



ECOLOGIA DE PEIXES DE RIACHOS DE CAVERNAS E OUTROS HABITAT SUBTERRÂNEOS

Maria Elina Bichuette^{1*}

¹ Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Laboratório de Estudos Subterrâneos, Via Washington Luís, km 235, CEP 13565-905, São Carlos, SP, Brasil.

E-mail: lina.cave@gmail.com (*autora correspondente)

Resumo: O Brasil desponta como um país rico em cavidades naturais subterrâneas, com mais de 20.000 cavernas cadastradas oficialmente. Além das cavernas, as quais se desenvolvem em diferentes tipos de rocha, há outros habitat subterrâneos (hipógeos) com corpos d'água na forma de drenagens (riachos de nível de base), de afloramentos do freático (zona saturada) em cavernas inundadas ou na forma de poças e lagos dentro de cavidades, além de bolsões de aquíferos superiores formados por água de infiltração na rocha. Em alguns casos, as águas subterrâneas não afloram em cavidades, e sim em aluviões próximos a rios, representando uma zona hiporreica. A ictiofauna subterrânea brasileira é composta por peixes restritos às cavernas e outros habitat subterrâneos (geralmente categorizados como troglóbios/estigóbios) ou por espécies que possuem populações bem estabelecidas nestes habitat, mas que também ocorrem em riachos e corpos d'água da superfície (categorizados como troglófilos). Atualmente há mais de 80 espécies de peixes com populações troglóbias e troglófilas no Brasil. Alguns estudos populacionais para peixes troglóbios/freatóbios apresentam estimativas de tamanhos e densidades populacionais variáveis, geralmente caracterizadas por populações pequenas; uma tendência ao sedentarismo; baixos valores de fator de condição e estratégias de ciclos de vida tendendo ao K dentro do *continuum* r-K. Estas características são relacionadas às condições abióticas únicas destes habitat, tais como aporte de nutrientes baixo, infrequente e muitas vezes imprevisível, o que pode representar um filtro acentuado. Em relação à conservação, os peixes de riachos de cavernas e de outros habitat subterrâneos encontram-se ameaçados e a maioria das espécies descritas formalmente está inserida em listas de fauna ameaçada no Brasil, apenas quatro espécies foram incluídas e avaliadas globalmente (a piaba *Stygichthys typhlops* e os bagres *Pimelodella kronei*, *Phreatobius cisternarum* e *Phreatobius sanguijuela*).

Palavras chave: Peixes subterrâneos; Cavernas; Freático; Epicarste; Ecologia; Conservação; Brasil.

ECOLOGY OF FISHES OF CAVE STREAMS AND OTHER SUBTERRANEAN HABITAT: Brazil is rich in caves, with more than 20,000 officially registered. In addition to the caves, which develop in different types of rock, there are other subterranean habitat (hypogean) with bodies of water in the form of drainages (level base streams), outcrops of the water table (saturated zone) in flooded caves or in the form of pools and lakes within caves, in addition to upper aquifers formed by infiltration of water in the rock. In some cases, groundwater does not emerge in caves, but in alluviums close to rivers, representing a hyporeic zone. The Brazilian subterranean ichthyofauna is composed of fish restricted to caves and other subterranean habitat (generally categorized as troglobites / stygobites) or species that have well-established populations in these habitat, but which also occur in streams and bodies of water on the surface (categorized as troglophilic). Currently, there are more than 80 species of fish with troglöbitic and troglöphilic populations in Brazil.

Some population studies show estimates of varying population sizes and densities, generally characterized by small populations; a tendency towards a sedentary lifestyle; low condition factor values and life cycle strategies tending to K within the r-K *continuum*. These characteristics are related to the unique abiotic conditions of these habitat, such as low, infrequent and often unpredictable supply of nutrients, which can represent an accentuated filter. In relation to conservation, subterranean fish are threatened and most of the species formally described are included in lists of threatened fauna in Brazil. Only four species have been included and evaluated globally (*Stygichthys typhlops*, *Pimelodella kronei*, *Phreatobius cisternarum* and *Phreatobius sanguijuela*).

Keywords: Cave fishes; Caves; Phreatic; Epicarste; Ecology; Conservation; Brazil.

INTRODUÇÃO

Meio subterrâneo – conceitos e habitat

O meio subterrâneo ou hipógeo compreende os espaços interconectados do subsolo, com dimensões variáveis, desde milímetros a grandes dimensões (cavernas), que foram formados em rocha maciça e estão preenchidos por água ou ar (Juberthie 2000). Quando comparado ao meio epígeo (superfície), o ambiente subterrâneo apresenta algumas particularidades: ausência permanente de luz nas zonas profundas, acarretando a exclusão de organismos fotossintetizantes, o que geralmente resulta em condições de escassez alimentar e dependência de itens alóctones, tendência à estabilidade térmica e elevada umidade relativa do ar, aproximando-se da saturação. Estas últimas relacionadas ao efeito tampão da rocha circundante (Culver & Pipan 2009).

Organismos regularmente encontrados em ambientes subterrâneos são classificados considerando-se suas histórias ecológico-evolutivas. Assim, a classificação tradicional considerada por Schiner-Racovitza em 1907 discute a ocorrência ou não no meio superficial (epígeo) e a ocorrência de estados de caráter relacionados ao isolamento no meio hipógeo: populações troglógenas - habitam o meio hipógeo regularmente, no entanto, devem retornar periodicamente à superfície para completarem seu ciclo de vida; populações troglófilas - capazes de colonizar efetivamente tanto o meio hipógeo quanto o epígeo, são os subterrâneos facultativos; populações troglóbias - restritos ao meio subterrâneo, incapazes de estabelecer populações epígeas (Holsinger & Culver 1988). Troglóbios podem apresentar características relacionadas ao

isolamento em habitat subterrâneos, definidas e nominadas como troglomorfismos (Christiansen 2012). É comum em várias citações a peixes que ocorrem em habitat subterrâneos a denominação “peixes troglomórficos”.

O Brasil desponta como um país rico em cavidades naturais subterrâneas, com mais de 20.000 cavernas cadastradas oficialmente (CANIE 2021). Além das cavernas, as quais se desenvolvem em diferentes tipos de rocha ou sedimentos (calcários, dolomitos, arenitos, quartzitos, granitos, minérios de ferro), há outros habitat subterrâneos com corpos d’água na forma de drenagens (riachos de nível de base que conectam-se ou não com a superfície por sumidouros ou ressurgências), de afloramentos do freático (zona saturada) em cavernas inundadas ou na forma de poças e lagos dentro de cavidades, e, de bolsões de aquíferos superiores formados por água de infiltração na rocha, definido como epicarste que pode formar tributários vadosos (Figura 1a–d). A maior parte das cavernas desenvolve-se em terrenos cársticos (principalmente em rochas carbonáticas), que representa uma feição geomorfológica devido a dissolução química da rocha. Em alguns casos, as águas subterrâneas não afloram em cavidades, e sim em aluviões próximos a rios, representando um horizonte freático.

A ictiofauna subterrânea brasileira destaca-se por sua diversidade taxonômica, tanto em nível familiar (sete famílias) quanto genérica (13 gêneros). Atualmente há registro de 36 táxons exclusivamente subterrâneos (populações troglóbias), distribuídos em sete famílias, ocorrendo em cavernas e outros habitat hipógeos de cinco bacias hidrográficas (Tabela 1, Figura 2a–c). A grande maioria pertence à ordem Siluriformes

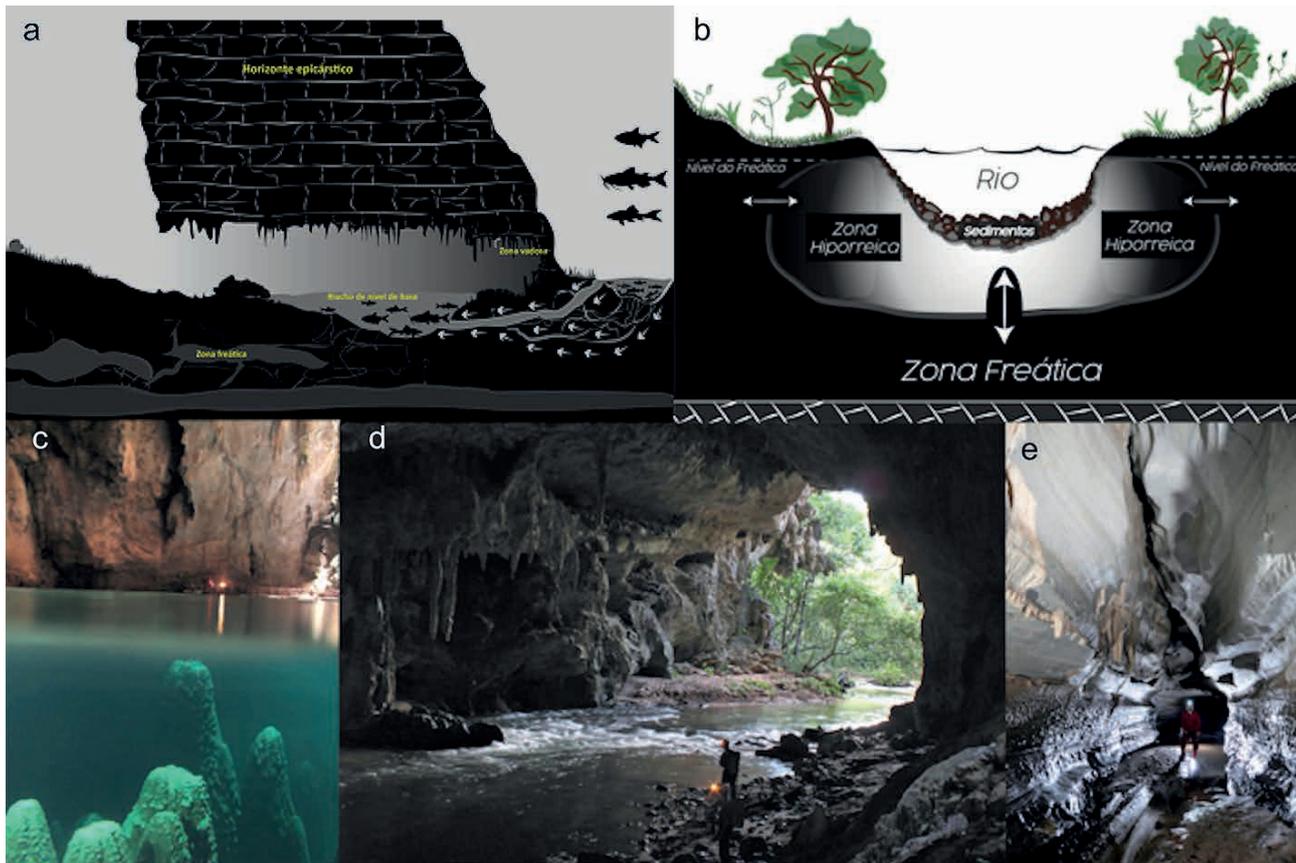


Figura 1. Habitat aquáticos subterrâneos. a) riachos de nível de base interconectado com a superfície, freático, zona vadosa e epicarste; b) Zona hiporreica; c) Caverna inundada (Abismo Anhumas, Mato Grosso do Sul); d) Sumidouro (Lapa São Vicente, Goiás).

Figure 1. Subterranean aquatic habitat. a) base level streams interconnected with the surface, water table, vadose zone and epikarste; b) Hyporheic zone; c) Flooded cave (Abismo Anhumas, Mato Grosso do Sul); d) Sumidouro (Lapa São Vicente, Goiás).

