

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Padrões morfológico-evolutivos em espécies subterrâneas
de *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993
(Siluriformes: Trichomycteridae)

Pedro Pereira Rizzato

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como
parte das exigências para a obtenção do título de
Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

RIBEIRÃO PRETO – SP

2014

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Padrões morfológico-evolutivos em espécies subterrâneas
de *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993
(Siluriformes: Trichomycteridae)

Pedro Pereira Rizzato

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como
parte das exigências para a obtenção do título de
Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

Orientadora: Dra. Maria Elina Bichuette

VERSÃO CORRIGIDA

RIBEIRÃO PRETO – SP

2014

Não autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico.

Foto da capa: indivíduo de *Ituglanis epikarsticus* mantido vivo no Laboratório de Estudos Subterrâneos. © Danté Fenolio.
RIZZATO, Pedro Pereira

Padrões morfológico-evolutivos em espécies subterrâneas de *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 (Siluriformes: Trichomycteridae)

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada

Aprovado em: _____ de _____ de _____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição _____

Julgamento _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____ Instituição _____

Julgamento _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____ Instituição _____

Julgamento _____ Assinatura _____

Dedico aos meus pais,

Silvia Maria Pereira da Silva e Roberto Rizzato,

por terem possibilitado a realização de todos os meus sonhos

AGRADECIMENTOS

À Profa. Dra. Maria Elina Bichuette, minha orientadora, por ter acreditado em mim desde o início, por ter sempre me apoiado e esperado muito de mim, e por ter me ensinado, mais pelo exemplo do que pelas palavras, o que é ser Biólogo. Levarei sempre comigo seus ensinamentos e seu exemplo de conduta ética e honesta, mesmo diante das adversidades.

À banca examinadora, cuja honrosa presença e criteriosa avaliação serão de grande contribuição para o engrandecimento desse trabalho, em vista de seu profundo conhecimento e experiência em suas respectivas áreas do conhecimento.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada, seus docentes, funcionários e alunos, especialmente nas pessoas do Coordenador Dr. Ricardo Macedo Corrêa e Castro e da secretária Vera Cássia Cicilini de Lucca, por terem providenciado o ambiente que permitiu minha formação científica, acadêmica e pessoal.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), por terem financiado os projeto de pesquisa que deram origem ao presente trabalho (PPR: 2011/15429-7; MEB: 2010/08459-4)

Ao Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva da Universidade Federal de São Carlos, por ter diposto de sua infra-estrutura para o desenvolvimento do presente trabalho.

Ao Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto, nas pessoas dos pesquisadores Dr. Ricardo Macedo Corrêa e Castro, Dr. Flávio Bockmann, e dos técnicos Dr. Hertz dos Santos e Msc. Vanessa Roma, por terem gentilmente me recebido e cedido sua infra-estrutura durante minhas visitas a Ribeirão Preto.

Aos curadores e pesquisadores das coleções científicas que concederam empréstimo do material utilizado no presente trabalho: Dr. Carlos Alberto Santos de Lucena e Maria Laura Delapieve (PUC-RS), Dr. Luiz Roberto Malabarba e MSc. Juliano Ferrer dos Santos (UFRGS), Dr. Júlio Garavello e Dr. Alexandre de Oliveira (LISDEBE), Dr. Flávio Alicino Bockmann e MSc. Vanesa Roma (LIRP) e Dr. Mário de Pinna e Dr. Michel Gianeti (MZUSP).

Aos companheiros do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES), antigos e atuais, pelo auxílio em diversos momentos da realização do presente trabalho, e por possibilitarem um ambiente agradável, divertido e muito produtivo de trabalho, contribuindo de forma essencial para minha formação acadêmica e pessoal: MSc. Jonas Gallão, MSc. Camile Sorbo-Fernandes, Diego von Schimonsky, MSc. Bianca Rantin, MSc. Bruno do Monte, Leonardo Resende, Tamires Zepon, Rafael Fonseca, Alana Rocha, Jéssica Gallo, Fábio Villaverde, Lucas Terroni, Eletra de Souza, Nozomi Hattori, Dr. Márcio Bolfarini, Msc. Ives Arnone.

À equipe de campo que nos acompanhou nas coletas em São Domingos e Mambaí, especialmente os guias Ramiro Hilário e Emílio Calvo, e os colegas do Laboratório de Estudos Subterrâneos MSc. Jonas Gallão e Diego von Schimonsky, bem como todos os demais pesquisadores, espeleólogos e guias de campo que ao longo dos anos coletaram os espécimes utilizados no presente trabalho, à SEMARH e ICMBio por providenciarem as licenças de coleta, e a todas as pessoas que, ainda que anonimamente, contribuem para o conhecimento e conservação das cavernas brasileiras.

Ao pessoal da República Opa Opa, Murilo (Vaca), Rafel (Jugger/Mestre) e Danilo (Ghost), por terem gentilmente me hospedado em Ribeirão Preto durante o período do Mestrado.

Aos colegas ictiólogos, Murilo Pastana, Aléssio Datovo, Thiago Loboda, Verônica Sobodian, Marina Mendonça, Maria Laura Delapieve, Priscila Camelier, Túlio França, Marina Loeb, George Mattox, André Netto-Ferreira, Murilo Carvalho, Osmar Santos, Thiago Pereira e Dahyes Regasso, pelas discussões sobre peixes e outros tópicos menos acadêmicos.

Aos amigos da faculdade, Lucão, Baratinha, Aline, Gui, Helena, Fer, Vini, Marcel, Lombardi, Laís e Alan, aos amigos do colégio, Vidal, Deh, Xexa, e ao eterno quarteto, Léo, Marcos e Bruno, que a nossa amizade continue resistindo à distância e ao tempo.

Aos familiares e amigos, especialmente os Martins, Vânia, Douglas, Renan, Laudy e Tasso, por terem me acolhido com carinho em sua família.

Ao meu irmão André e sua esposa Graziela, que me deram uma imensa felicidade na forma de meus dois sobrinhos, Lucca e João Roberto, por quem espero contribuir para deixar-lhes um mundo melhor.

À minha avó, Anna Maria Pereira, que sempre dedicou seu tempo, trabalho, carinho e amor para a minha criação e educação, e a quem jamais serei capaz de retribuir, por tudo que fez e tem feito por mim.

À minha namorada e agora noiva, Camila, que está ao meu lado nas horas difíceis, mas principalmente nos momentos mais felizes, e que tem dividido comigo a paixão pela Biologia e o amor que sentimos um pelo outro.

Aos meus pais, Silvia e Roberto, a quem dedico este trabalho, por terem feito todo o possível para permitir que eu trilhasse meu próprio caminho e perseguisse meus sonhos. Amo vocês.



“[...] rivers rise from the caves of the mountains [...] as they come out of the mountains, are full of fish, which is clear proof that they emerge from subterranean waters along the rivers [...] it is not implausible that, as under the earth all kind of fishes occur and live”

Athanasius Kircher, 1665

RESUMO

RIZZATO, P. P. **Padrões morfológico-evolutivos em espécies subterrâneas de *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 (Siluriformes: Trichomycteridae)**. 2014. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2014.

Um dos principais objetivos da Biologia Subterrânea é identificar e entender as modificações morfológicas apresentadas pelos organismos subterrâneos que podem ser relacionadas a seu modo de vida. No presente trabalho, realizamos essa investigação utilizando como modelo as espécies subterrâneas de *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 (Siluriformes: Trichomycteridae). Atualmente são conhecidas sete espécies subterrâneas do gênero, as quais se distribuem em regiões geográficas muito próximas entre si, as áreas cársticas de São Domingos e de Mambai e Posse, no nordeste do estado de Goiás. Analisamos caracteres externos (tamanho e alongamento corporal, nadadeiras pares e pigmentação) e sensoriais (olhos, barbilhões, sistema látero-sensorial e encéfalo), e identificamos tendências de modificação em todos eles. As espécies subterrâneas de *Ituglanis* tendem a apresentar: alongamento do corpo e, nas espécies que transitam ou ocupam espaços confinados, redução do tamanho corporal; nadadeiras peitorais mais longas e com mais raios, e as pélvicas reduzidas; pigmentação reduzida, os cromatóforos menos abundantes e com formas irregulares; olhos menores, deformados, assimétricos e encobertos por pele; barbilhões bem desenvolvidos, os maxilares mais longos; sistema látero-sensorial de canais fragmentado e reduzido, com grande variabilidade e assimetria; e o encéfalo com lobos vagais e faciais desenvolvidos, lobos ópticos reduzidos e aumento do tamanho do cerebelo, da bexiga natatória e dos canais semicirculares do ouvido interno. Muitas dessas características já haviam sido observadas em espécies subterrâneas de outros grupos de peixes, sugerindo que elas de fato estejam relacionadas a esse modo de vida. Nem todas as espécies subterrâneas de *Ituglanis* apresentam todas as características em um mesmo grau, de forma que é possível dividi-las entre as menos troglomórficas, *Ituglanis* sp. 1 e *I. mambai*, as intermediárias, *Ituglanis* sp. 2 e *I. bambui*, e as mais troglomórficas, *I. passensis*, *I. ramiroi* e *I. epikarsiticus*. A grande variabilidade tanto intra- quanto interespecífica sugere que essas características evoluem em mosaico, corroborando hipóteses anteriores de colonização independente do ambiente subterrâneo por cada uma das espécies. As modificações identificadas podem ser divididas em progressivas e regressivas, e discutimos os mecanismos evolutivos que explicam seu surgimento nas espécies subterrâneas. A evolução de características que conferem vanta-

gem evolutiva é explicada por mecanismos de seleção natural direta, enquanto que os caracteres regressivos que não apresentam vantagem ou desvantagem óbvia se encaixam em cenários de evolução neutra. Algumas das características das espécies subterrâneas são típicas de indivíduos em estágios iniciais de desenvolvimento, o que sugere que a heterocronia pode ter um papel importante na evolução do troglomorfismo. Além disso, a linhagem a que pertencem as espécies subterrâneas apresenta características consideradas preaptativas para o modo de vida subterrâneo, o que favoreceria o desenvolvimento desse modo de vida repetidas vezes na família Trichomycteridae e, mais especificamente, no gênero *Ituglanis*.

