwelling millipedes (Diplopoda). Papéis Avulsos de Zoologia 41:259-287
- Trajano E, Souza A (1994) The behavior of *Ancistrus cryptophthalmus*, an armored blind catfish from caves of Central Brazil, with notes on syntopic *Trichomycterus* sp.(Siluriformes, Loricariidae, Trichomycteridae) Mémoires de Biospéologie 21:151-159
- Wilkens H (2010) Genes, modules, and the evolution of cave fish. Heredity, Edinburgh, v. 105, pp. 413-422. doi:10.1038/hdy.2009.184

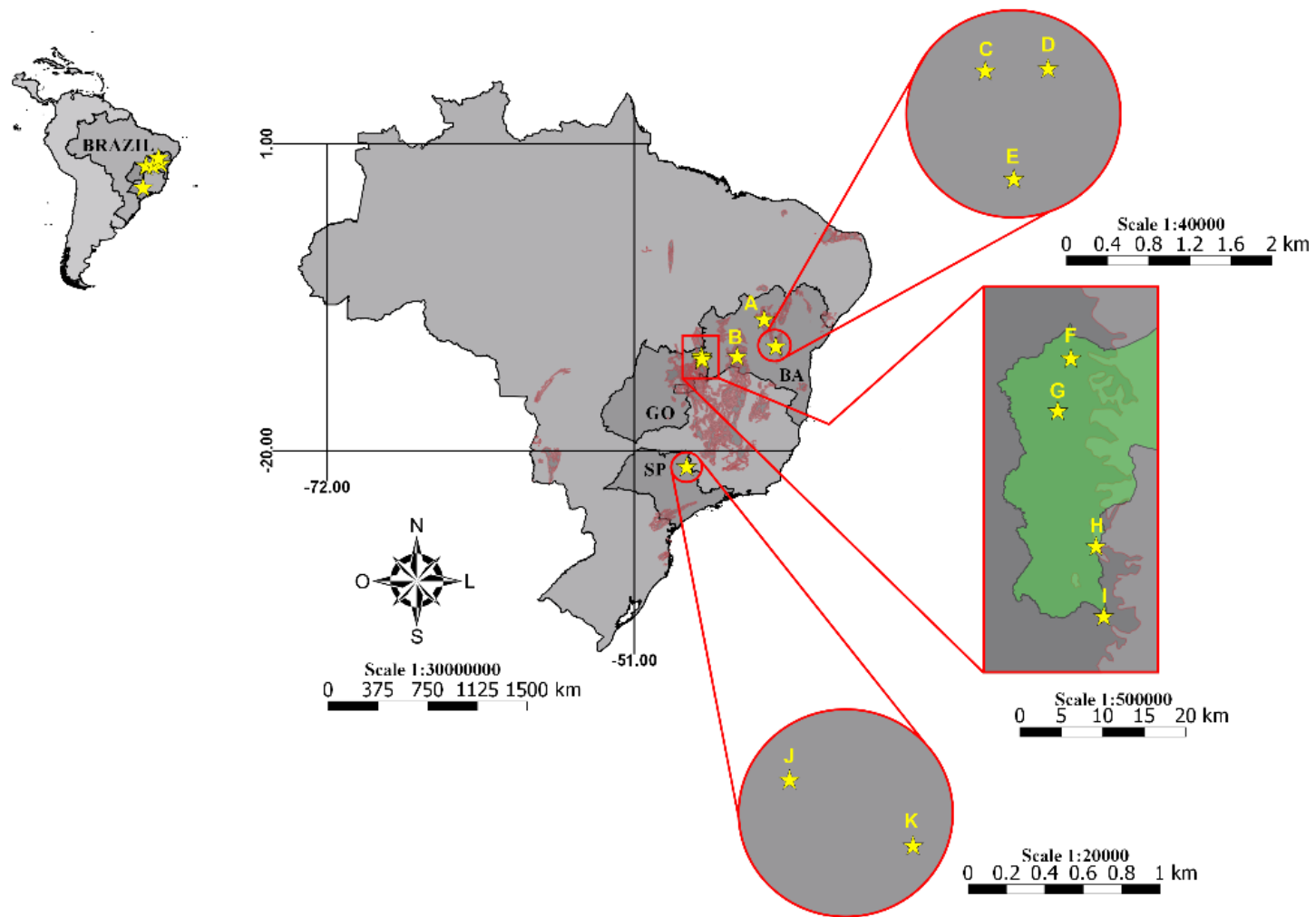


Fig. 1

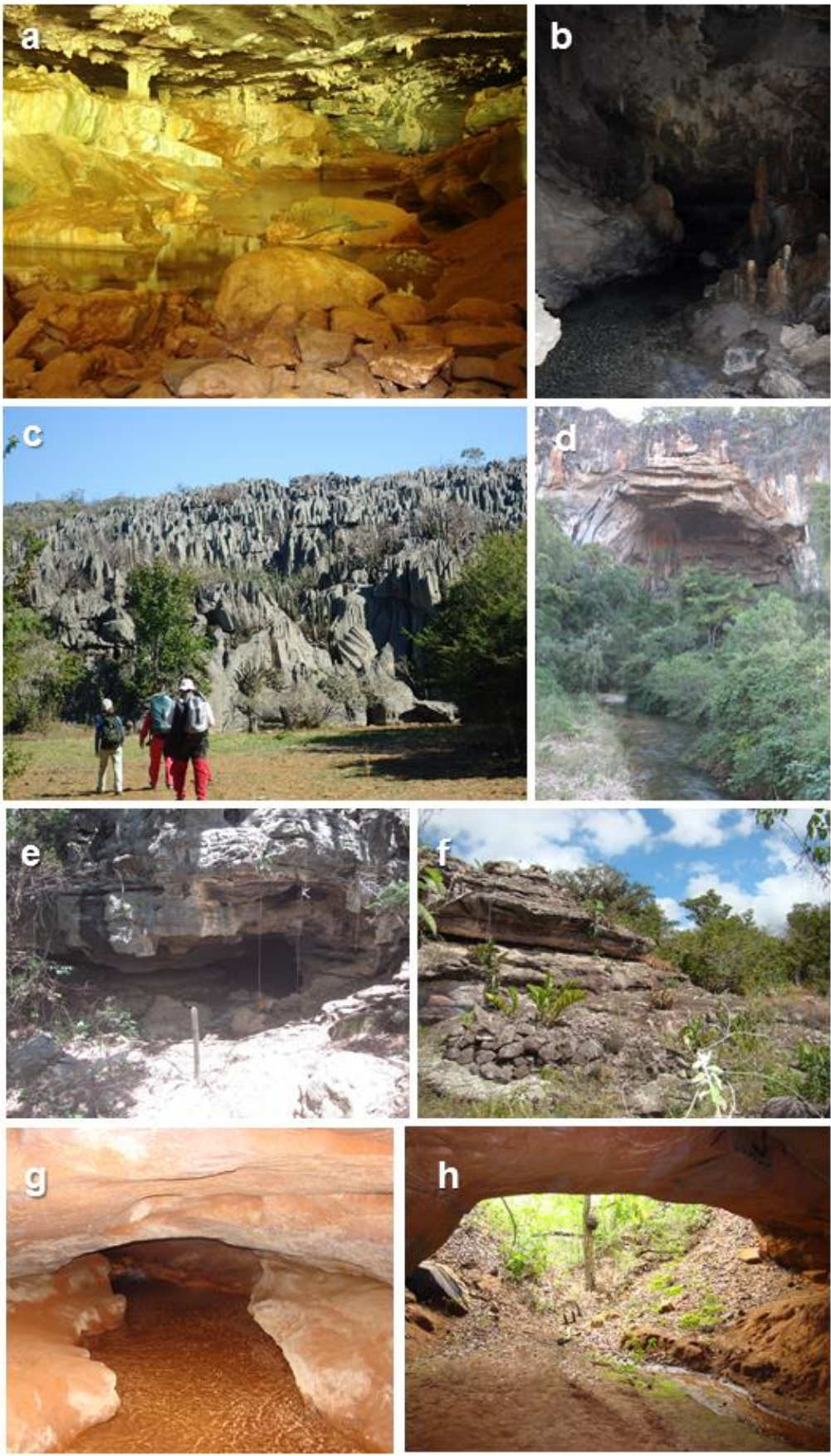
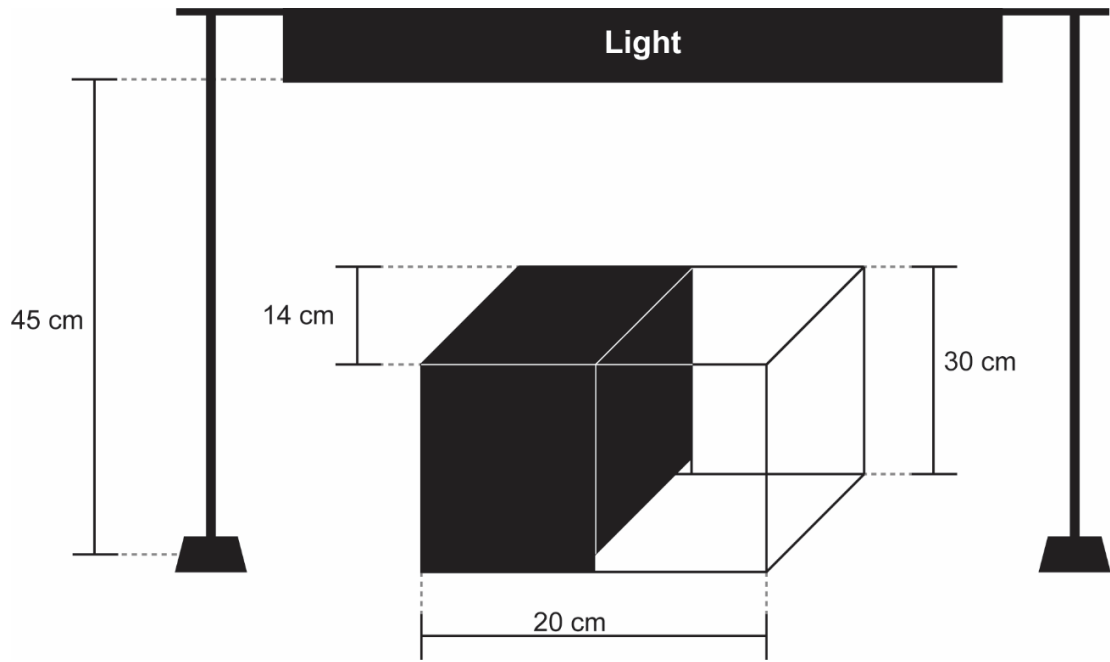