(bagres e cascudos), principalmente das famílias Trichomycteridae e Heptapteridae (Trajano & Bichuette 2010) (Figura 2a).

Os países com a maior riqueza de peixes hipógeos são China (+79 espécies) e Brasil (36 espécies). Entretanto, o Brasil compara-se à China quanto à diversidade filogenética (10 gêneros em quatro famílias – gêneros *Bibarba*, *Oreonectes*, *Paralepidocephalus*, *Protocobitis*, *Pseudosinocyclocheilus*, *Sinocyclocheilus*, *Triplophysa*, *Troglonectes*, *Xiueranbagrus*, *Yunannilus*) (Niemiller *et al.* 2019), o que demonstra que o Brasil além de rico taxonomicamente, pode ser considerado diverso filogeneticamente. Tal fato, juntamente com as cerca de 50 populações troglófilas que ocorrem no Brasil, (Bichuette & Trajano 2003, Trajano & Bichuette 2010, Rabello 2021), evidenciam a urgência da proteção de habitat subterrâneos e dos peixes que aí ocorrem.

Os peixes subterrâneos brasileiros ocupam uma grande diversidade de habitat, com características

variáveis, desde riachos de nível de base de fluxo rápido ou lântico, epicarste alimentando tributários vadosos (aquíferos superiores), além de zonas saturadas de lençóis freáticos, representado por cavernas inundadas. Peixes isolados nestes tipos de ambientes são adaptados a diferentes condições ecológicas, variando desde uma acentuada escassez alimentar, frequentemente sazonal, até uma relativa estabilidade climática e, em alguns casos, abundância de recursos alimentares.

Os bagrinhos da família Trichomycteridae (ordem Siluriformes) despontam com quatro gêneros (*Trichomycterus*, *Ituglanis*, *Glaphyropoma* e *Copionodon*) em 15 espécies (Figura 3a) e ocorrem em diversos tipos de habitat, como riachos de nível de base, epicarste, tributários vadosos alimentados por águas do epicarste e zona saturada (freático) (Figura 4). Siluriformes da família Heptapteridae representam o segundo grupo com representantes exclusivos em águas

Tabela 1. Peixes subterrâneos brasileiros por região/tipo de rocha, bacias hidrográficas e habitat. Táxons não descritos foram designados com nomes das regiões de ocorrência (localidades), entre aspas.

Table 1. Brazilian subterranean fish by region / rock type, basins and habitat. Taxa not described were designated with names of the regions of occurrence (localities), in quotation marks.

Táxon	Região/Rocha	Bacia	Habitat
CHARACIFORMES			
Characidae			
<i>Stygichthys typhlops</i> Brittan & Böhlke, 1965	Minas Gerais/ Calcário	Médio Rio São Francisco	Freático superior (caverna)
GYMNOTIFORMES			
Sternopygidae			
<i>Eigenmannia vicentespelaea</i> Triques, 1996	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Riacho nível de base
SILURIFORMES			
Loricariidae			
<i>Hancistrus cryptophthalmus</i> Reis, 1987	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Riacho nível de base
<i>Ancistrus formoso</i> Sabino & Trajano, 1997	Mato Grosso do Sul/ Calcário	Alto Rio Paraguai	Caverna inundada
<i>Ancistrus</i> sp. “bodoquena”	Mato Grosso do Sul/ Calcário	Alto Rio Paraguai	Caverna inundada
Callichthyidae			
<i>Aspidoras mephisto</i> Tencatt & Bichuette, 2017	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Riacho nível de base
Trichomycteridae			
<i>Trichomycterus itacarambiensis</i> de Pinna & Trajano, 1996	Minas Gerais/ Calcário	Médio Rio São Francisco	Riacho nível de base
<i>Trichomycterus dali</i> Rizzato, Costa-Jr, Trajano, & Bichuette, 2011	Mato Grosso do Sul/ Calcário	Alto Rio Paraguai	Caverna inundada
<i>Trichomycterus rubbioli</i> Bichuette & Rizzato, 2012	Bahia/Calcário	Alto Rio Tocantins	Tributário vadoso
<i>Trichomycterus</i> sp. “ramalho”	Bahia/Calcário	Médio Rio São Francisco	Riacho nível de base
<i>Trichomycterus</i> sp. “iu iu”	Bahia/Calcário	Médio Rio São Francisco	Freático superior (caverna)
<i>Ituglanis passensis</i> Fernández & Bichuette, 2002	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Riacho nível de base
<i>Ituglanis bambui</i> Bichuette & Trajano, 2004	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Tributário vadoso
<i>Ituglanis epikarsticus</i> Bichuette & Trajano, 2004	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Epicarste
<i>Ituglanis ramiroi</i> Bichuette & Trajano, 2004	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Tributário vadoso
<i>Ituglanis mambai</i> Bichuette & Trajano, 2008	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Riacho nível de base
<i>Ituglanis boticario</i> Rizzato & Bichuette, 2014	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Riacho nível de base
<i>Ituglanis</i> sp. “terra ronca”	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Tributário vadoso

Tabela 1. Continua na próxima página...
Table 1. Continues on next page...

Tabela 1. ...continuação**Table 1.** ...continued

Táxon	Região/Rocha	Bacia	Habitat
<i>Ituglanis</i> sp. “posse”	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Riacho de nível de base
<i>Ituglanis</i> sp. “canastra”	Minas Gerais/ Calcário	Alto Rio São Francisco	Riacho nível de base
<i>Glaphyropoma spinosum</i> Bichuette, de Pinna & Trajano, 2008	Bahia/Arenito	Alto Rio Paraguaçu	Riacho nível de base
<i>Copionodon</i> sp. “igatu”	Bahia/Arenito	Alto Rio Paraguaçu	Riacho nível de base
Heptapteridae			
<i>Pimelodella kronei</i> (Ribeiro, 1907)	São Paulo/Calcário	Alto Rio Ribeira	Riacho nível de base
<i>Pimelodella spelaea</i> Reis, Bichuette & Trajano, 2007	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Tributário vadoso
<i>Pimelodella</i> sp. “açungui”	São Paulo/Evaporitos	Alto Rio Ribeira	Riacho nível de base
<i>Rhamdia enfernada</i> Bichuette & Trajano, 2005	Bahia/Calcário	Médio Rio São Francisco	Riacho nível de base
<i>Rhamdia</i> sp. “bodoquena”	Mato Grosso do Sul/ Calcário	Alto Rio Paraguai	Riacho nível de base
<i>Rhamdiopsis krugi</i> Bockmann & Castro, 2010	Bahia/Calcário	Alto Rio Paraguaçu	Freático superior (caverna)
<i>Rhamdiopsis</i> sp. “campo formoso”	Bahia/Calcário	Médio Rio São Francisco	Freático superior (caverna)
<i>Rhamdiopsis</i> sp. “cordisburgo”	Minas Gerais/ Calcário	Médio Rio São Francisco	Riacho nível de base
<i>Rhamdiopsis</i> sp. “caatinga”	Bahia/Calcário	Médio Rio São Francisco	Freático superior (caverna)
<i>Rhamdiopsis</i> sp. “ramalho	Bahia/Calcário	Médio São Francisco	Freático superior (caverna)
<i>Phenacorhamdia</i> sp. “posse”	Goiás/Calcário	Alto Rio Tocantins	Freático superior (caverna)
Phreatobiidae			
<i>Phreatobius cisternarum</i> Goeldi, 1905	Pará, Amazonas/ Aluvião	Amazonas	Freático (aluvião)
<i>Phreatobius dracunculus</i> Shibatta, Muriel-Cunha & de Pinna, 2007	Rondônia/Aluvião	Amazonas	Freático (aluvião)
<i>Phreatobius sanguijuela</i> Fernández, Saucedo, Carvajal-Vallejos & Schaefer, 2007	Rondônia/Aluvião	Amazonas	Freático (aluvião)

subterrâneas (10 espécies, gêneros *Rhamdia*, *Rhamdiopsis*, *Phenacorhamdia* e *Pimelodella*) (Figura 3b), também ocorrendo em diversos habitat, desde riachos de nível de base, tributários vadosos alimentados por epicarste, cavernas inundadas, e mesmo poças formadas por águas do hiporreico (Figura 4). Neste habitat único ocorre um bagrinho da família Phreatobiidae do gênero *Phreatobius* (Figura 3c) com três espécies

exclusivas da bacia Amazônia. Os microhabitat destes bagrinhos é formado por água de aquíferos, que afloram na serapilheira ou em poços artificiais cavados no solo, sendo estes ambientes sempre marginais a drenagens (Figuras 1b e 4) (Ohara *et al.* 2016). Os cascudinhos da família Loricariidae, estão representados por três espécies, todas do gênero *Ancistrus* (Figura 3d) e ocorrem em riachos de nível de base, em trechos de grande correnteza.

Duas ordens, Gymnotiformes e Characiformes e uma família de Siluriformes (Callichthyidae), possuem um único representante subterrâneo cada. Os peixes-elétricos da ordem Gymnotiformes vivem em águas turvas e / ou têm atividade noturna, orientando-se por eletrorrecepção, características úteis para um modo de vida subterrâneo. A espécie troglóbia, *Eigenmannia vicentespelaea* (Figura 3e), exemplo de peixe-elétrico, ocorre em um único sistema de cavernas no Brasil, em trechos de correnteza moderada em riachos de nível de base (Bichuette 2003, Bichuette & Trajano 2015). O único representante subterrâneo para a ordem Characiformes é a piaba emblemática *Stygichthys typhlops* (Figura 3f), drasticamente ameaçada e que necessita de esforços imediatos para sua conservação; essa espécie representa os graus de ameaça de outros peixes subterrâneos no Brasil, por isso é emblemática. *Stygichthys typhlops* utiliza os espaços de águas lânticas do freático da região de Jaíba (Minas Gerais). O acesso às suas populações ocorreu por meio de poços artificiais nos anos de 1960, sendo redescoberta em 2004 (Moreira *et al.* 2010). O cascudinho troglóbio *Aspidoras mephisto*, representa a única espécie de Callichthyidae troglóbia para a América do Sul. Esta espécie ocorre em três cavernas da região de Posse no estado de Goiás, com densidades populacionais elevadas e ameaças no seu entorno (Tencatt & Bichuette 2017) (Figura 3g).