Palavras-chave: Espeleobiologia, troglomorfismo, troglóbios, ictiofauna subterrânea.

ABSTRACT

RIZZATO, P. P. **Morphological-evolutionary patterns in subterranean species of *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 (Siluriformes: Trichomycteridae)**. 2014. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2014.

One of the main objectives of Subterranean Biology is to identify and understand the morphological modifications exhibited by subterranean organisms which can be related to their hypogean life habit. In the present work, we performed this investigation using as model the subterranean species of *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 (Siluriformes: Trichomycteridae). Nowadays, seven subterranean species of the genus are recognized, distributed in close geographic regions, the São Domingos karstic area and the Mambai and Posse karstic area, both on northeastern Goiás state, Brazil. We analyzed external (body size and elongation, paired fins and pigmentation) and sensorial characters (eyes, barbels, laterosensory system and brain), and identified tendencies of modification in all of them. Subterranean species of *Ituglanis* tend to show: body elongation, and those species occupying confined spaces, body-size reduction; longer pectoral fins, with increased number of rays, and pelvic fins reduced; reduced pigmentation, the chromatophores less numerous and with irregular forms; smaller, deformed and asymmetric eyes, covered by skin; well developed barbels, the maxillary longer; the canals of the laterosensory system fragmented and reduced, with variability and asymmetry; and the brain with well developed vagal and facial lobes, reduced optic lobes and increased cerebellum, swim bladder and semicircular canals of the inner ear. Many of these characters were already reported for subterranean fishes of other groups, suggesting a relationship with this life habit. The subterranean species of *Ituglanis* does not exhibit all the characters on the same degree, in such a way that it is possible to classify them as the less troglomorphic, *Ituglanis* sp. 1 and *I. mambai*, the intermediary, *Ituglanis* sp. 2 and *I. mambai*, and the most troglomorphic, *I. passensis*, *I. ramiroi* and *I. epikarsticus*. The large inter- and intraspecific variability observed suggests a mosaic of evolution for these characters, corroborating previous hypothesis of independent colonization of the subterranean environment in each species. The modifications identified can be divided in progressive and regressive, and we discuss the evolutionary mechanisms that explain their origin. The evolution of characters that can be evolutionarily advantageous is explained by mechanisms of direct natural selection, whilst regressive characters that do not provide any obvious advantage or disadvantage fit to

scenarios of neutral evolution. Some of the characters observed in the subterranean species are typical of individuals in early stages of development, suggesting that heterocrony can play an important role in the evolution of troglomorphism. Furthermore, the lineage to which the subterranean species belong exhibit some characters considered preadaptative for the subterranean life habit, favouring its development repeatedly in the family Trichomycteridae and, more specifically, in the genus *Ituglanis*.

Keywords: Speleobiology, troglomorphism, troglobites, subterranean ichthyofauna.

SUMÁRIO

	RESUMO	8
	ABSTRACT	10
	SUMÁRIO	12
1.	INTRODUÇÃO	13
1.1	O ambiente subterrâneo e suas características	13
1.2	A fauna subterrânea e suas características	14
1.3	Os peixes subterrâneos	16
1.4	Padrões morfológicos em peixes subterrâneos	19
1.5	A família Trichomycteridae	20
1.6	O gênero <i>Ituglanis</i>	25
1.7	As espécies subterrâneas de <i>Ituglanis</i>	26
1.8	Objetivos	27
2.	MATERIAL E MÉTODOS	29
2.1	Área de estudo	29
2.2	Seleção dos táxons e material analisado	34
2.2.1	São Domingos	35
2.2.2	Mambaí/Posse	38
2.2.3	Epígeas	41
2.2.4	Epígeas (grupo externo)	46
2.3	Morfometria clássica	60
2.4	Anatomia interna	67
2.5	Apresentação e discussão dos resultados	70
3.	RESULTADOS E DISCUSSÃO	71
3.1	Dados morfométricos	71
3.2	Tamanho e alongamento corporal	71
3.3	Nadadeiras pares	79
3.4	Pigmentação	89
3.5	Olhos	96
3.6	Barbilhões	106
3.7	Sistema látero-sensorial	112
3.8	Encéfalo	135
3.9	Assimetrias	149
4	EVOLUÇÃO DOS TROGLOMORFISMOS	152
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	165
	REFERÊNCIAS	167
	APÊNDICES	186
	ANEXOS	200

1. INTRODUÇÃO

1.1 O ambiente subterrâneo e suas características

O meio subterrâneo ou hipógeo pode ser definido como o conjunto de espaços de diferentes tamanhos abaixo do solo, interconectados, formando redes de áreas heterogêneas preenchidas ou não por água, que podem ser formados em rocha maciça ou em depósitos profundos de sedimentos, e que são passíveis de colonização pelos seres vivos (JUBERTHIE; DECU, 1994; JUBERTHIE, 2000). Inclusas nessa definição estão as cavernas, cuja formação está geralmente associada à passagem da água pelo subsolo, que dissolve a rocha maciça levando à expansão de fissuras e a formação de grandes salões e condutos (BARR, 1968; CULVER; PIPAN, 2009). As cavernas, no entanto, representam apenas uma pequena parte, acessível ao homem, de um ecossistema mais amplo e mais diversificado constituído de um mosaico de habitats disponíveis à colonização por diferentes organismos (JUBERTHIE; DECU, 1994).

O meio subterrâneo apresenta diferenças marcantes em relação ao ambiente epígeo, que podem variar de um sistema subterrâneo para outro, entre diferentes espaços de um mesmo sistema, ou mesmo de acordo com a região geográfica onde o sistema subterrâneo está inserido (*e. g.*, em regiões tropicais ou temperadas). No entanto, algumas características estão presentes de maneira geral nesses ambientes. A principal delas é a ausência permanente de luz (BARR, 1968; JUBERTHIE; DECU, 1994; LANGECKER, 2000; CULVER; WHITE, 2005). Tal característica acarreta, do ponto de vista biológico: a ausência de luminosidade, importante para orientação visual e comunicação, e que também influencia os organismos através da informação de fotoperiodicidade, fundamental para ajustes fisiológicos e comportamentais (LANGECKER, 2000; VOLPATO; TRAJANO, 2006); e a ausência da energia luminosa, fundamental para a fotossíntese, processo responsável pela maioria absoluta da produção primária na superfície terrestre (LANGECKER, 2000).

Na ausência de produção autotrófica fotossintética, as cavernas apresentam-se, de maneira geral, com baixo conteúdo energético e, muitas vezes, dependentes do ambiente epígeo como fornecedor de energia para sustentar suas cadeias alimentares (muito embora também possa ocorrer produção quimioautotrófica bacteriana; BARR, 1968; JUBERTHIE; DECU, 1994; JUBERTHIE, 2000; CULVER; PIPAN, 2009). Essa dependência de energia alóctone, em muitos casos imprevisível, pode significar fontes escassas e pouco diversas de energia, levando à segunda característica típica dos ambientes hipógeos, a tendência à escassez alimentar (BARR, 1968; LANGECKER, 2000; CULVER; PIPAN, 2009). Outras características distin-

tivas dos ambientes subterrâneos, citadas por Juberthie e Decu (1994), são a tendência à estabilidade térmica, com ausência de temperaturas extremas, e a umidade relativa próxima à saturação. Por essas e outras razões, o meio subterrâneo constitui um ambiente com características ecológicas únicas, habitado por uma fauna peculiar, especializada para sobreviver em um regime evolutivo diferenciado.

1.2 A fauna subterrânea e suas características

Desde a descoberta dos primeiros organismos cavernícolas e da percepção da heterogeneidade da fauna subterrânea, muitos autores têm tentado classificá-la de forma a refletir suas relações ecológicas e evolutivas com esse ambiente (para uma revisão crítica das propostas, veja Trajano, 2012). Atualmente, a proposta de classificação mais útil e utilizada é a denominada Schiner-Racovitza, que após importantes contribuições de Barr (1967) e Trajano (2012), pode ser enunciada da seguinte forma: organismos com populações-fonte em ambientes epígeos e que usam o ambiente hipógeo como parte do seu habitat, mas que precisam deixá-lo de forma a completar seus ciclos de vida, são denominados “trogloxenos”; organismos com populações-fonte tanto em ambientes epígeos quanto hipógeos, e cujos indivíduos transitam entre esses habitats de forma que o fluxo gênico entre as populações é mantido, são denominados “troglófilos”; e organismos com populações-fonte exclusivamente no ambiente hipógeo, mesmo que apresentem populações-dreno em ambientes epígeos, são denominados “troglóbios”.

Nessa última categoria estão incluídos aqueles organismos mais especializados que costumam apresentar uma série de características morfológicas, fisiológicas e comportamentais relacionadas ao seu modo de vida, os denominados troglomorfismos (CHRISTIANSEN, 1962, 2012). Tais características incluem uma série de modificações (veja, por exemplo, Vandel, 1964, Romero, 2009, e Christiansen, 2012), sendo que as mais comuns e mais conspícuas, por essa razão denominadas “troglomorfismos clássicos”, envolvem a redução ou perda dos olhos e da pigmentação.