Fig. 2





**Fig. 3**

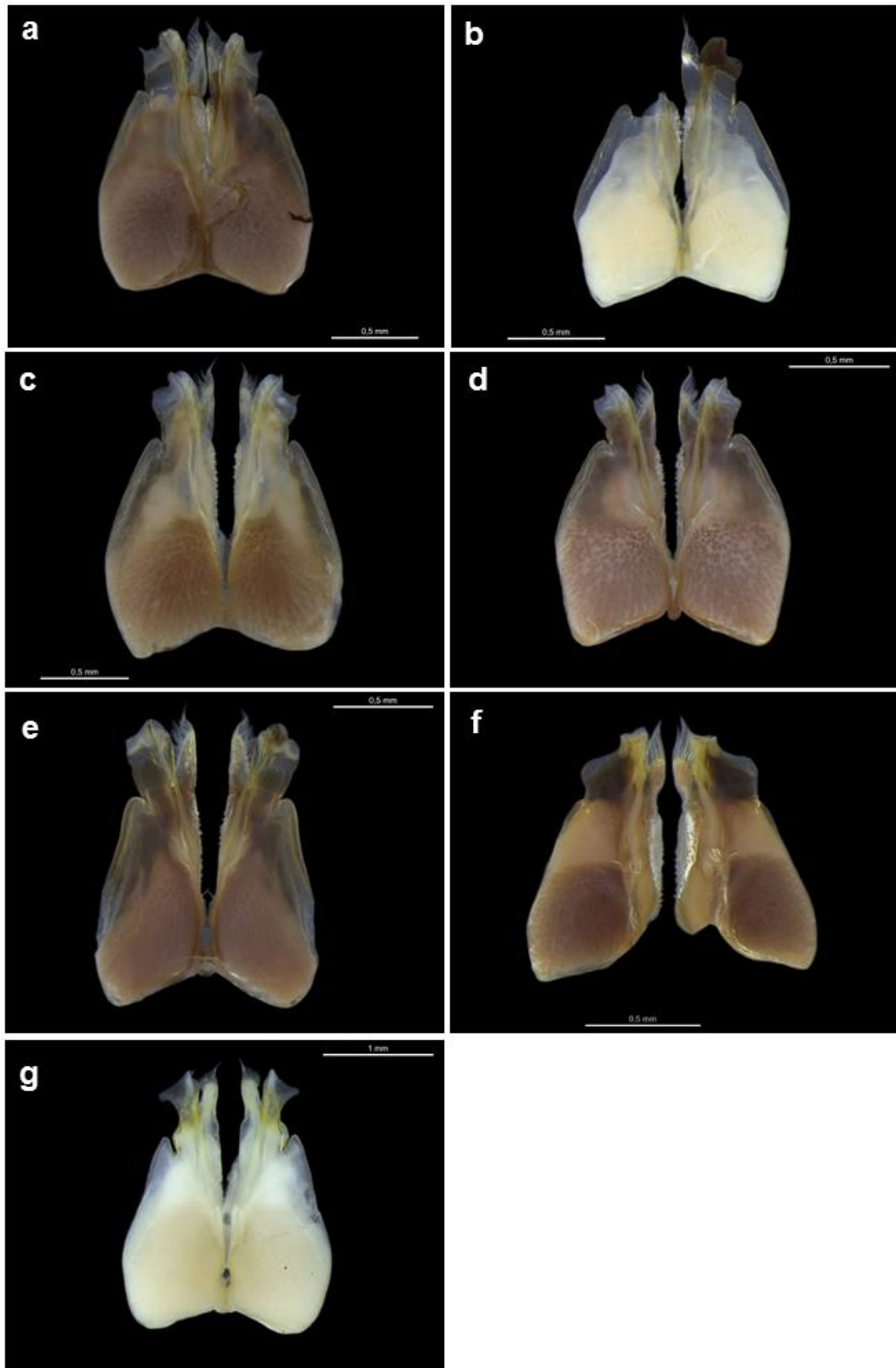