As áreas cársticas de São Domingos, Posse e Mambai, região nordeste do estado de Goiás e bacia do Alto Rio Tocantins, é a mais rica em espécies subterrâneas (12 espécies) (Reis 1987, Triques 1996, Fernández & Bichuette 2002, Bichuette & Trajano 2004, Bichuette & Trajano 2008, Rizzato & Bichuette 2014, Tencatt & Bichuette 2017) e troglófilas (Bichuette & Trajano 2003). No entanto, os troglóbios mais especializados ocorrem em áreas cársticas do semi-árido localizadas na Bahia (bacias do Alto Rio Paraguaçu e do Médio Rio São Francisco). Dentre as nove espécies que ocorrem nesta região (gêneros *Copionodon*, *Glaphyropoma*, *Trichomycterus*, *Rhamdia* e *Rhamdiopsis*), as pertencentes ao gênero *Rhamdiopsis* são as mais especializadas, com estados de caráter relacionados ao isolamento em habitat hipógeos, como anofthalmia e despigmentação melânica cutânea, dentre outras especializações. Espécies do gênero *Rhamdiopsis* ocorrem em regiões onde

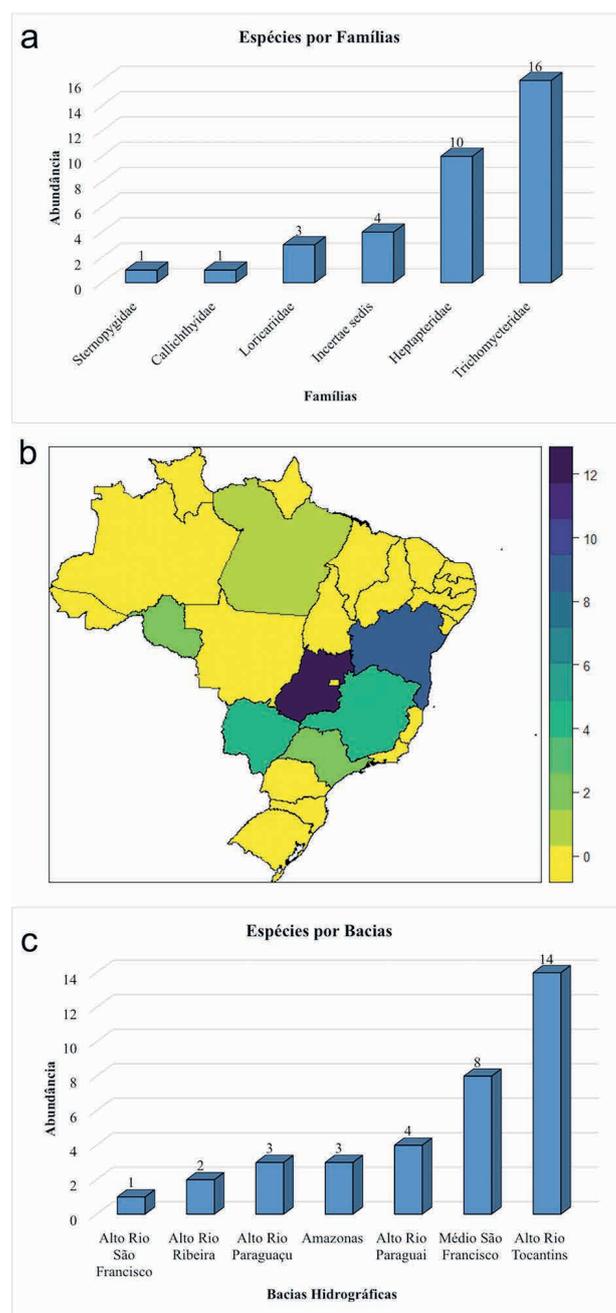


Figura 2. Distribuição e representatividade dos peixes subterrâneos brasileiros: a) por famílias; b) por regiões; c) por bacias hidrográficas.

Figure 2. Distribution and representativeness of Brazilian subterranean fish: a) by families; b) by regions; c) by Hydrographic Basins.

as drenagens superficiais não são perenes (bacia do Médio São Francisco). Neste caso, os peixes geralmente estão confinados às águas freáticas (Tabela 1, Figura 2c). A bacia do Alto Paraguai (nos estados do Mato Grosso e Mato Grosso do Sul) também mostra-se particularmente importante, mesmo que ainda a riqueza seja baixa, pois há ocorrência de populações de peixes em diversas



Figura 3. Representantes de peixes subterrâneos brasileiros. a) *Ituglanis passensis*; b) *Rhamdiopsis* sp. “caatinga”; c) *Phreatobius sanguijuella*; d) *Ancistrus cryptophthalmus*; e) *Eigenmannia vicentespelaea*; f) *Stygichthys typhlops*; g) *Aspidoras mephisto*.

Figure 3. Representatives of Brazilian subterranean fish. a) *Ituglanis passensis*; b) *Rhamdiopsis* sp. “caatinga”; c) *Phreatobius sanguijuella*; d) *Ancistrus cryptophthalmus*; e) *Eigenmannia vicentespelaea*; f) *Stygichthys typhlops*; g) *Aspidoras mephisto*.

cavernas inundadas desta região, o que implica em área potencial para elevada diversidade de troglóbios (Cordeiro 2014). Idealmente, diferentes tipos de evidências, tais como geomorfologia, evidências paleoclimáticas, biogeografia, devem ser consideradas a fim de revelar os processos mais prováveis que levam à diversificação da fauna subterrânea. Cabe ressaltar que a insuficiência amostral é grande em diversas regiões brasileiras (défice *Linneano*), principalmente nos estados do Mato Grosso, Amazonas, Pará, Maranhão, Ceará, Minas Gerais, Paraná, Santa Catarina, o que implica em um déficit *Wallaceano* (Whittaker *et al.* 2005), já que as distribuições geográficas são

pouco conhecidas e possuem inúmeras lacunas, representando um gargalo.

As populações troglófilas de peixes são particularmente importantes, e o Brasil também se destaca para esta categoria. A diferenciação entre peixes troglófilos e acidentais em cavernas depende de estudos populacionais com foco na distribuição e reprodução neste ambiente. Definir tais populações não é uma tarefa trivial e há ainda poucos estudos de cunho ecológico conduzidos até então, sendo a maioria sobre a ocorrência dos táxons ou aspectos da biologia, como dieta e reprodução (Bichuette & Trajano 2003). Peixes das ordens Siluriformes e Gymnotiformes tem

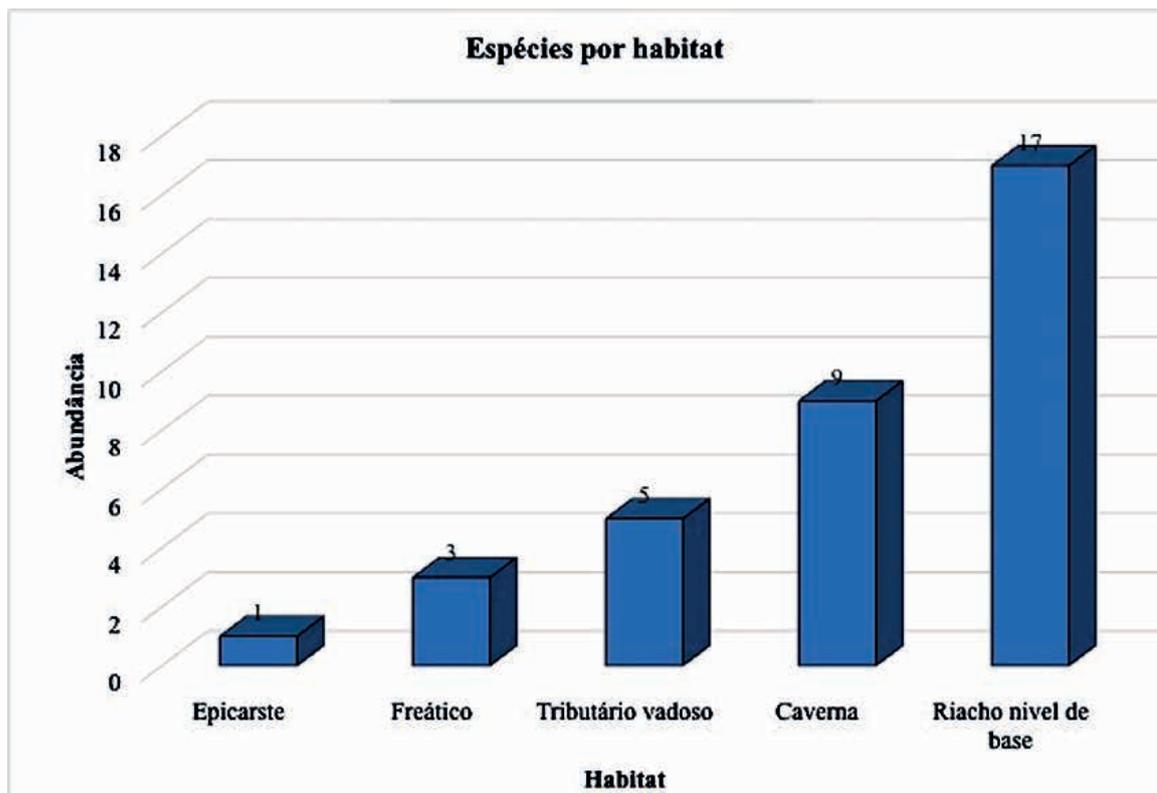


Figura 4. Representatividade dos peixes em habitat subterrâneos.

Figure 4. Representativeness of fish in subterranean habitat.

sido os mais recorrentes em cavernas dos estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais e São Paulo (Gerhard 1999, Bichuette & Trajano 2003, Trajano *et al.* 2009a, b, Secutti & Bichuette 2013, Ratton *et al.* 2018). Mesmo entre os Characiformes os registros têm sido recorrentes: populações de traíras da família Erythrinidae, frequentes em algumas cavernas que abrigam populações de presas potenciais (Bichuette & Trajano 2021), além de diversas espécies da família Characidae. Peixes de outras ordens também tem ocorrido como populações troglófilas tais como ciclídeos (Ordem Cichliformes), sinbranchídeos (ordem Synbranchiformes) e Cyprinodontiformes.

O Brasil destaca-se em termos mundiais em estudos ecológicos de peixes subterrâneos. Estes tiveram início nos anos 1990 (ver Trajano 2001 para um panorama amplo e, a partir dos anos 2000, alguns trabalhos gerais foram publicados (Trajano 2001). Estudos subsequentes foram então conduzidos com bagres das famílias Trichomycteridae e Heptapteridae, além de cascudos Loricariidae e os peixes-elétricos Sternopygidae (Bichuette 2003, Trajano &

Bichuette 2007, Bichuette & Trajano 2015, Guil 2011, Trajano *et al.* 2009b, Borghezian 2013). Esses trabalhos incluem informações sobre parâmetros populacionais, como tamanhos e densidades, movimentos de peixes e aspectos de histórias de vida, como alimentação, reprodução e taxas de crescimento.

Ecologia e Conservação

Habitat

Em relação aos habitat, os peixes subterrâneos brasileiros ocorrem desde sedimentos aluviais em zona hiporreica, epicarste que alimenta tributários vadosos, riachos de nível de base rasos, cavernas inundadas, e freático (zona saturada). A maioria ocorre em riachos de nível de base, um dos primeiros passos na colonização de outros habitat, entretanto, é notável a ocorrência de peixes em habitat únicos. *Ituglanis epikarcticus* (Trichomycteridae) foi reportado para um aquífero epicárstico alimentado por água de infiltração na rocha (Figura 5a, b) em uma única caverna do nordeste de Goiás, registro único em termos mundiais. Ainda, há evidências que apontam