Os troglomorfismos ocorrem em uma série de táxons dos mais diferentes grupos animais, desde Porifera até Vertebrata (VANDEL, 1964; ROMERO, 2009; CHRISTIANSEN, 2012), e, portanto devem ser considerados convergências (*i. e.* homoplasias) desses táxons que compartilham o modo de vida subterrâneo, o que pode dificultar a busca por sinais filogenéticos em alguns caracteres (TRAJANO; BOCKMANN, 1999; CHRISTIANSEN, 2012). Por outro lado, o estudo de tais convergências oferece oportunidades de identificar padrões

(morfológicos, fisiológicos, comportamentais) de resposta a um mesmo regime ecológico-evolutivo. Além disso, características troglomórficas não são exclusivas de organismos subterrâneos, podendo estar presentes em animais que vivem em habitats com características semelhantes às do meio hipógeo, por exemplo, ambientes de profundidade – como fundos de calhas de rios ou na região afótica dos oceanos – ou mesmo em organismos de solo ou fossoriais (endógeos) (VANDEL, 1964; WEISEL; MCLLAURY, 1964; LUNDBERG; PYDANIEL, 1994; TRAJANO, 1997; POULSON, 2001; HILTON *et al.*, 2007; THOMAS; PYDANIEL, 2008; CHRISTIANSEN, 2012).

Em um sentido filogenético, os troglomorfismos podem constituir, em uma série de transformação dos caracteres, apomorfias das linhagens subterrâneas (TRAJANO, 1993, 1997). Tais apomorfias podem envolver aquisição de, ou incremento em, um estado de caráter, por exemplo, um número maior neuromastos (*e. g.* Poulson, 1963) ou antenas mais longas (*e. g.* Moldovan, 2012) nas linhagens subterrâneas quando comparadas a seus ancestrais epígeos. Nesses casos, fala-se em troglomorfismos progressivos, isto é, quando o caráter apomórfico da linhagem subterrânea é interpretado como um incremento ou aquisição em um estado de caráter. Por outro lado, tais apomorfias podem representar a perda ou redução em um estado de caráter, por exemplo, a ausência dos olhos (vários grupos) ou uma menor fotofobia (*e. g.* Trajano & Bockmann, 1999) nas linhagens subterrâneas quando comparadas às linhagens epígeas ancestrais. Neste segundo caso, fala-se em troglomorfismos regressivos, isto é, quando o caráter apomórfico da linhagem subterrânea é interpretado como uma redução ou perda em um estado de caráter (TRAJANO; BOCKMANN, 1999; CHRISTIANSEN, 2012).

Outra possibilidade é que os troglomorfismos sejam características plesiomórficas herdadas de uma linhagem ancestral epígea (PARZEFALL, 1986, 1993; TRAJANO, 1997). Existem vários casos de linhagens que apresentam características preaptativas para a vida subterrânea, como modos de vida crípticos, noturnos, em espaços confinados, além de certas características como fotofobia, maior dependência de estímulos sensoriais não-visuais, dentre outras, e que apresentam também um ou mais táxons que desenvolveram um modo de vida subterrâneo. Nesses casos, fala-se em preaptações (*sensu* Gould e Vrba, 1982) das linhagens que podem facilitar o desenvolvimento de um modo de vida subterrâneo em um ou alguns dos táxons que a elas pertencem (PARZEFALL, 1986, 1993; TRAJANO, 1997).

A interpretação de uma determinada característica troglomórfica como apomórfica ou plesiomórfica (*i. e.*, sua polarização) deve ser suportada por uma análise filogenética prévia (TRAJANO, 1997). O método mais utilizado é o da comparação com o grupo externo: nesse

caso é preciso, idealmente, comparar o táxon subterrâneo com seu grupo-irmão mais próximo e com o grupo-irmão sucessivo (WATROUS; WHEELER, 1981). A polarização pela ontogenia também é possível (TRAJANO, 1993), embora seja mais rara por depender da possibilidade de acompanhar o desenvolvimento dos indivíduos (mas veja, por exemplo, Secutti e Trajano, 2009).

Muitas vezes, no entanto, não existe uma filogenia pré-existente para uma determinada linhagem que inclui um ou mais táxons subterrâneos, o que impossibilita a seleção dos grupos-irmãos mais próximos. Nesses casos, é possível tentar assumir uma polarização dos caracteres baseando-se numa comparação com, idealmente, todos os táxons provavelmente mais aparentados ao táxon subterrâneo (por exemplo, as congêneres da espécie subterrânea), e com seus grupos externos (por exemplo, um gênero aparentado), de forma a tentar determinar a generalidade dos estados de caráter (ou seja, as simplesiomorfias). Dessa forma, caso a característica em questão esteja presente apenas na linhagem subterrânea, enquanto todos os outros membros proximamente relacionados não a apresentam, por parcimônia deve-se assumir que trata-se de uma apomorfia da linhagem subterrânea (veja, por exemplo, Trajano e Bockmann, 1999). Qualquer outro cenário seria menos parcimonioso, pois requereria a existência de ao menos um evento evolutivo a mais, a perda daquela característica em todas as demais espécies aparentadas. Essa estratégia é a melhor opção no caso de vários grupos neotropicais, para os quais não existe uma proposta filogenética disponível.

1.3 Os peixes subterrâneos

Os teleósteos (Subfilo Vertebrata, Classe Actinopterygii, Infraclasse Teleostei; WILEY; JOHNSON, 2010) constituem o grupo mais diverso dentre os peixes vivos, contando atualmente com mais de 31.500 espécies válidas (ESCHMEYER; FONG, 2013), o que representa cerca de metade da riqueza conhecida de Vertebrados vivos. Esse elevado número de espécies apresenta uma grande diversidade morfológica que reflete sua distribuição em uma ampla gama de habitats aquáticos, que vão desde as profundezas do oceano até corpos d'água em montanhas de elevada altitude (NELSON, 2006), e inclui também espécies que utilizam os diferentes habitats disponíveis no meio hipógeo (PROUDLOVE, 2006, 2010).

Na mais recente listagem publicada, Proudlove (2010) registra 164 espécies exclusivamente subterrâneas em todo o mundo (treze das quais não descritas à época da preparação da lista, dezembro de 2009), mas destaca que o número deve aumentar com a descrição e descoberta de novas espécies, principalmente em regiões pouco exploradas. As espécies exclusi-

vamente subterrâneas de peixes pertencem a duas linhagens de teleósteos, Neoteleostei e Ostariophysi, sendo que a última responde por cerca de 80% do total de espécies.

A prevalência de ostariofísios é reflexo de sua prevalência também em ambientes e-pígeos de água doce (WILKENS, 2005; NELSON, 2006; BERRA, 2007), de onde se origina a maioria das espécies exclusivamente subterrâneas de peixes (PROUDLOVE, 2010), mas o fato de duas ordens de Ostariophysi, Cypriniformes (carpas) e Siluriformes (bagres e cascudos), responderem por 97% das espécies subterrâneas da linhagem, sugere que certas características, como a presença de barbilhões, relacionadas ao seus hábitos noturnos ou de viver em ambientes de pouca luminosidade, poderiam constituir preaptações que facilitariam a sobrevivência no ambiente subterrâneo (PROUDLOVE, 2006). De fato, a maioria das espécies subterrâneas derivam de grupos que já apresentam um modo de vida relacionado a ambientes de pouca luminosidade (WILKENS, 2005).

A ictiofauna subterrânea mundial se distribui principalmente em áreas tropicais a subtropicais (WEBER, 2000; ROMERO; PAULSON, 2001), embora algumas poucas espécies ocorram em regiões de transição para climas temperados (*e. g.*, as espécies subterrâneas de Amblyopsidae). Dos 34 países com ocorrência conhecida de peixes exclusivamente subterrâneos, dois deles, a China e o Brasil, respondem por cerca de um terço do número de espécies no mundo (PROUDLOVE, 2010). Segundo Proudlove (2010), dois fatores são responsáveis por essa riqueza: a existência nesses países de extensas áreas de rocha carstificável (principalmente o calcário); e a exploração espeleológica ativa por parte de pesquisadores, que leva a descoberta e caracterização de novas espécies. É importante observar que, muito embora a China seja o país com o maior número de espécies troglomórficas de peixes, o Brasil se destaca pela diversidade taxonômica (Fig. 1): as 51 espécies troglomórficas de peixes registradas para a China se distribuem em apenas nove gêneros de quatro famílias (Cyprinidae, Nemacheilidae, Cobitidae e Siluridae), sendo que um deles, *Sinocyclocheilus* (Cypriniformes: Cyprinidae) conta sozinho com 28 espécies (CHEN *et al.*, 2010); já no Brasil, são registradas 35 espécies distribuídas em 14 gêneros de seis famílias (Trichomycteridae, Heptapteridae, Loricariidae, Callichthyidae, Characidae e Sternopygidae).