Fig. 4

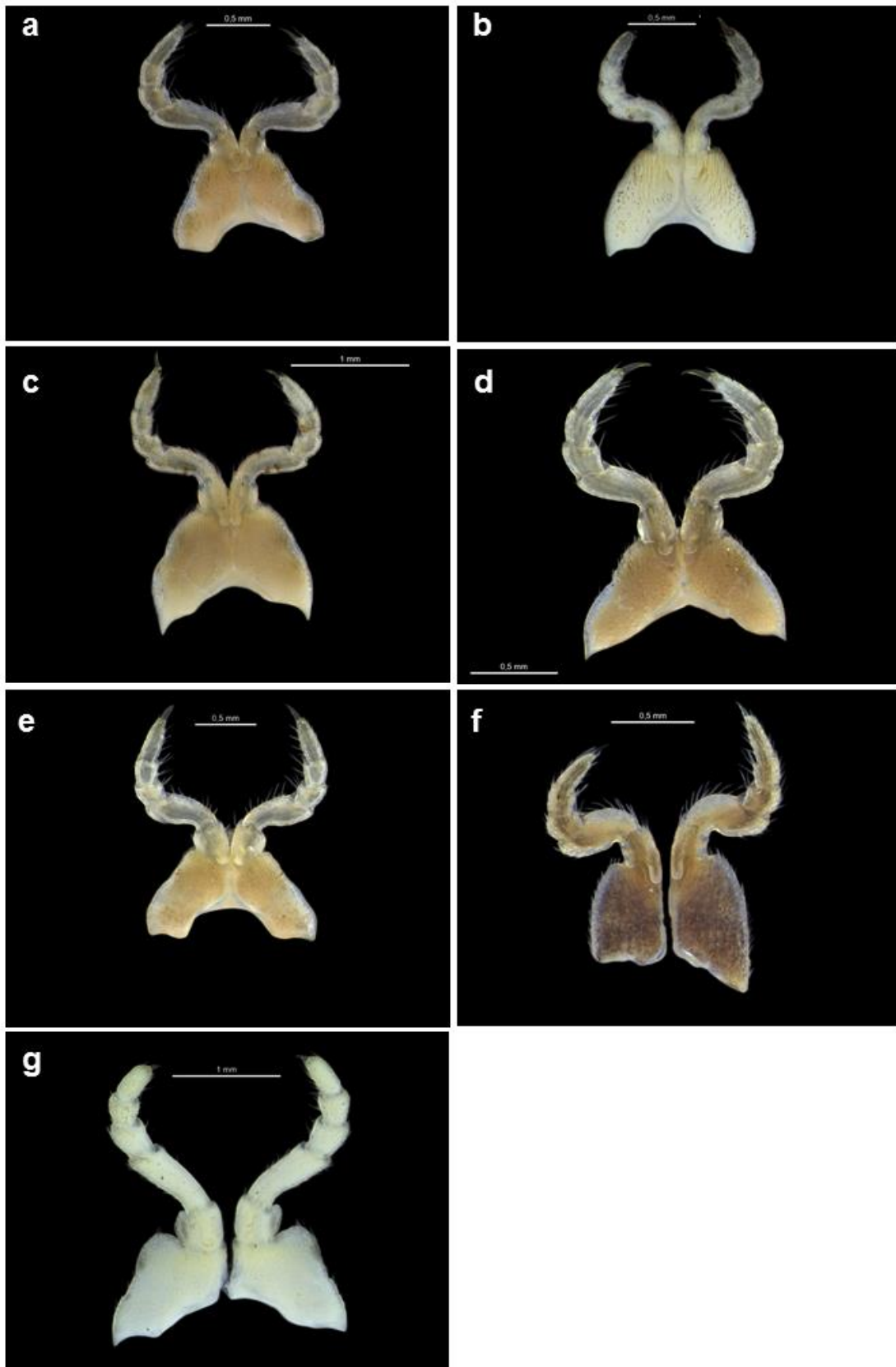