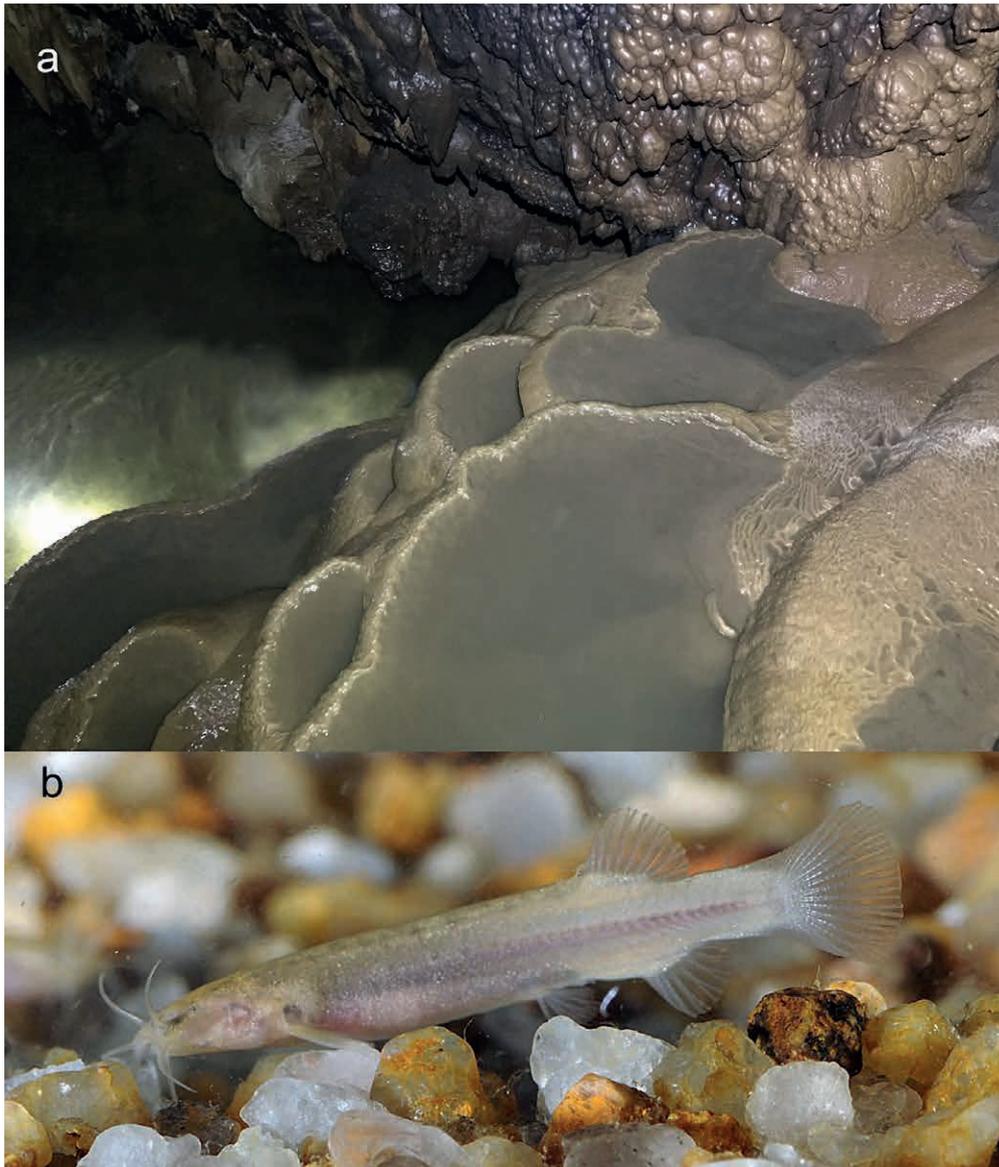


Figura 5. Represas de travertinos alimentadas por água de epicarste (a), Lapa do São Mateus, São Domingos, Goiás, localidade-tipo da espécie *Ituglanis epikarsticus* (b).

Figure 5. Travertine pools fed by epicarste water (a), Lapa do São Mateus, São Domingos, Goiás, type-locality of *Ituglanis epikarsticus* (b).

o mesmo para outras duas espécies troglóbias da mesma região, *Ituglanis bambui* e *I. ramiroi* (Bichuette 2003, Bichuette & Trajano 2004). Para os bagres Copionodontinae (Trichomycteridae, gêneros *Glaphyropoma* e *Copionodon*), os riachos de nível de base atravessam cavernas em arenito associado a quartzitos e conglomerados, o que representa o único registro de peixes troglóbios neste tipo de rocha (Figura 6a, b) (Bichuette *et al.* 2008).

A maioria dos peixes subterrâneos brasileiros vive em habitat subterrâneos acessíveis por cavernas, exceção à piaba branca *Stygichthys*

typhlops e aos bagrinhos do gênero *Phreatobius*, sempre amostrados em poços artificiais de afloramento de águas cársticas (no caso de *Stygichthys typhlops*) ou em bancos de serapilheira submersos e poços cavados no solo onde águas do hiporreico afloram (no caso da espécie *Phreatobius* spp.). Tais habitat são extremamente vulneráveis às perturbações, além de serem únicos em termos mundiais e pouco reportados na literatura (Figura 1b). Os principais impactos estão relacionados ao uso excessivo de águas subterrâneas para irrigação de grandes plantações ou mesmo para subsistência.

Hábitos alimentares e Fator de Condição

Os estudos tem mostrado que a maioria dos peixes que ocorrem em habitat subterrâneos, sejam populações troglóbias (exclusivas) ou troglófilas é representada por carnívoros generalistas (tricomictéridos, heptapterídeos, freatobiídeos, caracídeos, além de diversas espécies de gimnotiformes) (Trajano 1997, Bichuette 2003, Bichuette & Trajano 2003, Simões *et al.* 2013), com alguns casos de preferência alimentar. É observado para as espécies de *Phreatobius*, as quais se alimentam preferencialmente de minhocas aquáticas (Ohara *et al.* 2016). De fato, os peixes que vivem em habitat subterrâneos podem explorar muitos tipos de recursos, como crustáceos (anfípodes, ostrácodes, isópodes, copépodes), insetos aquáticos (juvenis e adultos), moluscos, vermes (anelídeos), ácaros aquáticos, além de vários itens alóctones (invertebrados terrestres) (Trajano & Bichuette 2010). Canibalismo também tem sido registrado para a piaba branca *S. typhlops* (Moreira *et al.* 2010). Algumas particularidades podem demonstrar que o oportunismo em um ambiente escasso em alimento deve ser a regra, os bagrinhos *Rhamdiopsis krugi* da Chapada Diamantina, comumente forrageiam em guano submerso de morcegos hematófagos (Mendes 1995, M. E. Bichuette comunicação pessoal). A análise do conteúdo estomacal nesta espécie revelou que além de invertebrados autóctones e alóctones, o guano ocupa um volume significativo nos estômagos e mesmo que ingerido acidentalmente, pode representar um recurso energético para estes peixes (M. E. Bichuette comunicação pessoal). Cascudos do gênero *Ancistrus*, especificamente *A. cryptophthalmus*, são tipicamente detritívoros (Trajano 2001a), alimentando-se do filme de detritos que cobrem as rochas e troncos nos trechos hipógeos de rios subterrâneos em Goiás. Para aqueles estudos onde ocorreu comparação da dieta entre espécies epígeas e hipógeas, evidenciou-se que as guildas tróficas são semelhantes as de seus parentes epígeos (Trajano 1989, Bichuette 2003, Bichuette & Trajano 2015).

A elevada proporção de espécimes capturados com estômagos vazios ou com poucos itens está diretamente relacionada com o efeito da escassez de alimento em habitat subterrâneos.

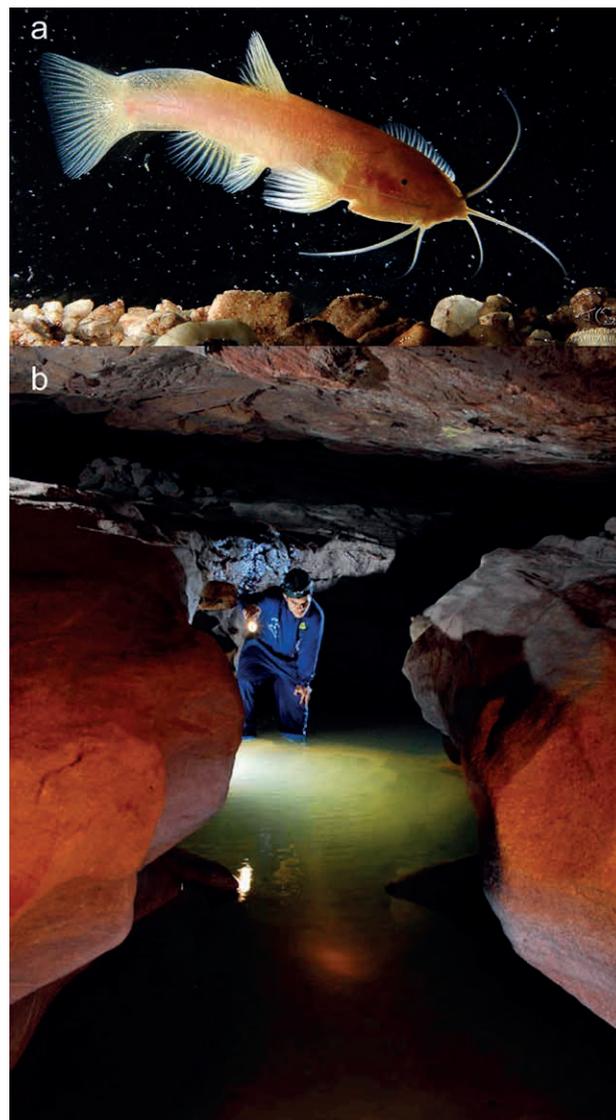


Figura 6. Habitat da espécie *Glaphyropoma spinosum* (a) - riacho de nível de base em caverna arenítica da Chapada Diamantina, Bahia (b).

Figure 6. Habitat of *Glaphyropoma spinosum* (a) – base-level stream in a sandstone cave of Chapada Diamantina, Bahia (b).

Por exemplo, as populações de *Trichomycterus itacarambiensis* e de *Ituglanis passensis* e *I. bambui* apresentam tal padrão ao longo da estação seca (Trajano 1997, Bichuette, 2003), além de uma tendência de diminuição na diversidade de itens alimentares e volumes estomacais ao longo das estações secas (Trajano 1997, Bichuette 2003).

Estudos sobre fator de condição, que é um indicador do grau de hígidez de um indivíduo ou até de populações inteiras, apresentam condições alimentares recentes. Em geral, para os peixes troglóbios brasileiros, observam-se valores baixos, demonstrando restrição alimentar, (Trajano & Bichuette 2010) e provavelmente o principal filtro

às espécies que venham colonizar os habitat hipógeos (Bichuette & Trajano 2021, Rabello 2021). Entretanto, deve-se considerar que a maioria dos estudos sobre fator de condição foi conduzida ao longo de estações secas, quando, geralmente, este diminui, demonstrando a influência da limitação alimentar nas espécies e populações.

Reprodução e ciclos de vida

Os organismos troglóbios geralmente apresentam um estilo de vida tardio, como ovos com grande quantidade de vitelo, baixa fecundidade, reprodução atrasada e infrequente, taxas de crescimento lentas e alta longevidade (Culver & Pipan 2009). Algumas dessas características foram verificadas para *Trichomycterus itacarambiensis*, *Ancistrus cryptophthalmus* e *Rhamdiopsis krugi*, os quais apresentam baixa proporção de fêmeas reprodutivas, produzindo ovos relativamente grandes, taxas de crescimento individual lentas e alta longevidade, ultrapassando 10 anos para a maioria das espécies, algumas chegando a 20-30 anos (Trajano 1997, Trajano & Bichuette 2007, M. E. Bichuette comunicação pessoal). O estilo de vida tardio pode ser uma característica já presente nos ancestrais epígeos, favorecendo a colonização de habitat subterrâneos (Trajano 1989, Bichuette 2003).

Em geral, os dados reprodutivos para peixes subterrâneos são limitados, uma vez que vários de seus habitats não são acessíveis durante os períodos chuvosos e as coletas representam amostras pequenas. Entretanto a estabilidade ambiental observada na maioria destes habitat, influencia alguns aspectos reprodutivos, observados para algumas espécies troglóbias. Reprodução fracamente sazonal foi observada para os bagrinhos *Rhamdiopsis krugi* e *Trichomycterus itacarambiensis*, os quais apresentaram fêmeas com gônadas desenvolvidas no final da estação chuvosa, sugerindo um pico reprodutivo neste período (Mendes 1995, Trajano 1997, M. E. Bichuette comunicação pessoal). O oposto foi observado para os bagres *Ituglanis passensis* e *I. bambui*, indicando pico reprodutivo no final da estação seca, quando foi observado um número maior de fêmeas com ovócitos no máximo de seu desenvolvimento (Bichuette 2003). Ainda, reprodução não sazonal foi observada para as

populações de *Pimelodella kronei* (Trajano 1991), *Ancistrus cryptophthalmus* (Trajano & Bichuette 2007) e *Eigenmannia vicentespelaea* (Bichuette & Trajano 2015).