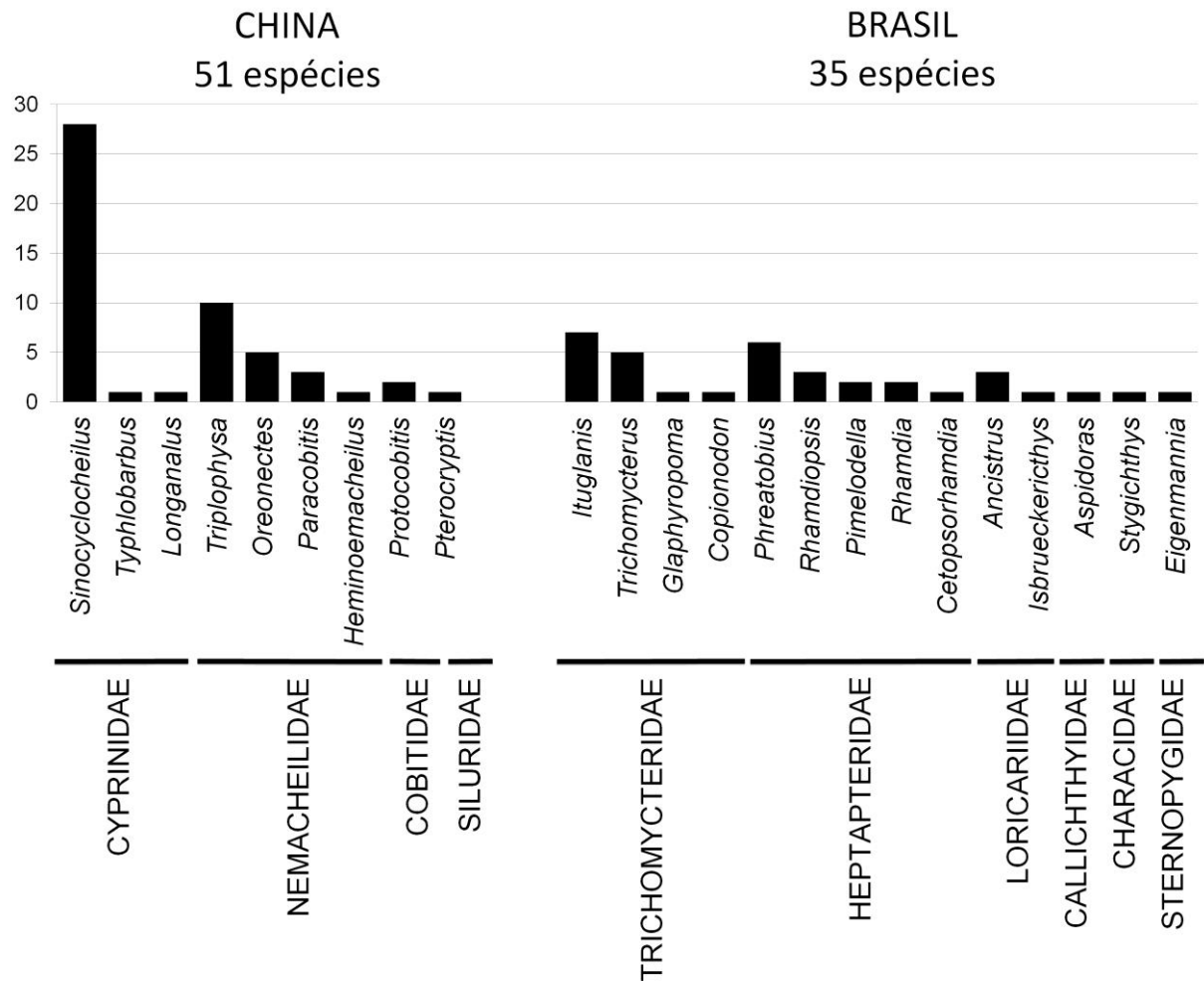


Fig. 1. Comparação entre a diversidade da ictiofauna subterrânea nos dois países com maior número de espécies troglomórficas conhecidas, a China (segundo Zi-Ming *et al.*, 2010) e o Brasil. Para ambos os países, são mostrados o número de espécies troglomórficas em cada gênero com representantes troglóbios e as famílias a que pertencem tais gêneros. O gênero *Phreatobius* é considerado como pertencente à tribo Phreatobiinae da família Heptapteridae, seguindo a proposta de Bockmann (1998; BOCKMAN; CASTRO, 2010; EESCHMEYER; FONG, 2014), mas Muriel-Cunha (2008) sugere que o grupo deve ser alocado em uma família própria, Phreatobiidae.

Igualmente importante, embora algumas vezes negligenciada, é a ictiofauna subterrânea não-troglóbia, isso é, as espécies de peixes que habitam o meio hipógeo, mas não exclusivamente. Poucas vezes são listadas as espécies não-troglóbias de peixes que são encontradas no meio hipógeo, sendo sua ocorrência geralmente considerada acidental (*e. g.* Poly e Boucher, 1996; Proudlove, 2004). As principais exceções são: o trabalho de Poly (2001), que traz uma lista das espécies epígeas de peixes encontradas em diversas cavernas do mundo; o trabalho de Poly e Boucher (1996), para cavernas dos EUA; as revisões de Zhao e colaboradores (2011) e de Li e Zhao (2012), para a China; e para o Brasil, há trabalhos em diferentes regiões do país (MATTOX *et al.*, 2008; DE PAULA; AKAMA; MORAIS, 2012; CORDEIRO;

BORGHEZAN; TRAJANO, 2013), inclusive alguns apresentando dados sobre história natural e ecologia das espécies subterrâneas não-troglóbias (BICHUETTE; TRAJANO, 2003; TRAJANO; SECUTTI; MATTOX, 2009; SECUTTI; BICHUETTE, 2013).

Muito embora os peixes subterrâneos não-troglóbios sejam comumente negligenciados, eles constituem parte importante da comunidade ictiofaunística do meio hipógeo, mesmo que sua ocorrência seja considerada acidental (*e. g.*, Poly e Boucher, 1996, Proudlove, 2004). Em primeiro lugar, tais espécies podem representar potenciais competidores, predadores e até mesmo presas para as espécies troglóbias, especialmente os peixes, interferindo significativamente nas relações ecológicas no ambiente subterrâneo (PROUDLOVE, 2004). Além disso, algumas dessas espécies apresentam modificações morfológicas similares ou comparáveis às das espécies troglóbias (POLY; BOUCHER, 1996; POLY, 2001), o que faz delas interessantes modelos para o estudo da evolução morfológica em espécies subterrâneas (PROUDLOVE, 2004). Por essa razão, mais estudos são necessários com as espécies subterrâneas não-troglóbias, sejam elas troglógenas, troglófilas ou mesmo acidentais, para que se possa compreender sua real importância para a ecologia e evolução da fauna subterrânea como um todo.

1.4 Padrões morfológicos em peixes subterrâneos

A forma peculiar dos peixes subterrâneos tem intrigado os pesquisadores desde os primeiros registros dessas espécies (para uma revisão histórica sobre as pesquisas com peixes subterrâneos, veja Romero, 2001). Um dos primeiros a analisar com detalhes a morfologia de peixes subterrâneos foi Wyman (1843, citado em Romero, 2001), que descreve com detalhes a anatomia (inclusive interna) da espécie *Amblyopsis spelaea* (Perciformes: Amblyopsidae). Em tempos darwinianos, os peixes subterrâneos foram utilizados em discussões a favor e contra explicações evolutivas, sendo que o primeiro a utilizá-los foi Agassiz (1807-1873), cujo objetivo era demonstrar os efeitos que o ambiente poderia ter na forma dos organismos. Desde então, os peixes subterrâneos tem sido utilizados como modelo para o estudo da evolução morfológica, especialmente no caso da evolução regressiva dos caracteres.

Durante muitos anos, a evolução regressiva foi o tema predominante entre os estudos com peixes subterrâneos, muitos deles procurando embasar diferentes teorias sobre a evolução dos caracteres relacionados à vida subterrânea, como neo-lamarckismo, ortogênese e organicismo. Uma mudança de paradigma surgiu após o estudo de Poulson (1963) com os ambliopsídeos, no qual o autor, utilizando métodos comparativos e apoiando-se em dados ecológicos, buscou explicar a evolução dos caracteres morfológicos com base nos conceitos do

Neo-Darwinismo (PIPAN; CULVER, 2012). No entanto, a principal contribuição de Poulson (1963), e também de Christianssen (1962) em seus trabalhos com hexápodes cavernícolas da ordem Colembolla, foi chamar a atenção para o fato de os organismos subterrâneos em geral apresentarem não só os chamados caracteres regressivos, mas também um conjunto de caracteres progressivos, ou seja, que representem incremento ou ganho de caracteres ou estados de caracteres. Atualmente, os estudos com a fauna subterrânea, e principalmente com peixes, têm se dedicado a explicar não apenas a presença de caracteres regressivos, mas também os progressivos, tanto em relação à sua funcionalidade em ambientes subterrâneos, quanto em relação à sua evolução nesses organismos (*e. g.*, Langecker e Longley, 1993; Wilkens, 2001; Parzefall, 2001; Wilkens, 2005; Vincent, 2012; Soares e Niemiller, 2013).

1.5 A família Trichomycteridae

A família Trichomycteridae (Fig. 2) é a segunda mais rica em espécies da ordem Siluriformes (bagres e cascudos), reunindo mais de 270 espécies válidas (ESCHMEYER; FONG, 2014) de oito subfamílias (DE PINNA; WOSIACKI, 2003; DATOVO; BOCKMANN, 2010) em um grupo monofilético suportado por várias sinapomorfias (as mais conspícuas envolvendo a estrutura do aparato opercular) que representaria, juntamente com seu putativo grupo-irmão, a família Nematogenyidae (DE PINNA, 1992, 1998; DIOGO, 2005; DATOVO; BOCKMANN, 2010), uma das linhagens mais basais de Loricarioidea (DE PINNA, 1998; DE PINNA; WOSIACKI, 2003; DATOVO; BOCKMANN, 2010).