Fig. 5



Fig. 6

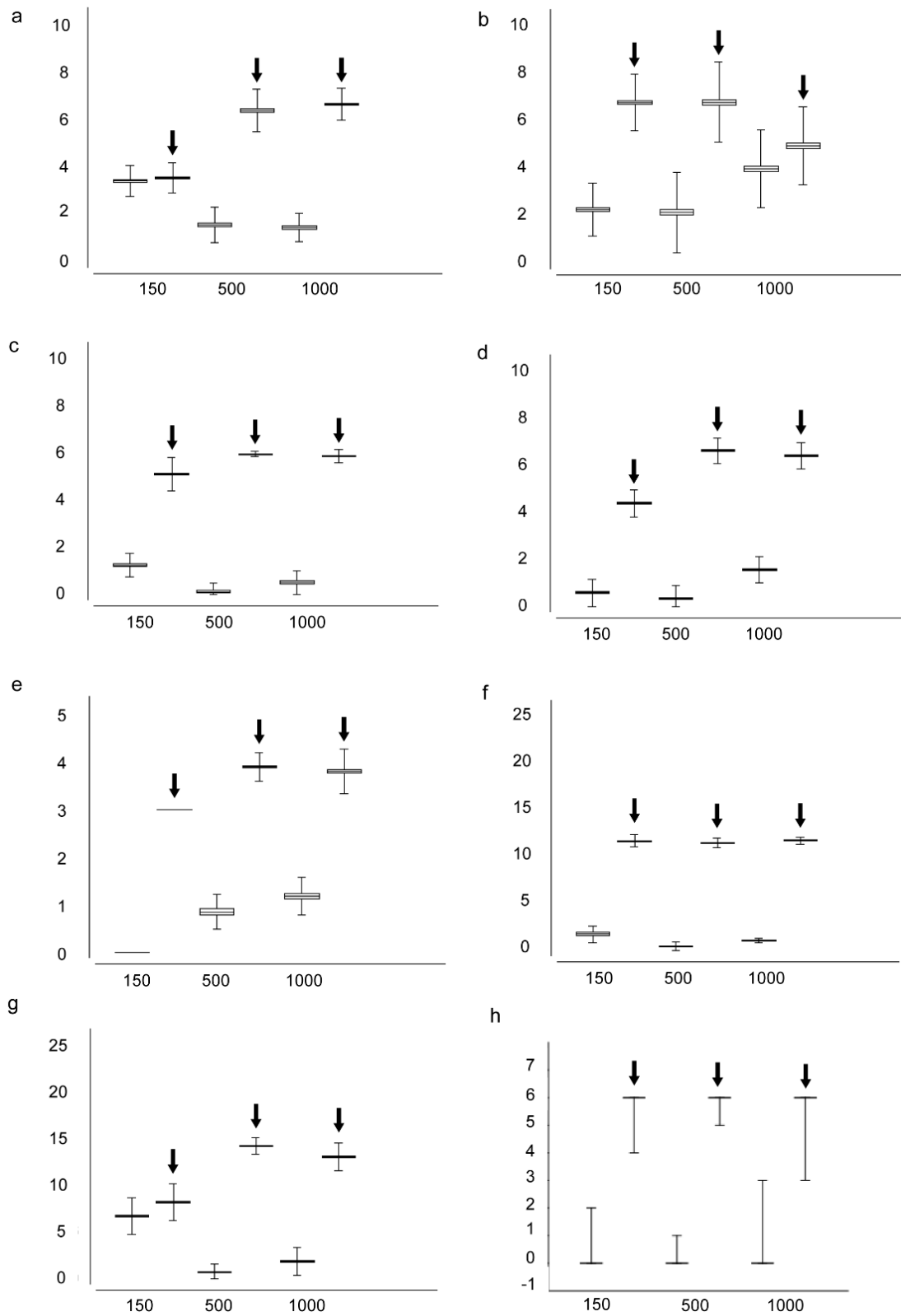