Em relação ao crescimento individual, taxas muito baixas (0,06 mm.mês⁻¹ em média) ou mesmo crescimento negativo, sugerindo decréscimo no seu tamanho, foram registradas para *Trichomycterus itacarambiensis* (Trajano 1997) e *Ituglanis passensis*, com taxas de 0,89 mm.mês⁻¹ em média e também crescimento negativo (- 0,35 mm. mês⁻¹) (Bichuette & Trajano 2021). Baixas taxas de crescimento individual (0,35 - 0,70 mm.mês⁻¹) e crescimento negativo também foram observadas para *Ancistrus cryptophthalmus* (Trajano & Bichuette 2007). Para *Pimelodella kronei*, as taxas médias de crescimento foram de 1,0 mm.mês⁻¹ (Trajano 1991).

Longevidades elevadas têm sido observadas para diversos peixes troglóbios, através de modelos baseados em estudos de captura-marcação-recaptura ou indiretamente com peixes mantidos em condições de cativeiro (biotério de criação). Trajano (1991) calculou uma taxa em torno de 10 - 15 anos para *Pimelodella kronei* através de estimativas baseadas em modelos populacionais. Indivíduos da espécie *Rhamdia enfurnada* estão há 18 anos em condições de cativeiro (M.E. Bichuette comunicação pessoal). Bichuette (2003) estimou, utilizando modelos populacionais, longevidade de 10 anos para bagres do gênero *Ituglanis* de Goiás (Trichomycteridae) e mais de 20 anos em condições de cativeiro para duas das cinco espécies troglóbias deste gênero (*Ituglanis ramiroi* e *I. bambui*). Para *Trichomycterus itacarambiensis* a estimativa foi de sete anos através de modelos populacionais (Trajano 1997) e de pelo menos 15 anos em condições de cativeiro (M.E. Bichuette comunicação pessoal). Alta longevidade também é observada para uma nova espécie de *Trichomycterus* da região da Serra do Ramalho (Bahia), mantida em cativeiro há nove anos (M.E. Bichuette comunicação pessoal). Os cascudinhos *Ancistrus cryptophthalmus* estão há 23 anos em condições de cativeiro, reproduzindo-se duas vezes ao ano (M.E. Bichuette comunicação pessoal). A piaba branca *Stygichthys typhlops* está há 13 anos em condições de cativeiro (M.E. Bichuette comunicação pessoal). Os dados relacionados à manutenção em cativeiro vem do

plantel do Laboratório de Estudos Subterrâneos, UFSCar, com registro na CEUA da mesma universidade (responsável: M. E. Bichuette). Esses dados corroboram a hipótese de longevidade alta para táxons troglóbios.

Populações

Estudos de cunho populacional foram realizados por meio dos métodos de captura-marcação-recaptura (CMR) ou censo visual (CV). Para o método de CMR, as densidades populacionais foram calculadas dividindo-se o tamanho estimado da população pela área total (obtida a partir de mapas topográficos das cavernas) ou modelos matemáticos com inclusão das variáveis reguladoras. Para CV, os valores de densidades correspondem, geralmente, às contagens no habitat acessível divididas pela área amostrada, uma estimativa simples (veja aplicação do método em Bichuette & Trajano 2021). Os métodos de captura-marcação-recaptura e de censo visual tem se mostrado eficientes, com algumas restrições. No caso de CV, por exemplo, a observação direta através de mergulho livre ou espeleomergulho (técnica que requer formação específica e treinamento) ou indireta, tem trazido informações relevantes (Cordeiro 2014), entretanto, com alguns vieses nas contagens.

O método de CMR possibilita entender a área de vida das espécies. Estudos detalhados de deslocamentos de peixes troglóbios foram realizados para *Pimelodella kronei* (Trajano 1991, Guil 2011), *Trichomycterus itacarambiensis* (Trajano 1997), *Ituglanis passensis* e *I. bambui* (Bichuette 2003, Bichuette & Trajano 2021), além de *Ancistrus cryptophthalmus* (Trajano & Bichuette 2007). Tais estudos mostraram um alto grau de sedentarismo para estas espécies.

Observa-se uma grande variação nas densidades e alguma variação nos tamanhos populacionais (Tabela 2), às vezes relacionada aos métodos não tão robustos (como censo visual), à dificuldade em acessar espaços como o epicarste, freático e aluviões (parte do hiporreico) ou mesmo pelo fato de muitas populações terem distribuição ampla no maciço cárstico (distribuição em várias cavernas de um mesmo sistema como os cascudinhos *Ancistrus cryptophthalmus*) ou mesmo vadoso, freático e hiporreico, como por exemplo *Ituglanis*

epikarsticus, *Stygichthys typhlops* e as espécies de *Phreatobius* da região Amazônica. Ohara *et al.* (2016) apresentaram dados de abundância por local de ocorrência para a espécie *Phreatobius sanguijuela*, entre 3 a 14 indivíduos por poço, valores difíceis de definir como baixas ou altas densidades. Ainda, em muitos estudos de CMR os indivíduos jovens ou muito diminutos não são considerados devido a dificuldade em marcá-los e as estimativas apresentam vieses (Bichuette, 2003).

As densidades populacionais em geral são pequenas para os peixes troglóbios e freatóbios brasileiros (maioria menores que 0,3 indivíduos.m⁻²) (Tabela 2), o que já denota fragilidade às perturbações ambientais. Os tamanhos populacionais em geral pequenos (Tabela 2) estão relacionados à própria extensão do habitat, menor que as paisagens da superfície. Portanto espera-se que estas populações sejam menores que as dos parentes epígeos, o que demonstra o forte filtro ambiental dos habitat subterrâneos.

Ameaças e Conservação

Atualmente são conhecidas +220 espécies válidas de peixes troglóbios no mundo (Niemiller *et al.* 2019) e, para o Brasil, das 36 espécies, 16 estão incluídas em Lista de Fauna Ameaçada Brasileira (Gallão & Bichuette 2012, 2018), homologada pelo Instituto Chico Mendes para Conservação da Biodiversidade (ICMBio) e publicada em 2014. São nove espécies inseridas na categoria Vulnerável (VU – *Ancistrus formoso*, *Eigenmannia vicentespelaea*, *Glaphyropoma spinosum*, *Ituglanis epikarsticus*, *Ituglanis passensis*, *Ituglanis ramiroi*, *Rhamdiopsis krugi*, *Trichomycterus dali*, *Trichomycterus rubbioli*), cinco espécies na categoria Em Perigo (EN – *Ancistrus cryptophthalmus*, *Ituglanis mambai*, *Pimelodella kronei*, *Pimelodella spelaea* e *Stygichthys typhlops*) e duas espécies na categoria Criticamente em Perigo (CR – *Ituglanis bambui* e *Trichomycterus itacarambiensis*). Uma espécie foi considerada Menos Preocupante (LC - *Rhamdia enfernada*). Apenas quatro espécies troglóbios estão incluídas em Lista Global de Ameaça da IUCN - *IUCN Red List of Threatened Species* (IUCN 2021): *Stygichthys typhlops*, *Pimelodella kronei* e *Phreatobius cisternarum* como Dados Insuficientes (DD) e

Tabela 2. Densidades e Tamanhos populacionais para peixes subterrâneos brasileiros (métodos de Captura-Marcação Recaptura/CMR ou Censo Visual/CV). Valores apresentados em faixas de variação ou números absolutos. *, Dados populacionais por referências; sobre-escritos para *Rhamdiopsis krugi* e *Ancistrus cryptophthalmus* representam as densidades para cada localidade de ocorrência destas espécies (cavernas).

Table 2. Densities and population sizes for Brazilian subterranean fish (Capture-Marking Recapture / CMR or Visual Census / CV methods). Values represented in ranges or absolute numbers. *, Population data by references; overwritten for *Rhamdiopsis krugi* and *Ancistrus cryptophthalmus* represent the densities for each locality of occurrence of these species (caves).

Espécie	Densidades (inds.m ⁻²)	Tamanhos (número de indivíduos)	Referências
<i>Pimelodella kronei</i> - CMR	0,1-1,0	900-1.200* 600-750**	Trajano (1991)*, Guil (2011)**
<i>Trichomycterus itacarambiensis</i> - CMR	0,1-1,0	1.500-2.000	Trajano (1997)
<i>Trichomycterus dali</i> - CV	0,01-0,1	-	Rizzato <i>et al.</i> (2011)
<i>Trichomycterus rubbioli</i> - CV	0,1	-	Bichuette & Rizzato (2012), M.E. Bichuette (comunicação pessoal)
<i>Rhamdiopsis krugi</i> (quatro populações Poço Encantado, Azul-Pratinha, Poço Azul do Milu, Lapa Doce) - CV	0,1	-	Mendes (1995)
<i>Rhamdiopsis krugi</i> (Sete populações - Poço Encantado ¹ , Natal ² , Moreno ³ , Lapa do Bode ⁴ , Torrinha ⁵ , Artemizia ⁶ , Canoas Quebrada ⁷) - CV	0,1 ⁶ ; 0,3 ⁵ ; 1,0 ¹ ; 3,0 ² ; 4,0 ^{3;7} ; 9,0 ⁴	-	M.E. Bichuette (comunicação pessoal)
<i>Rhamdiopsis</i> sp. “campo formoso” - CV	0,1	-	Trajano & Bichuette (2010)
<i>Ancistrus cryptophthalmus</i> (populações Angélica ¹ e Passa Três ²) - CMR	1,0 ¹ 0,625 ²	20.000 ¹ 1.000 ²	Trajano & Bichuette (2007)
<i>Ituglanis passensis</i> - CMR	0,08-0,65	504	Bichuette (2003), Bichuette & Trajano (2021)
<i>Ituglanis bambui</i> - CMR	0,08-0,27	63-246	Bichuette (2003), Bichuette & Trajano (2021)
<i>Ituglanis ramiroi</i> - CV	0,13-0,3	-	Bichuette (2003), Bichuette & Trajano (2021)
<i>Ituglanis epikarsticus</i> - CV	0,03-0,17	-	Bichuette (2003), Bichuette & Trajano (2021)
<i>Ituglanis mambai</i> - CV	0,12	250	Bichuette & Trajano (2008)
<i>Ituglanis</i> sp. “canastra” - CV	0,3	-	M.E. Bichuette (comunicação pessoal)
<i>Aspidoras mephisto</i> - CV	5-6	-	Tencatt & Bichuette (2017)
<i>Eigenmannia vicentespelaee</i> - CV	0,04-0,172	-	Bichuette & Trajano (2015)

Phreatobius sanguijuela como criticamente em perigo (CR). Tal fato impossibilita ações mais globais de conservação.