O elevado número de espécies se reflete em uma ampla distribuição na região Neotropical, da Costa Rica à Patagônia, e em uma das maiores diversidades de hábitos de vida e especializações alimentares em um grupo restrito de peixes (DE PINNA, 1998; DE PINNA; WOSIACKI, 2003; ADRIAENS; BASKIN; COPPENS, 2010; DATOVO; BOCKMANN, 2010). Tal diversidade inclui:

- as subfamílias mais basais Copionodontinae e Trichogeninae (considerados grupo-irmãos; DE PINNA, 1998; BOCKMANN; CASATTI; DE PINNA, 2004; BICHUETTE; DE PINNA; TRAJANO, 2008; DATOVO; BOCKMANN, 2010; DE PINNA *et al.*, 2010) cujas espécies, diferentemente das confamiliares mais derivadas, apresentam um modo de vida mais diurno e exploram mais frequentemente a coluna d'água, sendo que os tricogeníneos são considerados marcadamente nectônicos e alimentam-se principalmente de insetos (SAZIMA, 2004; DATOVO; BOCKMANN, 2010; DE PINNA *et al.*, 2010) enquanto que os copiono-

dontíneos apresentam uma dieta mais herbívora e possuem dentes raspadores (DE PINNA, 1992, 1998; ZANATA; PRIMITIVO, 2013);

- as pouco conhecidas espécies das subfamílias Sarcoglanidinae e Glanapteryginae, insetívoras e que apresentam especializações para a vida em habitats arenosos (psamofilia) e intersticiais (MYERS; WEITZMANN, 1966; NICO; DE PINNA, 1996; DE PINNA; WOSIACKI, 2003; ZUANON; SAZIMA 2004a; SCHAEFER *et al.*, 2005; ZUANON; BOCKMANN; SAZIMA, 2006; DATOVO; BOCKMANN, 2010);

- a subfamília Tridentinae, cujas espécies são presumivelmente nectônicas, mas podem também se enterrar no substrato arenoso (BURGESS, 1989; DATOVO; BOCKMANN, 2010);

- as espécies parasitas nas subfamílias Stegophilinae, que se alimentam de muco e escamas e ocasionalmente de porções superficiais de carne dos seus hospedeiros (WINEMILLER; YAN, 1989; DE PINNA, 1998; DE PINNA; WOSIACKI, 2003; FERNÁNDEZ; SCHAEFER, 2009; DATOVO; BOCKMANN, 2010), e Vandeliinae, hematófagas (KELLEY; ATZ, 1964; MACHADO; SAZIMA, 1983; DE PINNA, 1998; ZUANON; SAZIMA, 2004b), estas bastante conhecidas popularmente pelo seu infame hábito de adentrar na uretra de seres humanos (GUDGER, 1930; NELSON, 1996; DE PINNA, 1998; DATOVO; BOCKMANN, 2010);

- e as numerosas espécies de vida livre da subfamília Trichomycterinae, que têm o hábito de se esconder entre rochas ou no folhíço e que se alimentam primariamente de pequenos invertebrados (DE PINNA, 1998; BOCKMANN; CASATTI; DE PINNA, 2004; DATOVO; BOCKMANN, 2010).

O monofiletismo de todas as subfamílias de Trichomycteridae é bem corroborado, exceto o de Trichomycterinae. Baskin (1973) foi o primeiro a sugerir o não-monofiletismo do grupo, e depois disso vários autores discutiram sobre sua composição e possíveis sinapomorfias que suportassem o clado (ARRATIA *et al.* 1978; DE PINNA, 1989; ARRATIA, 1990; BOCKMANN; CASATTI; DE PINNA, 2004; DATOVO & BOCKMANN, 2010). Recentemente, Datovo & Bockmann (2010) sugeriram uma característica que poderia ser considerada uma sinapomorfia para o grupo, a porção posterior do músculo *levator internus 4* originando-se da face dorsal do pós-têmporo-supra-cleित्रo (Fig. 3). Para esses autores, a subfamília teria uma nova configuração: Trichomycterinae *lato sensu* (*sensu* Datovo e Bockmann, 2010) teria a mesma composição proposta por Arratia (1990), com a inclusão de *Ituglanis* descrito posteriormente (COSTA; BOCKMANN, 1993) e a exclusão de “*T.* *hasemani*” e “*T.* *johnsoni*”.

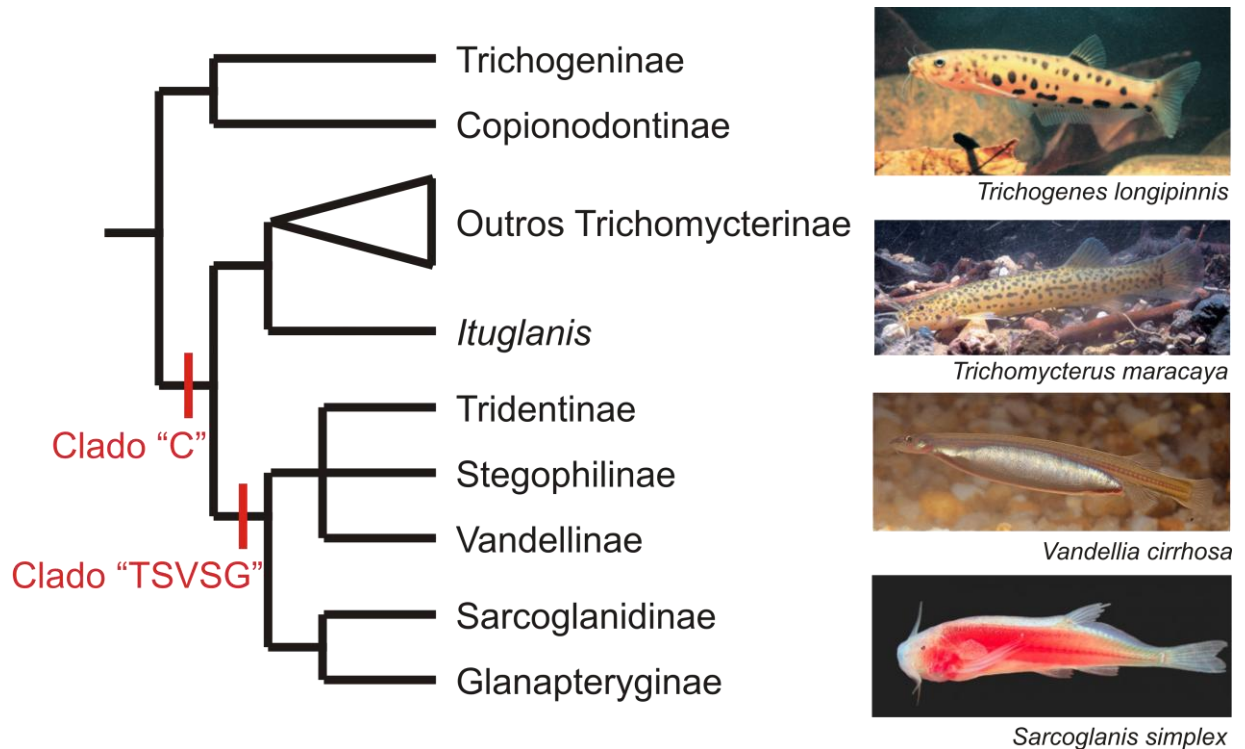


Figura 2. Cladograma representando as relações filogenéticas entre os membros de Trichomycteridae. A topologia segue Datovo e Bockmann (2010: Fig. 31) exceto as relações entre Tridentinae, Stegophilinae e Vandellinae, mostrados como uma politomia basal segundo sugestão dos próprios autores. Os clados destacados em vermelho são recuperados em várias análises (veja Datovo e Bockmann, 2010) e são citados no texto. Fotos: *Trichogenes longipinnis*: Sazima (2004). *Trichomycterus maracaya*: Bockmann e Sazima (2004). *Vandellia cirrhosa*: Zuanon e Sazima (2004). *Sarcoglanis simplex*: Mark Sabaj Pérez.

Além de reunir os gêneros associados à Trichomycterinae em um mesmo clado, o caráter proposto por Datovo e Bockmann (2010) teria ainda como consequência a inclusão de *Ituglanis* dentro de Trichomycterinae, e não como um táxon mais proximo relacionado aos membros mais derivados de Trichomycteridae, o clado TSVSG, como sustentado por alguns autores anteriormente (COSTA; BOCKMANN, 1993; DE PINNA, 1998; FERNÁNDEZ; SCHAEFFER, 2009). Embora os autores tenham sido cautelosos ao sugerir seu valor filogenético, incentivando a confirmação nos demais membros da subfamília, todas as espécies de *Ituglanis* analisadas nesse trabalho apresentaram esse caráter (*e. g.*, Fig. 3), bem como espécies adicionais analisadas por Datovo e de Pinna (2014). Esses dados contribuem para aumentar o suporte da proposta de monofiletismo de Trichomycterinae e da inclusão de *Ituglanis* dentro dessa subfamília, mas endossamos que se faz necessária a confirmação do caráter nas demais espécies.