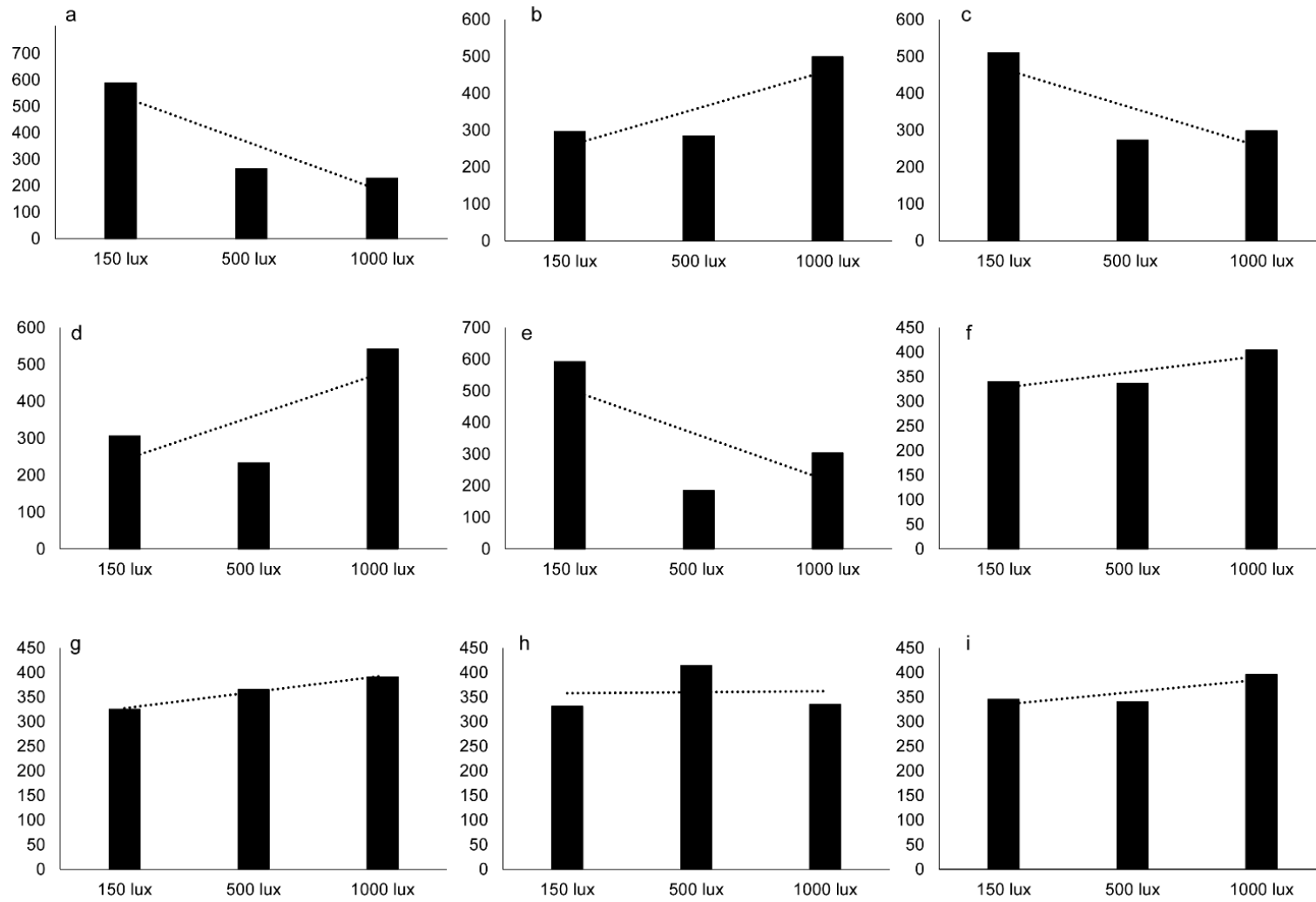