Espécies subterrâneas são inerentemente frágeis e vulneráveis a alterações ambientais, apresentando populações frequentemente pequenas e com baixa resiliência. Assim, todas as espécies deveriam ser protegidas por lei e ao

menos estar presente na categoria vulnerável (VU) da IUCN (*International Union for Conservation of Nature*). Ainda, a intensa exploração de bens minerais e o aumento na construção de hidrelétricas observados desde 2008, após a publicação do DECRETO FEDERAL 6640 que categoriza cavernas em níveis de relevância, observa-se drástico impacto em terrenos cársticos

ou outros tipos de terrenos/afloramentos e drenagens subterrâneas, aumentando as ameaças às populações de peixes subterrâneos (Bichuette & Trajano 2010, M. E. Bichuette comunicação pessoal).

As ameaças às populações de peixes subterrâneos são inúmeras, tais como desmatamentos de margens de rios a montante de sumidouros (Figura 1d) e consequente assoreamento e diminuição do aporte de alimento para as populações de peixes, diminuição do volume de água devido uso excessivo desta para grandes projetos de irrigação e mesmo de expansão urbana, destruição total do habitat por projetos minerários, alteração de vazão de rios por construção de hidrelétricas, poluição de aquíferos por fitossanitários e esgoto doméstico, supercoletas de peixes que possuem populações pequenas e vulneráveis, turismo não planejado e sem planos de manejo para visitação, dentre outros (Gallão & Bichuette 2018).

A piaba branca *Stygichthys typhlops*, que vive em zona freática na bacia do Médio Rio São Francisco, município de Jaíba, norte de Minas Gerais, representa uma espécie muito ameaçada (Bichuette *et al.* 2018). O córrego Escuro, afloramento superficial do freático, era perene até meados de 1980 e hoje é um riacho intermitente com drenagem superficial apenas no auge da estação chuvosa. Assim, é inevitável atribuir esse rebaixamento acelerado ao intenso bombeamento de água subterrânea, principalmente para projetos de irrigação de plantações de frutas como banana e manga. Outra ameaça é a contaminação do freático por defensivos agrícolas, devido à intensa atividade agrícola (Moreira *et al.* 2010). A espécie foi avaliada como EN na Lista Brasileira de Fauna Ameaçada de 2014 (Bichuette *et al.* 2018). Assim como *Stygichthys typhlops*, as três espécies de *Phreatobius* também estão distribuídas em aquíferos subterrâneos extensos, mais precisamente aluviões no hiporreico. Para essas espécies é necessária uma delimitação de área mínima de proteção. Apenas estudos populacionais irão possibilitar tal delimitação e possível proteção de espécies tão frágeis.

A presença das espécies nas listas de fauna ameaçada é eficaz na proteção do local em que estas ocorrem, no entanto, e principalmente no caso específico de cavernas, o entorno e

áreas de recarga também deve estar na área de proteção. Por exemplo, as oito espécies de peixes troglóbios que ocorrem em São Domingos, Goiás, estão localizadas em cavernas nos limites do Parque Estadual de Terra Ronca (PeTER), estando teoricamente protegidas. Entretanto, uma das nascentes que atravessa o principal sistema de cavernas da região (São Vicente) fica fora da área do Parque (Gallão & Bichuette 2012) e mesmo as nascentes dos outros sistemas com ocorrência de peixes troglóbios (Angélica, Bezerra, São Bernardo e São Mateus) tem impactos indiretos de plantações em larga escala próximas (Bichuette & Trajano 2021). Aquela região é conhecida pela criação extensiva de gado, extração de madeira para produção de carvão, plantio de monoculturas no entorno (principalmente soja e algodão) das nascentes causando assoreamento de rios, poluição por uso de defensivos agrícolas pulverizados por aviões. e, mais recentemente, projetos de mineração (Gallão & Bichuette 2018, Bichuette & Trajano 2021). Próximo a São Domingos há duas regiões com elevada riqueza de peixes troglóbios, Posse e Mambai, e nestes casos, a principal ameaça é a expansão urbana e poluição de riachos (caso de *Aspidoras mephisto*) (Tencatt & Bichuette 2017) e desmatamentos no entorno das cavidades para atividades de pecuária, ameaçando as populações e *Ituglanis boticario*, *I. mambai* e as ainda não descritas para a região (M. E. Bichuette comunicação pessoal).

O habitat do bagre *Pimelodella kronei*, habitante das cavernas do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), sul do estado de São Paulo, sofre com a poluição do riacho que atravessa o Sistema Areias por saponáceos e mesmo lixo e esgoto de casas próximas, além de visitação ainda sem controle (Bichuette & Trajano 2010, M. E. Bichuette comunicação pessoal). Neste caso, é urgente o mapeamento de todas as áreas de recarga não só do sistema Areias, como também de outras com ocorrência de populações de *Pimelodella kronei*.

Os limites espaciais de proteção das espécies, além de englobar o habitat, devem também incluir as bacias e micro bacias e aquíferos associados nas quais estas se incluem, visto que grande parte do alimento presente no meio subterrâneo é de origem alóctone e há forte influência dos impactos da paisagem na biota subterrânea (Bichuette & Trajano 2010). Ainda, densidades e/ou tamanhos

populacionais pequenos são norteadores nas avaliações do *status* de conservação e são observados para a maioria dos peixes subterrâneos brasileiros. Tal fato já os categoriza sempre em algum nível de ameaça (Gallão & Bichuette 2018, Bichuette & Trajano 2021) e reforça urgência na proposição de projetos de monitoramento de longo prazo para essas populações.

Por fim, deve-se flexibilizar a inclusão de espécies sem descrição formal nas Listas de Fauna Ameaçada, pelo menos aquelas que apresentam diagnoses inequívocas e tenham exemplares testemunho depositados em coleções científicas fiéis depositárias.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Estudos focando populações subterrâneas de peixes no Brasil tem priorizado aspectos acerca de distribuição, biologia (dieta, reprodução) e autoecologia. Por se tratarem de populações que ocupam habitat que podem representar filtros ecológicos e físicos (espaços restritos), e principal hipótese a ser testada, as principais perguntas que emergem são: (1) Qual a distribuição (local e uso do espaço)? Há preferências por microhabitat nos corpos d'água hipógeos? (2) Essas populações possuem dietas restritas e particulares? Há relação com a disponibilidade de alimento? (3) Há sazonalidade na dieta desses peixes? (4) Reproduzem-se periodicamente ou sazonalmente? (5) Essas populações apresentam altas taxas de crescimento e são saudáveis, considerando-se o grau de higidez? (6) Essas populações apresentam ciclos de vida relacionados às especificidades do habitat? (7) Qual o tamanho e densidades dessas populações?

Dependendo da pergunta, o estudo pode ser a longo prazo (trianuais ou mais), tais como os que buscam entender a influência do ambiente em parâmetros populacionais, e mesmo projetos de curto prazo (estudos anuais), quando se pretende entender aspectos da biologia, em termos qualitativos, tais como dieta e reprodução. As respostas dessas questões podem trazer dados que contam histórias evolutivas, de isolamento, únicas ou mesmo serem aplicadas em diversas áreas do conhecimento, tais como a conservação de espécies.

Métodos de Estudo e Análises

Distribuição e uso do espaço

Os locais de ocorrência de peixes subterrâneos devem ser descritos detalhadamente para o entendimento do uso do espaço por estes peixes e possíveis modificações relacionadas ao isolamento no meio hipógeo, preferências por microhabitat e prever se estes peixes são tolerantes às alterações físicas e poluição no ambiente hipógeo e seu entorno (como nas nascentes próximas, aquíferos).

Os métodos utilizados são os de observação direta. Geralmente anota-se o tipo de habitat (lótico ou lântico, permanente ou temporário, profundo ou raso) e de substratos (rocha-mãe, blocos, seixos, cascalho, areia, silte). O ideal é também efetuar diversos registros fotográficos e filmagens.

Para verificação de um possível filtro, influenciada pela diminuição da influência do meio epígeo, variáveis físico-químicas (pH, temperatura, condutividade, turbidez e oxigênio dissolvido) são também medidas por meio de sondas multiparâmetros (Figura 7a), de preferência a diferentes distâncias dos contatos com o exterior. A temperatura em maiores profundidades pode ser medida por meio dos computadores de mergulho, e pH e oxigênio dissolvido podem ser medidos com coletas de água em garrafas para profundidade. A vazão também representa uma variável importante a ser calculada utilizando-se dados de velocidade, largura e profundidade de trechos epígeos e hipógeos para comparação, a velocidade pode ser medida com um aparelho do tipo fluxímetro (Figura 7b).

Dieta e Reprodução

O conhecimento da dieta e reprodução dos peixes fornece dados importantes para o entendimento da estrutura trófica de ecossistemas aquáticos como um todo e da estrutura populacional. A maioria dos habitat subterrâneos tende a ser restrito em relação ao alimento e, em muitos casos, este não está disponível de maneira sazonal, o que também influencia a reprodução dos peixes.

Comparativamente aos métodos utilizados para populações de peixes epígeos, há uma diferença importante, as amostras, em geral, são pequenas, devido ao pequeno tamanho das

populações subterrâneas. Para a detecção de possível sazonalidade na dieta e reprodução, coletas e eutanásia dos espécimes são conduzidas, sempre de maneira parcimoniosa, em diferentes ocasiões de visita (para projetos com réplicas em estações seca e chuvosa). Em geral, os estudos conduzidos no Brasil consideraram amostras entre 2 e 5 indivíduos por ocasião de visita. Após as coletas, a eutanásia é efetuada com doses letais de benzocaína ou MS 222, fixados em formol 10% por pelo menos três dias e preservados em álcool 70%. Em laboratório, estes são dissecados visando-se determinar o estágio gonadal, por exame macroscópico das gônadas, e realizar o exame do conteúdo estomacal. Esta análise é clássica e possibilita interpretações importantes acerca de dieta, preferência alimentar e mesmo possíveis épocas reprodutivas. Muitas localidades (cavernas dentre outros habitat) podem ser de difícil acesso, o que geralmente inviabiliza a análise de material fresco em campo.

Os métodos de análise da dieta mais utilizados e geralmente simples são o de frequência de ocorrência (FO), tratando-se de um método qualitativo e não dando ideia do volume e biomassa do alimento consumido (Zavala-Camin 1996), o método de composição percentual (CP), que registra o número de ocorrências de cada item como porcentagem do número total de todos os itens e o de frequência volumétrica (FV), onde se registra o volume total de cada item e faz-se um cálculo da porcentagem em relação ao volume total de todos os itens (Luiz et al. 1998). Ainda, para definição do espectro alimentar das espécies, pode-se utilizar combinação de métodos (FO e FV), expressa no índice alimentar (IA) de Kawakami & Vazzoler (1980), revelando a constância e participação de cada item, em termos de biomassa.