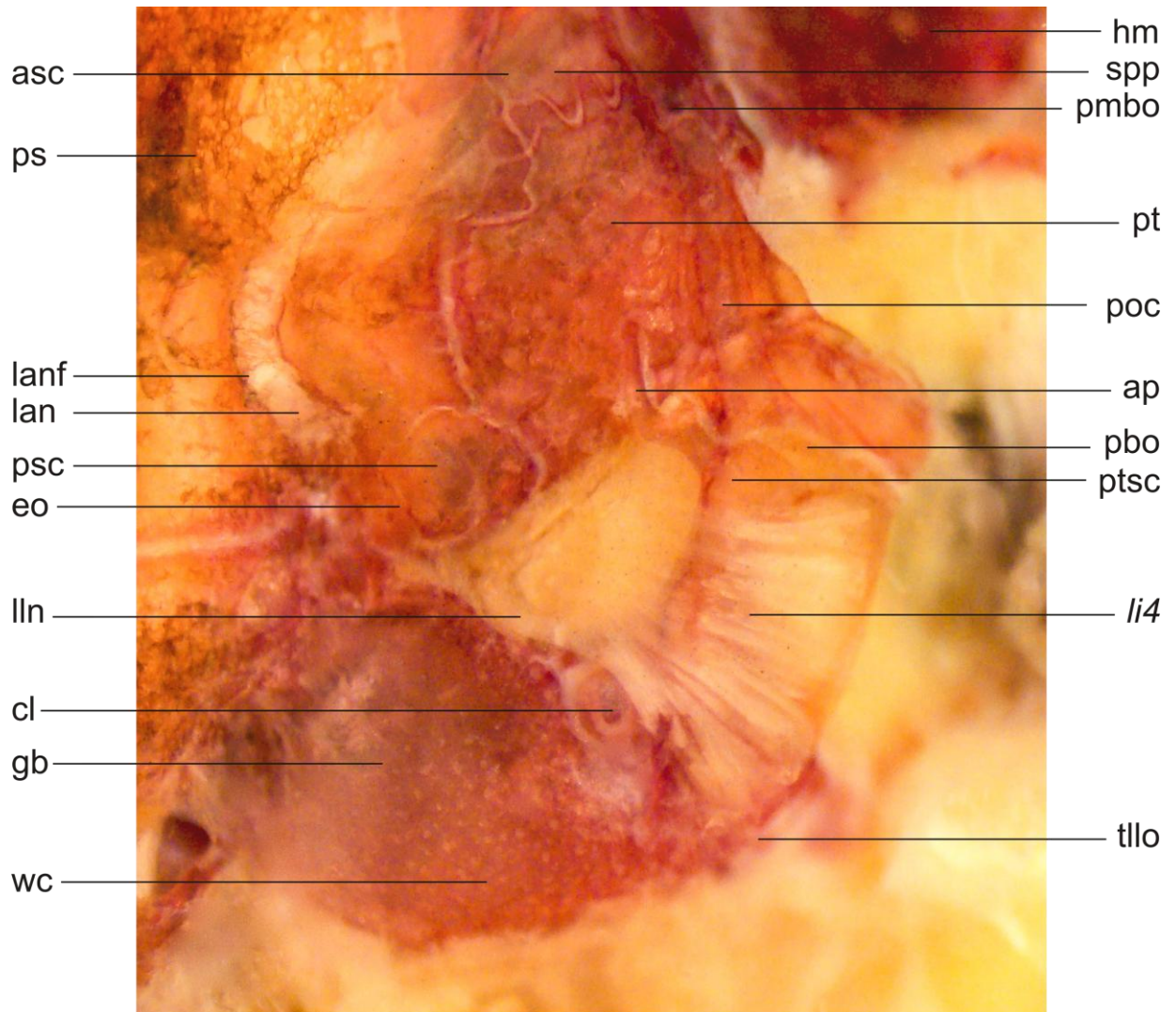


Figura 3. Região posterolateral direita do crânio de *Ituglanis* sp. 2 (LESCI-00258, C, 57,5 mm SL) em vista dorsal, parcialmente dissecada para mostrar a característica proposta por Datovo e Bockmann (2010) como possível sinapomorfia para a subfamília Trichomycterinae, a porção posterior do músculo *levator internus 4* originando-se da face dorsal do pós-têmporo-supra-cleitro. Todas as espécies de *Ituglanis* analisadas neste trabalho apresentam essa característica. **ap:** processo anterior do pós-têmporo-supra-cleitro. **asc:** canal semicircular anterior (por transparência). **cl:** cleitro (extremidade dorsal). **eo:** osso epioccipital. **gb:** bexiga natatória (por transparência). **hm:** osso hiomandibular. **lan:** nervo lateral acessório. **lanf:** forame do nervo lateral acessório. **li4:** músculo *levator internus 4*. **lln:** nervo da linha lateral. **pmbo:** abertura do ramo pré-opérculo-mandibular do canal pós-ótico. **pbo:** abertura do ramo pterótico do canal pós-ótico. **poc:** canal do sistema látero-sensorial (canal pós-ótico, por transparência). **pt:** osso pterótico. **ptsc:** pós-têmporo-supra-cleitro. **ps:** osso parieto-supraoccipital. **psc:** canal semicircular posterior (por transparência). **spp:** osso esfenótico-pro-ótico-pterosfenóide. **tlo:** abertura do canal corporal. **wc:** cápsula de Weber.

O parco conhecimento sobre as relações filogenéticas entre as espécies de Trichomycterinae se justifica pela própria história taxonômica da família: as demais subfamílias são facilmente diagnosticadas com base em caracteres apomórficos, de forma que os membros que

não apresentam tais caracteres derivados acabaram sendo reunidos em um grupo próprio, diagnosticado pela falta das especializações das demais subfamílias (DE PINNA; WOSIACKI, 2003). O mesmo padrão se repete dentro da subfamília, na qual há relativamente poucos gêneros, muitos deles monotípicos (*Rhizosomichthys*, *Hatcheria*, *Bullockia* e *Eremophilus*), todos diagnosticados por apomorfias, exceto o gênero *Trichomycterus*, diagnosticado pela falta de especializações dos demais membros da subfamília (DE PINNA, 1989). Não surpreendentemente, *Trichomycterus* é atualmente o gênero mais rico em espécies da família, e claramente considerado não-monofilético (DE PINNA, 1989, 1998; WOSIACKI 2002; BOCKMANN; CASATTI; DE PINNA, 2004; DATOVO; BOCKMANN, 2010).

O esclarecimento das relações filogenéticas entre as espécies de *Trichomycterus* e de Trichomycterinae é dificultado pela escassez de informações sobre a anatomia e pelo elevado número de espécies ainda não descritas, especialmente nos gêneros *Trichomycterus* e *Ituglanis*, os mais ricos em espécies da família, responsáveis por mais da metade da diversidade de Trichomycteridae (ESCHMEYER; FONG, 2014). Embora alguns subgrupos sejam reconhecidos (e. g., o complexo *T. brasiliensis*; COSTA, 1992; BARBOSA; COSTA, 2003, 2010; BOCKMANN; SAZIMA, 2004; BOCKMANN; CASATTI; DE PINNA, 2004), apenas com uma revisão filogenética de toda a subfamília é possível propor hipóteses mais robustas sobre a evolução dos caracteres no grupo e suas possíveis consequências ecológico-evolutivas.

Como própria consequência do elevado número de espécies, os tricomictéreos se distribuem amplamente na região neotropical, sendo a única subfamília de Trichomycteridae que ocorre em toda a amplitude de distribuição da família, bem como a única encontrada a oeste dos Andes (DE PINNA; WOSIACKI, 2003). Além de sua ampla distribuição, a subfamília caracteriza-se também pela ocorrência em ambientes incomuns, inclusive os subterrâneos. Atualmente, a família Trichomycteridae é considerada a terceira mais rica em espécies exclusivamente subterrâneas do mundo (PROUDLOVE, 2010), com 23 espécies troglóbias reportadas, distribuídas em cinco gêneros: *Glaphyropoma* (1 espécie, *G. spinosum*, BICHUETTE; DE PINNA; TRAJANO, 2008), *Copionodon* (1 espécie não descrita, M. E. Bichuette, informação pessoal), *Silvinichthys* (1 espécie, *S. bortayro*, FERNÁNDEZ; DE PINNA, 2005), *Trichomycterus* (14 espécies sendo 5 não descritas, PROUDLOVE, 2010; BICHUETTE; RIZZATO, 2012; CASTELLANOS-MORALES; GALVIS, 2012; CORDEIRO; BORGHEZAN; TRAJANO, 2013) e *Ituglanis* (7 espécies sendo 2 não descritas, FERNÁNDEZ; BICHUETTE, 2002; BICHUETTE; TRAJANO, 2004, 2008; ver item 1.6).

1.6 O gênero *Ituglanis*

Costa e Bockmann (1993) erigiram o gênero *Ituglanis* para incluir algumas espécies previamente designadas no gênero *Trichomycterus*. O gênero foi definido com base em três sinapomorfias: fontanela do parieto-supraoccipital na forma de um orifício situado posteriormente, podendo estar ausente, como na espécie miniaturizada *I. macunaima* e em alguns espécimes das espécies subterrâneas *I. epikarsticus* e *I. mambai* (DATOVO; LANDIM, 2005; BICHUETTE; TRAJANO 2004, 2008); autopalatino com uma concavidade profunda na região mediana, embora em algumas espécies não seja tão profunda, como *I. mambai* e em uma nova espécie não descrita da bacia Amazônica (*Ituglanis* sp. “Tapajós”, CANTO, 2009); e extremidade anterior do esfenótico dirigida anteriormente (COSTA; BOCKMANN, 1993). Wosiacki (2002) sugere ainda quatro sinapomorfias adicionais para o gênero: as parapófises das quatro primeiras vértebras livres dirigidas medialmente; a presença de cinco ou mais vértebras abdominais; a presença de duas ou menos vértebras entre o primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal e o primeiro da nadadeira anal; e a presença de 23 ou mais vértebras livres anteriormente ao primeiro pterigióforo da dorsal (WOSIACKI; DUTRA; MENDONÇA, 2012; mas veja também Datovo e de Pinna, 2014 e Rizzato e Bichuette, *in prep.*, Anexo B).

Desde que o gênero foi proposto, 11 novas espécies foram descritas formalmente, e *Ituglanis* conta atualmente com 22 espécies válidas (ESCHMEYER; FONG, 2014), a maioria ocorrendo no Brasil. As espécies apresentam distribuição cis-andina na América do Sul, ocorrendo desde as Guianas até o Uruguai (DATOVO; DE PINNA, 2014). Segundo Lima, Neves e Campos-Paiva (2013), é possível que o gênero apresente um padrão biogeográfico denominado padrão B (RIBEIRO, 2006), reportado para vários grupos de peixes de água-doce neotropicais, nos quais as espécies de drenagens costeiras do leste do Brasil são grupos-irmãos de clados que se irradiam em grupos mais inclusivos distribuídos no escudo brasileiro e na bacia amazônica.