Fig. 7



**Fig. 8**

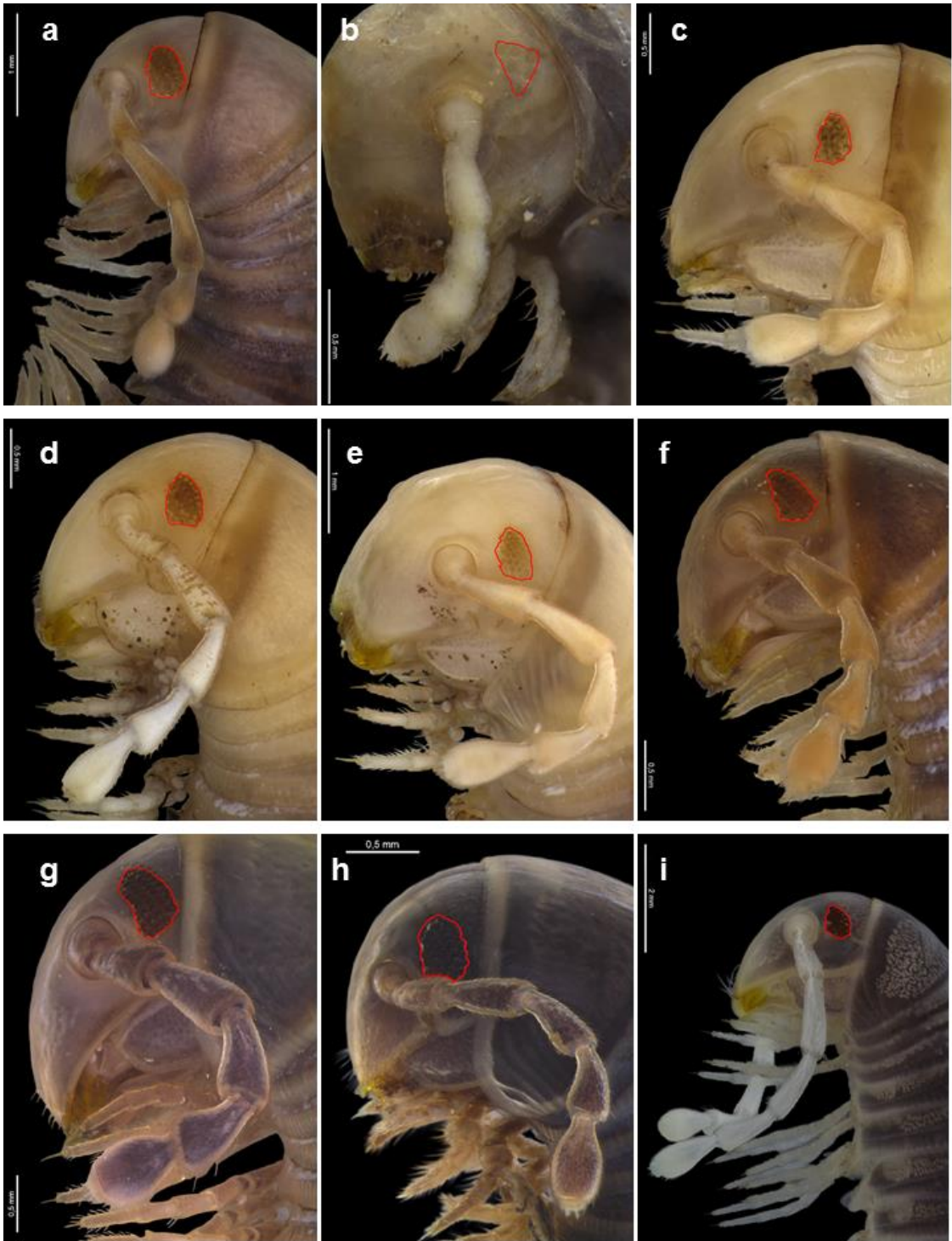
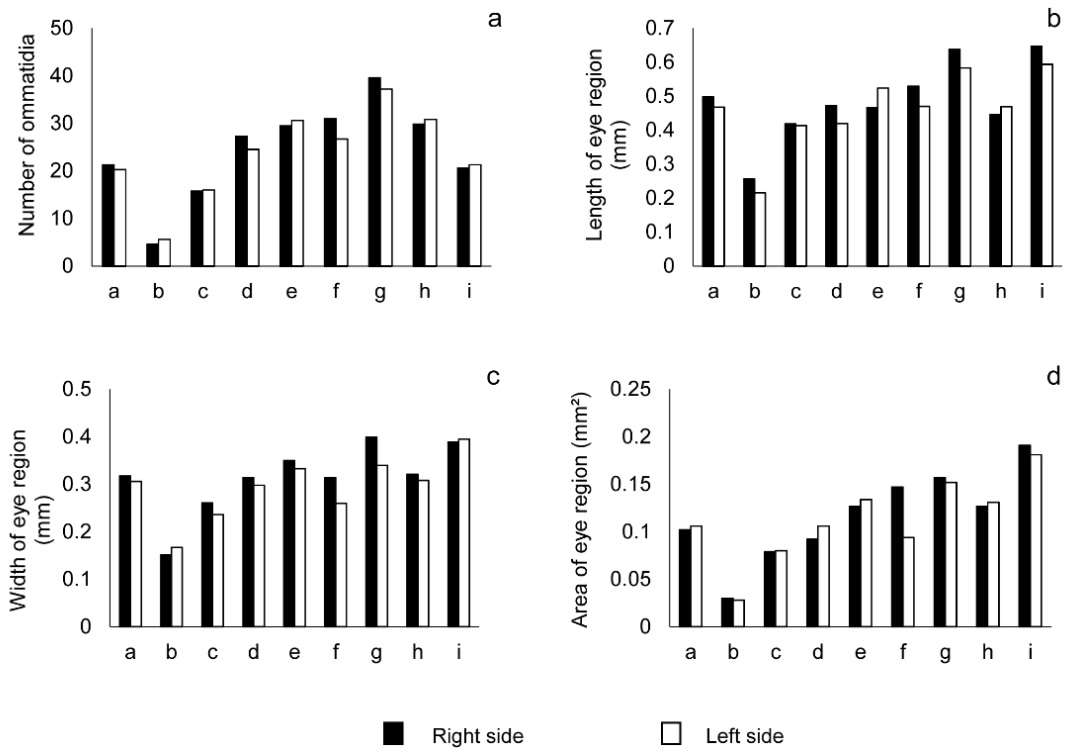


Fig. 9



**Fig. 10**