Em relação ao estudo da reprodução, os estudos seguem métodos clássicos e diretos. Geralmente determinando-se o sexo dos indivíduos pela distinção da morfologia da gônada e definidas categorias de estágio gonadal (Vazzoler 1996): imaturos (IM), com as gônadas pouco desenvolvidas, ocupando um pequeno espaço na cavidade abdominal; em maturação (EM), com as gônadas ocupando entre 1/3 a 2/3 da cavidade abdominal; ou maduros (MA), com as gônadas ocupando quase a totalidade da cavidade

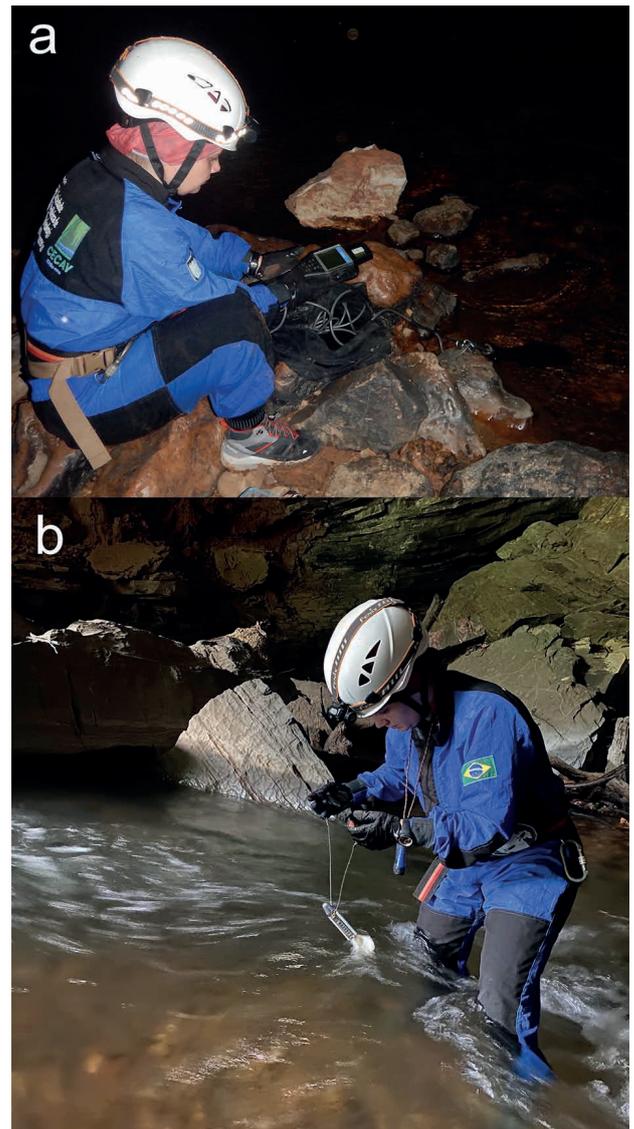


Figura 7. Medidas de variáveis ambientais. a) uso de sonda multiparâmetros; b) uso de aparelho do tipo fluxímetro.

Figure 7. Measurements of environmental variables. a) use of multiparameter probe; b) use of a flow meter type device.

abdominal, sendo possível a visualização, a olho nu, de ovócitos nas fêmeas.

Os dados gerados nos estudos de dieta e reprodução podem ser relacionados às estações do ano (seca ou chuvosa e transições entre estas), distância e influência do ambiente epígeo e disponibilidade de alimento nos corpos d'água. Ainda, a comparação com peixes aparentados que ocorrem em ambientes superficiais é fundamental para detectar diferenças marcadas ou sutis e testar filtros ambientais.

Fator de Condição

Estudos relacionados ao fator de condição são fundamentais para entender a nutrição, higidez e mesmo doenças relacionadas diretamente com o desenvolvimento dos peixes.

O fator de condição é um indicador qualitativo do grau de higidez ou de bem estar dos peixes, indicando suas condições alimentares. Este cálculo é dado pela relação entre o peso e o comprimento-padrão dos indivíduos (Bagenal & Tesch 1978) e, pressupõe um incremento isométrico ou alométrico, independente da espécie em estudo (Vazzoler 1996). Os dados referentes aos comprimentos-padrão e pesos tem sido obtidos de estudos populacionais que utilizam o método de captura-marcação-recaptura (CMR, detalhes em tópico a seguir), o qual possibilita a obtenção de dados *in loco* dos peixes, ou seja, robustos em relação às suas condições de higidez e nutrição. Para a interpretação de diferenças nos valores de K, podem ser confeccionados gráficos de distribuição do fator de condição (K), tais como histogramas de frequências, para cada localidade de ocorrência dos peixes (riachos de nível de base, poças, freático, tributários vadosos) e gráficos para visualizar a dispersão dos dados, considerando-se medianas dos valores de K e respectivos erros-padrão. Cabe ressaltar que os valores de Fator de Condição (K) devem ser calculados para amostras mínimas de três indivíduos para cada ambiente de ocorrência.

Populações, Taxas de Crescimento e Longevidade

Dependendo dos habitat de ocorrência dos peixes subterrâneos, pode-se utilizar métodos mais robustos para entendimento dos parâmetros populacionais, tais como o método de captura-marcação-recaptura (CMR) ou métodos indiretos de contagens por meio de visualizações dos indivíduos no ambiente (censo visual - CV), relacionando com medidas de área e volume deste. Os dois métodos (CMR e CV) implicam em uma delimitação de esforço amostral, considerando-se tempo e número de coletores/observadores e estabelecimentos das seções de estudo, com medidas acuradas de extensão, larguras e profundidades, além da descrição físico-químicas desses ambientes (tipo de fundo, correnteza, pH, temperatura, condutividade, salinidade, turbidez e oxigênio dissolvido) e proximidade e influência do ambiente epígeo (superfície).

Nos dois métodos de estudo devem ser considerados dois fatores primordiais: a possibilidade de acesso aos habitat, com segurança aos pesquisadores (em muitos casos apenas por meio de espeleomergulho) e o cuidado no manuseio dos peixes, incluindo uso de anestésico para realização de medidas, pesagens e inclusão de marcas (*tags* ou tintas subcutâneas), já que, em sua grande maioria, populações subterrâneas são pequenas e frágeis. Visitas aos locais de estudo anteriores ao início das pesquisas (pilotos) também são fundamentais para que o projeto tenha sucesso na execução, pois muitos habitat aquáticos subterrâneos são efêmeros e mudam constantemente, movendo suas populações.

Para o método de CMR, os peixes avistados ao longo das seções estabelecidas nos riachos de cavernas, poças, freático, tributários vadosos, devem ser capturados com apetrechos clássicos de amostragem de peixes, vistoriando todas as possíveis tocas e revirando seixos nas cavernas e outros habitat (Figura 8a, b) ou por instalação de armadilhas do tipo covo, considerando-se número e tempo fixos. Após serem capturados, os peixes devem ser anestesiados em solução de benzocaína ou MS 222, medidos (comprimento-padrão - CP) com paquímetro (Figura 8c) e pesados (P) com dinamômetro (Figura 8d). As marcas podem ser feitas com tintas biocompatíveis (*e.g.*, nanquim ou fluorescente) ou por meio de etiquetas alfanuméricas detectadas com luz ultravioleta (Figura 8e), ambas por meio de injeção subcutânea. Com estes métodos, é possível um reconhecimento individual por meio da associação entre a posição das marcas e as faixas de comprimento-padrão (no caso de uso de tintas) ou pela numeração específica de cada indivíduo (etiquetas alfanuméricas). Os dados referentes a cada indivíduo capturado e marcado devem ser registrados em fichas numeradas, com data e seção da captura, posição das marcas e outras observações pertinentes. Após tais procedimentos, os animais são liberados na mesma seção em que são capturados.

Para o estudo por meio de censo visual (CV), as contagens também devem seguir um protocolo robusto relativo ao esforço amostral. O método de CV é muito utilizado para habitats freáticos e cavernas inundadas, quando em geral, técnicas de *snorkeling* (primeiro caso) ou espeleomergulho



Figura 8. Métodos para estudos populacionais. a) captura de peixes em riacho; b) captura de peixes em represas de travertinos; c) medidas de comprimento-padrão utilizando-se paquímetro; d) pesagem utilizando-se dinamômetro; e) processo de uso de etiquetas alfanuméricas para marcação.

Figure 8. Methods for population studies. a) capture of fish in a stream; b) capture of fish in travertine dams; c) standard length measurements using a caliper; d) weighing using a dynamometer; and, process of using alphanumeric tags for marking.

(segundo caso), são as mais utilizadas ou ainda quando as amostragens são realizadas em uma única ocasião de visita.

Os dados obtidos podem ser utilizados para determinação de abundância e cálculos de densidades populacionais mínimas e médias, estas últimas quando o estudo compreende réplicas em ciclos anuais, o que possibilita verificar a existência de flutuações.

Para estimativa de tamanho populacional, pode-se aplicar os métodos para populações abertas baseados em múltiplas recapturas, como o de Jolly-Seber ou o método de Lincoln-Petersen

para populações fechadas, considerado o mais simples para estudos utilizando marcação e recaptura, baseando-se em um único episódio de marcação e um único de recaptura (Begon 1979, Krebs 1989). Tais métodos são os mais utilizados para populações subterrâneas. Estimativas e cálculos podem ser efetuados no ambiente R (R Core Team 2017), por meio de *scripts* ou pacotes específicos ou programas específicos como o MARK (White & Burnham 1999). Estes programas já calculam probabilidades de captura, tamanhos populacionais, taxas de crescimento individual, taxas de mortalidade, taxas de sobrevivência,

deslocamentos e podem gerar modelos explicativos para as variações observadas nas populações.

Cabe reforçar que alguns vieses nas amostragens são impossíveis de se evitar, tais como a impossibilidade de coletas em épocas chuvosas em diversas cavernas no Brasil (riscos e inundações), enchentes e enxurradas carreando parte dos indivíduos das populações para partes inacessíveis do ambiente subterrâneo, além de secas drásticas alterando corpos d'água freáticos.

CONCLUSÃO

A ictiofauna subterrânea brasileira é particularmente rica, diversa taxonomicamente e filogeneticamente. Estes peixes ocorrem em habitat diversos, desde riachos de nível de base até tributários vadosos formados por águas epicársticas, único em termos mundiais. Para as espécies estudadas até o momento, observamos que, em geral, estas possuem populações pequenas e restritas a uma única caverna ou poucas cavernas de um sistema ou área específica; densidades populacionais pequenas a moderadas; as espécies são principalmente carnívoros e detritívoros (com exceções e especificidades em dieta para algumas espécies); não apresentam sazonalidade nos aspectos reprodutivos, podendo ser infrequentes na reprodução; crescem vagarosamente, deslocam-se pouco, tendendo ao sedentarismo e são longevos. Várias localidades de ocorrência destes peixes encontram-se fora de Unidades de Conservação (UCs) e a única proteção legal atual é a inclusão destas espécies em Lista de Fauna Ameaçada e a proposta da urgência de projetos de monitoramento. O trabalho em cavernas não é trivial e simples, envolve riscos e equipe experiente, mas o treinamento de novos espeleobiólogos, com foco em estudos de peixes, é possível e viável.

AGRADECIMENTOS

Aos alunos e colaboradores do Laboratório de Estudos Subterrâneos da Universidade Federal de São Carlos (LES/UFSCar) pela ajuda em diversos projetos, manutenção do plantel (biotério LES) e auxílio em todos os momentos de campo e laboratório; aos autores de parte das

fotos utilizadas no capítulo: Adriano Gambarini (Figuras 1c, 1e, 5b, 6a, 6b), Alexandre Lobo (Figura 5a), Danté Fenolio (Figuras 3a, 3d), Jonas Eduardo Gallão (Figuras 8c, 8d e 8e) e William Ohara (Figura 3c). Ao Leonardo de Assis (LES/UFSCar) pela elaboração dos desenhos das Figuras 1a e 1b; ao Jonas Eduardo Gallão pelas discussões e condução dos estudos sobre o estado de conservação dos peixes troglóbios brasileiros, ao CNPq e Fapesp pelos financiamentos aos projetos; aos revisores do trabalho, com as excelentes sugestões; a Erica Caramaschi, Rosana Mazzoni e Rafael Leitão pelo convite para compartilhar parte do conhecimento sobre nossos peixes subterrâneos.