O único trabalho de revisão feito com o gênero até agora foi o de Canto (2009), uma revisão taxonômica das espécies que ocorrem na Bacia Amazônica brasileira, incluindo quatro não descritas, mas sem realizar uma análise filogenética entre essas espécies ou no gênero como um todo. Embora ainda não tenha sido feito nenhum estudo detalhado sobre as relações de parentesco entre as espécies de *Ituglanis* (DATOVO; DE PINNA, 2014), de Pinna e Keith (2003) propuseram uma possível subdivisão do gênero em dois grupos monofiléticos distintos, um incluindo espécies do norte da América do Sul, distribuídas no rio Amazonas e seus tributários e nas Guianas, e que compartilham uma redução do número de vértebras pleurais

(2-3), e outro incluindo espécies do sul, distribuídas nas bacias dos rios Paraná/Paraguai, Ribeira do Iguape, Paraíba do Sul e Tocantins, além de drenagens do sudeste do Brasil e do Uruguai, que compartilhariam um elevado número de vértebras pleurais (5-7).

As espécies descritas desde então (BICHUETTE; TRAJANO, 2004; DATOVO; LANDIM, 2005; SARMENTO-SOARES *et al.*, 2006; CAMPOS-PAIVA; COSTA, 2007; BICHUETTE; TRAJANO, 2008; WOSIACKI; DUTRA; MENDONÇA, 2012; LIMA; NEVES; CAMPOS-PAIVA, 2013; DATOVO; DE PINNA, 2014) seguiram essa divisão biogeográfica concordante com os estados de caráter propostos, indicando que tais grupos possam de fato corresponder a clados distintos dentro do gênero. No entanto, várias espécies permanecem não descritas (*e. g.*, CANTO, 2009), e apenas um estudo filogenético abrangente, baseado em mais caracteres e incluindo espécies descritas e não descritas, pode resolver as relações de parentesco dentro do gênero e confirmar a validade dos clados propostos por de Pinna e Keith (2003).

1.7 As espécies subterrâneas de *Ituglanis*

Até o presente momento, são conhecidas sete espécies de *Ituglanis* com ocorrência exclusiva no ambiente subterrâneo, sendo, portanto, o gênero mais rico em espécies troglomórficas do Brasil (Fig. 1; PROUDLOVE, 2010). As sete espécies, *I. passensis* Fernández & Bichuette, 2002, *I. bambui* Bichuette & Trajano, 2004, *I. epikarsticus* Bichuette & Trajano, 2004, *I. ramiroi* Bichuette & Trajano, 2004 e *I. mambai* Bichuette & Trajano, 2008, e duas novas espécies não descritas (Rizzato e Bichuette, *in prep.*, ver abaixo; Anexo B), ocorrem no Brasil Central em áreas cársticas adjacentes, sendo as quatro primeiras na região de São Domingos e as três últimas na região de Mambai/Posse (Figs. 4 e 5), e são caracterizadas por algum grau de regressão ocular e da pigmentação melânica (FERNÁNDEZ; BICHUETTE, 2002; BICHUETTE; TRAJANO, 2004, 2008)

As sete espécies troglomórficas de *Ituglanis* apresentam um mosaico de caracteres (ver a Tabela 2 de Bichuette e Trajano, 2008) que sugerem, juntamente com dados geológicos, que elas teriam se originado independentemente de um ou mais ancestrais epígeos (BICHUETTE; TRAJANO, 2004), o que indica que o surgimento de troglomorfismos nessas espécies seria resultado de um processo de evolução convergente. Ao mesmo tempo, as espécies exibem variações no grau de troglomorfismo para alguns caracteres, como a redução dos olhos e pigmentação (FERNÁNDEZ; BICHUETTE, 2002; BICHUETTE; TRAJANO, 2004, 2008) as quais estariam associadas com um isolamento relativamente recente no ambiente

subterrâneo. Essas quatro características as colocam como excelentes modelos para o estudo de padrões morfológicos, visto que as similaridades em caracteres associados ao modo de vida subterrâneo encontradas nessas espécies seriam resultado de forças evolutivas atuando sobre espécies próximas submetidas a um mesmo regime seletivo.

As espécies subterrâneas descritas, especialmente as de São Domingos, foram estudadas em relação à ecologia populacional, dieta, reprodução, história natural e comportamento (TRAJANO; SOUZA, 1994; BICHUETTE, 2003; BICHUETTE; TRAJANO 2002, 2004, 2008; TRAJANO; BICHUETTE, 2003, 2010; MONTEIRO-NETO; BICHUETTE, 2013), sendo que a principal referência é a Tese de Doutorado de M. E. Bichuette (2003), infelizmente ainda não publicada. Para as duas espécies não descritas, as informações disponíveis se baseiam em dados obtidos no decorrer desse projeto, além de observações prévias feitas em campo por M. E. Bichutte e por outros dois pesquisadores do Laboratório de Estudos Subterrâneos, MSc. J. E. Gallão e D. M. Von Schimonsky, e serão reunidas em trabalhos de descrição taxonômica a serem submetidos (Rizzato e Bichuette, *in prep.*, ver Anexo B).

1.8 Objetivos

O presente trabalho teve como objetivo analisar os padrões morfológicos relacionados à vida em isolamento no ambiente subterrâneo para espécies do gênero *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 (Siluriformes: Trichomycteridae). Nesse sentido, o estudo contempla as seguintes perguntas:

- Quais são os padrões morfológicos para caracteres corporais externos (tamanho alongamento corporal, nadadeiras pares e pigmentação) e para caracteres relacionados às modalidades sensoriais (olhos, barbilhões, linha lateral e encéfalo) encontrados nas espécies subterrâneas do gênero *Ituglanis*?

- Como esses padrões podem ser identificados nessas espécies?

- Qual a relação entre essas modificações morfológicas e o modo de vida subterrâneo?

Para atingir esse objetivo e responder a essas perguntas gerais, foram erigidos objetivos específicos, e para atingi-los, as sete espécies subterrâneas de *Ituglanis* foram comparadas com espécies epígeas do mesmo gênero, bem como com três espécies de *Trichomycterus*. Os objetivos específicos referem-se aos diferentes caracteres morfológicos que serão analisados.

Objetivos específicos:

- **Tamanho e alongamento corporal:** analisar o tamanho e alongamento do corpo e o número de vértebras, para detectar se existe padrão de redução do tamanho corporal nas espécies subterrâneas;

- **Nadadeiras pares:** analisar o comprimento e número de raios das nadadeiras pares (peitorais e pélvicas) para detectar se existe padrão de aumento das nadadeiras pares nas espécies subterrâneas;

- **Pigmentação melânica:** analisar a distribuição e forma das células pigmentares (cromatóforos) ao longo do corpo, para detectar se existe padrão de regressão para esse caráter nas espécies subterrâneas;

- **Olhos:** analisar o tamanho e crescimento dos olhos, para detectar se existe padrão de regressão para esse caráter nas espécies subterrâneas;

- **Barbilhões:** analisar o comprimento e crescimento dos barbilhões nasal, maxilar e rictal, para detectar se existe padrão de alongamento dos barbilhões em espécies subterrâneas;

- **Sistema látero-sensorial:** analisar a presença dos canais e o número e posição dos poros do sistema látero-sensorial para detectar se existe padrão de modificação desse caráter nas espécies subterrâneas;

- **Encéfalo:** analisar o tamanho relativo e a forma das principais regiões do encéfalo, para analisar se existe padrão de modificação dessas regiões nas espécies subterrâneas;

- **Assimetrias corporais:** analisar o grau de assimetrias corporais em espécies subterrâneas em diferentes caracteres, como olhos, poros da linha lateral e raios das nadadeiras pares, para detectar se existe padrão de aumento das assimetrias nesses caracteres nas espécies subterrâneas.

1. MATERIAL E MÉTODOS

1.1 Área de Estudo

As áreas cársticas do nordeste do estado de Goiás (Fig. 5), pertencentes ao Distrito de São Domingos *sensu* Karmann e Sánchez (1979), representam uma das expressões regionais da unidade geomorfológica do Bambuí, maior conjunto brasileiro de ocorrências calcárias favoráveis à presença de cavernas (KARMANN; SÁNCHEZ, 1979). São caracterizadas por extensos afloramentos calcários e estão inseridas no domínio morfoclimático dos Cerrados (AB'SABER, 1977), de clima tropical quente semi-úmido, com estação seca entre maio e setembro, podendo se estender até outubro (NIMER, 1979). O carste da região se localiza principalmente na margem leste do Rio Paranã, um tributário do Alto Rio Tocantins, na Bacia Amazônica (Fig. 4), e é cortado por vários rios que, tipicamente, nascem na Serra Geral, que divide os estados de Goiás e Bahia, e após drenar uma extensa região arenítica, penetram nos calcários através de sumidouros para formar sistemas de cavernas predominantemente horizontais, reaparecendo depois na superfície através de ressurgências, e indo desaguar no Paranã a oeste (BICHUETTE; TRAJANO, 2008).