REFERÊNCIAS

- Bagenal, T. B., & Tesch, F. W. 1978. Age and growth. In: Bagenal, T. B. (Ed.), *Methods for the assessment of fish production in fresh waters*. pp. 101–136. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Balon, E. K. 1990. Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichthyological Review*, 1: 1–42.
- Begon, M. 1979. *Investigating animal abundance*. London: Edward Arnold. p. 97.
- Bichuette, M. E. 2003. Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gêneros *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) da área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. p. 330.
- Bichuette, M. E., de Pinna, M. C. C., & Trajano, E. 2008. A new species of *Glaphyropoma*: the first subterranean copionodontine catfish and the first occurrence of opercular odontodes in the subfamily (Siluriformes, Trichomycteridae). *Neotropical Ichthyology*, 6, 301–306.
- Bichuette, M. E., Gallão, J. E., Trajano, E., Pavanelli, C. S., Bock, C. L., Oiveira, C., Dario, F., Vieira, F., Neo, F. A., Ingenito, L. F. S., Silva, L. F. D., Mehanna, M. N., Albornoz, P. C. L., Backup, P. A., Castro, R. M. C., Rocha, R. C. G. A., Reis, R. E., Santos Junior, S., & Ramos, T. P. A. 2018. *Stygichthys typhlops* Brittan & Böhlke, 1965.

- In: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (Ed.), Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção, Volume VI - Peixes. pp. 160–164. Brasília - DF: ICMBio.
- Bichuette, M. E., & Trajano, E. 2003. Epigeal and subterranean ichthyofauna from São Domingos karst area, Upper Tocantins river basin, Central Brazil. *Journal of Fish Biology*, 63, 1100–1121. DOI: 10.1046/j.1095-8649.2003.00227.x
- Bichuette, M. E., & Trajano, E. 2004. Three new subterranean species of *Ituglanis* from Central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 15(3), 243–256.
- Bichuette, M. E., & Trajano, E. 2008. *Ituglanis mambai*, a new subterranean catfish from a karst area of Central Brazil, rio Tocantins basin (Siluriformes: Trichomycteridae). *Neotropical Ichthyology*, 6(1), 9–15.
- Bichuette, M. E., & Trajano, E. 2010. Conservation of Subterranean Fishes. In: E. Trajano, M. E. Bichuette & B. G. Kapoor. (Eds.), *Biology of Subterranean Fishes*. pp. 65–80. New Hampshire: Science Publishers.
- Bichuette, M. E., & Trajano, E. 2015. Population density and habitat of an endangered cave fish *Eigenmannia vicentespelaea* Triques, 1996 (Ostariophysi: Gymnotiformes) from a karst area in central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 13(1), 113–122. DOI: 10.1590/1982-0224-20140095
- Bichuette, M. E., & Trajano, E. 2021. Monitoring Brazilian Cavefish: Ecology and Conservation of Four Threatened Catfish of Genus *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) from Central Brazil. *Diversity*, 13(2), 91. DOI: 10.3390/d13020091
- CANIE. 2021. Cadastro Nacional de Informações Espeleológicas. <https://www.icmbio.gov.br/cecav/canie.html>. Acessado em 10/03/2021.
- Christiansen, K. A. 2012. Morphological adaptations. In: W. B. White & D. C. Culver (Eds.), *Encyclopedia of Caves*. pp. 517–527. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- Borguezan, R. 2013. Ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, *Rhamdia* sp. n. e *Ancistrus* sp. n., da área cárstica da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul (Siluriformes: Heptapteridae, Loricariidae). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. p. 134.
- Chaves, A. J. M. 2018. Aspectos ecológicos de uma população de bagres troglófilos do gênero *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 do Centro-Oeste de Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Lavras. p. 97.
- Cordeiro, L. M. 2014. Distribuição, filogeografia e ecologia de bagres troglóbios do gênero *Trichomycterus* da área cárstica da Serra da Bodoquena, MS (Siluriformes: Trichomycteridae). Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. p. 160.
- Culver, D. C., & Pipan, T. 2009. *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats*. 1st ed. Oxford: Oxford University Press: p. 274.
- Fernández, L., & Bichuette, M. E. 2002. A new cave dwelling species of *Ituglanis* from the São Domingos karst, central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 13, 273–278.
- Gallão, J. E., & Bichuette, M. E. 2012. A Lista de Fauna Ameaçada de Extinção e os Entraves para a Inclusão de espécies - o Exemplo dos Peixes Troglóbios Brasileiros. *Natureza & Conservação*, 10, 83–87.
- Gallão, J. E., & Bichuette, M. E. 2018. Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. *ZooKeys*, 746, 1–23.
- Gerhard, P. 1999. Ecologia de populações e comportamento de quatro espécies de bagres Heptapterinae (Teleostei: Siluriformes) em riachos do Alto vale do rio Ribeira (Iporanga, São Paulo). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. p. 129.
- Guil, A. L. M. 2011. Ecologia populacional e evolução do bagre cego *Pimelodella kronei*, do Vale do Alto Ribeira, Iporanga, SP (Siluriformes, heptapteridae): uma comparação com Trajano, 1987. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo. p. 106.
- Holsinger, J. R., & Culver, D. C. 1988. The invertebrate cave fauna of Virginia and a part of Eastern Tennessee: Zoogeography and ecology. *Brimleyana* 14, 1–162.

- IUCN. 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-3. <<https://www.iucnredlist.org>>. Acessado em 10/03/2021.
- Juberthie, C. 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In: H. Wilkens, D. C. Culver & W. F. Humphreys (Eds.), *Ecosystems of the World*, Vol. 30: Subterranean Ecosystems. pp. 17–39. Amsterdam: Elsevier.
- Kawakami, E., & Vazzoler, G. 1980. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 29(2), 205–207.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. New York: HarperCollins. p. 654.
- Luiz, E. A., Agostinho, A. A., Gomes, R. C., & Hahn, N. S. 1998. Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná. *Revista Brasileira de Biologia*, 58(2), 273–285.
- Mendes, L. F. 1995. Ecologia populacional e comportamento de uma nova espécie de bagres cavernícolas da Chapada Diamantina, BA (Siluriformes, Pimelodidae). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. p. 86.
- Moreira, C. R., Bichuette, M. E., Oyakawa, O. T., de Pinna, M. C. C., & Trajano, E. 2010. Rediscovery and redescription of the unusual subterranean characiform *Stygichthys typhlops*, with notes on its life history. *Journal of Fish Biology*, 76(7), 1815–1824. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2010.02625.x
- Niemiller, M. L., Bichuette, M. E., Chakrabarty, P., Fenolio, D. B., Gluesenkamp, A. G., Soares, D., & Zhao, Y. 2019. Cavefishes. In: W. B. White, D. C. Culver & T. Pipan. (Eds.), *Encyclopedia of Caves*. pp. 227–236. San Diego: Academic Press.
- Ohara, W. M., Fonseca, M. L., & Da Costa, I. D. 2016. Behaviour, feeding habits and ecology of the blind catfish *Phreatobius sanguijuela* (Ostariophysi: Siluriformes). *Journal of Fish Biology*, 89, 1295–1301. DOI: 10.1111/jfb.13037
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rabello, G. C. R. 2021. Ictiofauna da região da Serra da Canastra, Minas Gerais: cavernas são filtros ambientais considerando-se riqueza, diversidade e comportamento alimentar? Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, p. 80.
- Ratton, P., Ferreira, R. L., & Pompeu, P. S. 2018. Fish community of a small karstic Neotropical drainage and its relationship with the physical habitat. *Marine and Freshwater Research*, 10, 1–9.
- Reis, R. E. 1987. *Ancistrus cryptophthalmus* sp. n., a blind mailed catfish from the Tocantins River basin, Brazil (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue française d'Aquariologie Herpétologie* 14(3), 81–84.
- Rizzato, P. P., & Bichuette, M. E. 2014. *Ituglanis boticario*, a new troglomorphic catfish (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae) from Mambai karst area, central Brazil. *Zoologia*, 31(6), 577–598. DOI: 10.1590/S1984-46702014000600006
- Secutti, S., & Bichuette, M. E. 2013. Ictiofauna da área cárstica de Presidente Olegário, Estado de Minas Gerais, com ênfase nas espécies subterrâneas. *Revista da Biologia*, 10(2), 13–20. 2013. DOI: 10.7594/revbio.10.02.03
- Simões, L. B., Rantin, B., & Bichuette, M. E. 2013. Notes on feeding and reproduction of the threatened phreatic fish *Stygichthys typhlops* Brittan & Böhlke, 1965 (Characiformes: Characidae) from eastern Brazil. *Speleobiology Notes*, 5, 1–8.
- Tencatt, L. F. C., & Bichuette, M. E. 2017. *Aspidoras mephisto*, new species: the first troglotitic Callichthyidae (Teleostei: Siluriformes) from South America. *PLoS One* 12(3): e0171309. DOI: 10.1371/journal.pone.0171309
- Trajano, E. 1989. Estudo do comportamento espontâneo e alimentar e da dieta do bagre cavernícola, *Pimelodella kronei*, e seu ancestral epigeo, *Pimelodella transitoria* (Siluriformes, Pimelodidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 49(3), 757–769.
- Trajano, E. 1991. Populational ecology of *Pimelodella kronei*, troglotitic catfish from southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). *Environmental Biology of Fishes*, 30, 407–421.
- Trajano, E. 1997. Population ecology of

- Trichomycterus itacarambiensis*, a cave catfish from Eastern Brazil (Siluriformes, Trichomycteridae). *Environmental Biology of Fishes*, 50, 357–369.
- Trajano, E. 2001. Ecology of subterranean fishes: an overview. *Environmental Biology of Fishes* 62(1-3), 133–160.
- Trajano, E., & Bichuette, M. E. 2005. Diversity of subterranean fishes in Brazil. In: *World Subterranean Biodiversity*. J. Gibert (Ed.), Proceedings of an International Symposium held on 8-10 December 2004, Villeurbaine, pp. 161–163.
- Trajano, E., & Bichuette, M. E. 2007. Population ecology of cave armoured catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987, from central Brazil (Siluriformes: Loricariidae). *Ecology of Freshwater Fish*, 16, 105–115.
- Trajano, E., & Bichuette, M. E. 2010. Subterranean Fishes of Brazil. In: E. Trajano, M. E. Bichuette & B. G. Kapoor. (Eds.), *Biology of Subterranean Fishes*. pp. 331–355. New Hampshire: Science Publishers.
- Trajano, E., Secutti, S., & Bichuette, M. E. 2009a. Natural history and population data of fishes in caves of the Serra do Ramalho karst area, Middle São Francisco basin, northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 9(1), 129–133.
- Trajano, E., Secutti, S., & Bichuette, M. E. 2009b. Population decline in a Brazilian cave catfish, *Trichomycterus itacarambiensis* Trajano & Pinna, 1996 (Siluriformes): reduced flashflood as a probable cause. *Speleobiology Notes*, 1, 24–27.
- Trajano, E., Secutti, S., & Mattox, G. M. T. 2009. Epigeal and subterranean ichthyofauna in Cordisburgo karst area, eastern Brazil. *Biota Neotropica*, 9(3), 277–281.
- Triques, M. L. 1996. *Eigenmannia vicentespelaea*, a new species of cave dwelling electrogenic Neotropical fish (Ostariophysi: Gymnotiformes: Sternopygidae). *Revue Française de Aquariologie*, 23(1-2), 1–4.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM. p. 169.
- White, G. C., & K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 Supplement, 120–138.
- Whittaker, R., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R.J., Watson, J. E. M. & Willis, K.J. 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11, 3–23. DOI:10.1111/j.1366-9516.2005.00143.x
- Zavala-Camin, L. A. 1996. *Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes*. Maringá: EDUEM. p. 129.

Submitted: 23 August 2020

Accepted: 30 March 2021

Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi,
Rosana Mazzoni
e Rafael Pereira Leitão