Duas grandes regiões cársticas podem ser comparadas na região. Mais ao norte se encontra a área cárstica de São Domingos (Fig. 5, detalhe dos sistemas na Figura 6), onde são encontrados amplos sistemas de cavernas (alguns com mais de 20 km de desenvolvimento), como o Sistema Terra Ronca, que dá nome ao Parque Estadual Terra Ronca (PETER), relativamente bem conhecidos em razão da própria criação do parque, mas com muitas cavernas ainda sendo descobertas e exploradas. A região de São Domingos foi amplamente estudada em relação à espeleobiologia (BICHUETTE, 2003; MAJER *et al.* 2003; RHEIMS; PELLE-GATTI-FRANCO, 2003; BICHUETTE; TRAJANO, 2003), e é considerada uma região de alta diversidade de ictiofauna subterrânea por apresentar grande riqueza de peixes subterrâneos, tanto troglomórficos (incluindo quatro das espécies subterrâneas do gênero *Ituglanis*) quanto não troglomórficos (BICHUETTE; TRAJANO, 2003, 2010). Dentre as espécies troglomórficas descritas para a região, além das quatro espécies de *Ituglanis* – *I. passensis*, *I. bambui*, *I. epikarsticus* e *I. ramiroi* – estão *Pimelodella spelaea* Trajano, Reis & Bichuete 2004 (Siluriformes: Heptapteridae), *Ancistrus criptophthalmus* Reis 1987 (Siluriformes: Loricariidae) e *Eigenmannia vicentespelaea* Triques 1996 (Gymnotiformes: Sternopygidae) – esta a única espécie troglóbia de Gymnotiformes conhecida no mundo.

A sudeste de São Domingos, encontra-se a área cárstica de Mambaí, que engloba os municípios de Posse e Mambaí, e cujos sistemas de cavernas não são tão desenvolvidos quanto os de São Domingos, razão pela qual o potencial espeleológico, já demonstrado (AULER; RUBBIOLI; BRANDI, 2001), ainda é relativamente pouco explorado. Se for comparável à área cárstica adjacente, no entanto, a região poderá mostrar-se de grande relevância espeleobiológica, razão pela qual vêm sendo feitos estudos não só para o conhecimento da fauna da região, como também visando a sua preservação e a do ambiente associado. Além de uma população troglomórfica de *Aspidoras albater* (Siluriformes: Callichthyidae; SECUTTI; REIS; TRAJANO, 2011) em cavernas próximas ao município de Posse, ao menos três espécies subterrâneas de *Ituglanis* já foram identificadas na área cárstica de Mambaí, *Ituglanis mambai* e duas novas espécies em descrição (Rizzato & Bichuette, *in prep.*), *Ituglanis* sp. n. 1, que ocorre em cavernas próximas ao município de Posse, e *Ituglanis* sp. n. 2 que ocorre em cavernas próximas ao município de Mambaí, mais ao sul.

Há três Unidades de Conservação na região nordeste de Goiás (veja mapa da Fig. 4). Na região de Mambaí foi criada em 2001 a Área de Proteção Ambiental Nascentes do Rio Vermelho, que inclui os municípios de Buritinópolis, Damianópolis, Mambaí e Posse (Decreto de 27 de Setembro de 2001), inclusive as localidades de ocorrência das espécies *Ituglanis mambai*, *Ituglanis* sp. n. 1 e *Ituglanis* sp. n. 2. Na região de São Domingos, existe a Área de Proteção Ambiental da Serra Geral de Goiás e o Parque Estadual Terra Ronca (PETER). As localidades de ocorrência das espécies subterrâneas de *Ituglanis* da região estão todas inseridas na área do PETER, exceto apenas a caverna São Bernardo, onde ocorre *Ituglanis ramiroi*, que está nos limites do Parque, mas ainda inclusa na A.P.A. da Serra Geral de Goiás. O fato de estarem todas as localidades de espécies subterrâneas de *Ituglanis* da região inseridas em Unidades de Conservação não garante, no entanto, que estejam seguras quanto à sua preservação. As cavernas do PETER sofrem ameaças diretas pela visitação turística desordenada (BICHUETTE; TRAJANO, 2010), além de desmatamentos nas nascentes dos rios que atravessam as cavernas, provocando assoreamento e provavelmente poluição com pesticidas (M. E. Bichuette, inform. pessoal). As demais, que ocorrem em A.P.A.s, não estão menos ameaçadas uma vez que essa é a mais frágil dentre as categorias de Unidade de Conservação. Por essa razão, são necessários estudos cada vez mais aprofundados sobre as espécies subterrâneas da região para garantir a implementação de medidas que efetivamente viabilizem a manutenção das populações e a preservação das espécies e de seus ambientes.

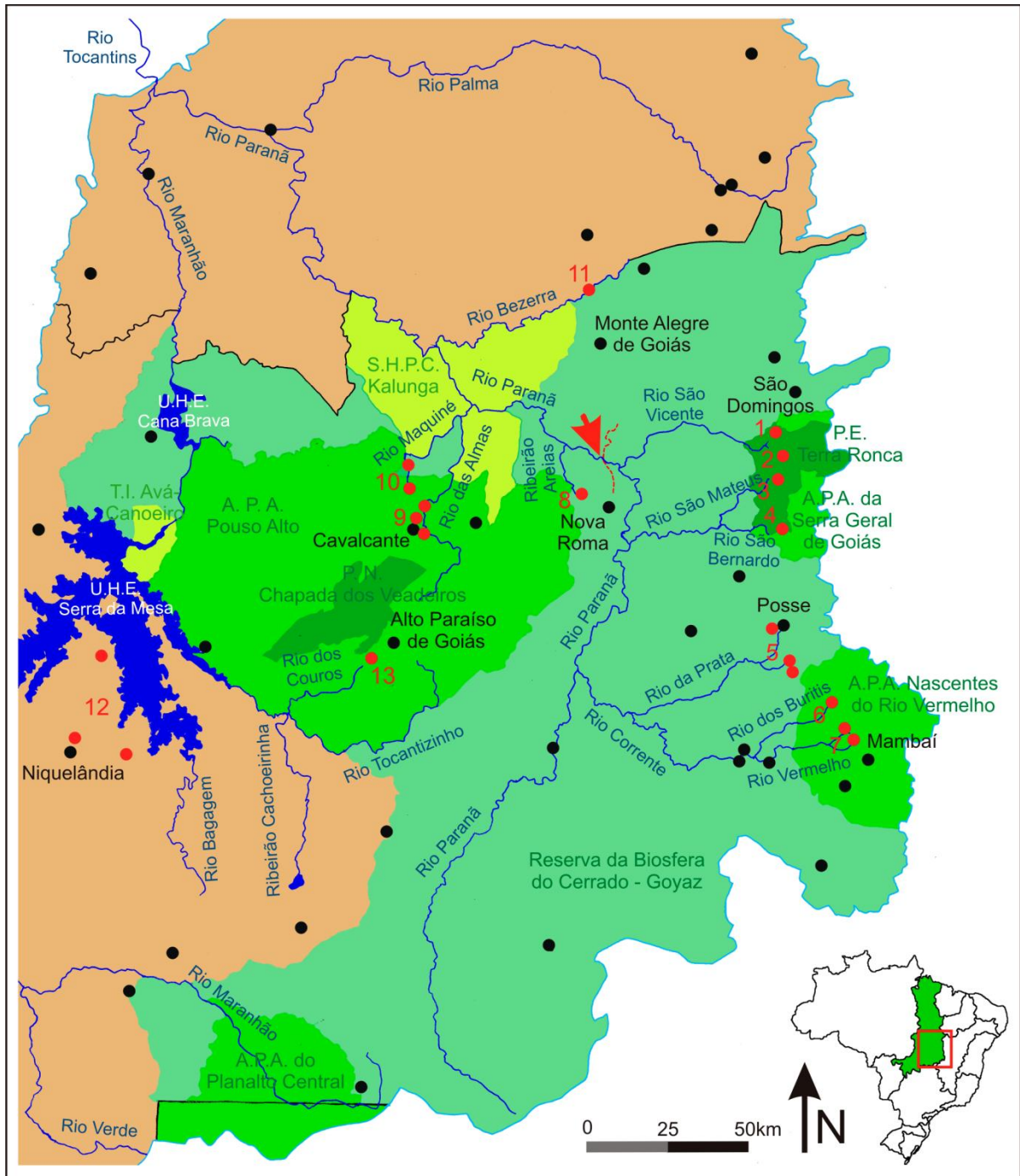


Figura 4. Mapa da região da Bacia Hidrográfica do Alto Rio Tocantins (linha azul-clara), enfocando a bacia do Rio Paranã e adjacências, mostrando as localidades de origem das espécies/populações de *Ituglanis* do Alto Tocantins utilizados no presente projeto (pontos vermelhos numerados de 1-13). Pontos pretos se referem às sedes municipais (apenas as referidas no texto estão identificadas). A seta vermelha aponta o limite ocidental da Unidade Geomorfológica do Vão do Paranã (*sensu* Andahur, 2001, linha vermelha tracejada). 1-4: Espécies da região de São Domingos. 1: *I. bambui*. 2: *I. passensis*. 3: *I. epikarsticus*. 4: *I. ramiroi*. 5-7: Espécies da região de Mambai/Posse. 5: *Ituglanis* sp. 1. 6: *I. mambai*. 7: *Ituglanis* sp. 2. 8-13: Populações de *Ituglanis* sp. 3. 8: Ribeirão Areias (“Ar”). 9: Rio das Almas (“Am”). 10: Rio Maquiné (“Mq”). 11: Rio Bezeira (“Bz”). 12: Rio Bagagem (“Bg”). 13: Rio dos Couros (“Cr”). A.P.A.: Área de Proteção Ambiental. P.N.: Parque Nacional. P.E.: Parque Estadual. T.I.: Terra Indígena. S.H.P.C.: Sítio Histórico e Patrimônio Cultural. U.H.E.: Usina Hidro-Elétrica.

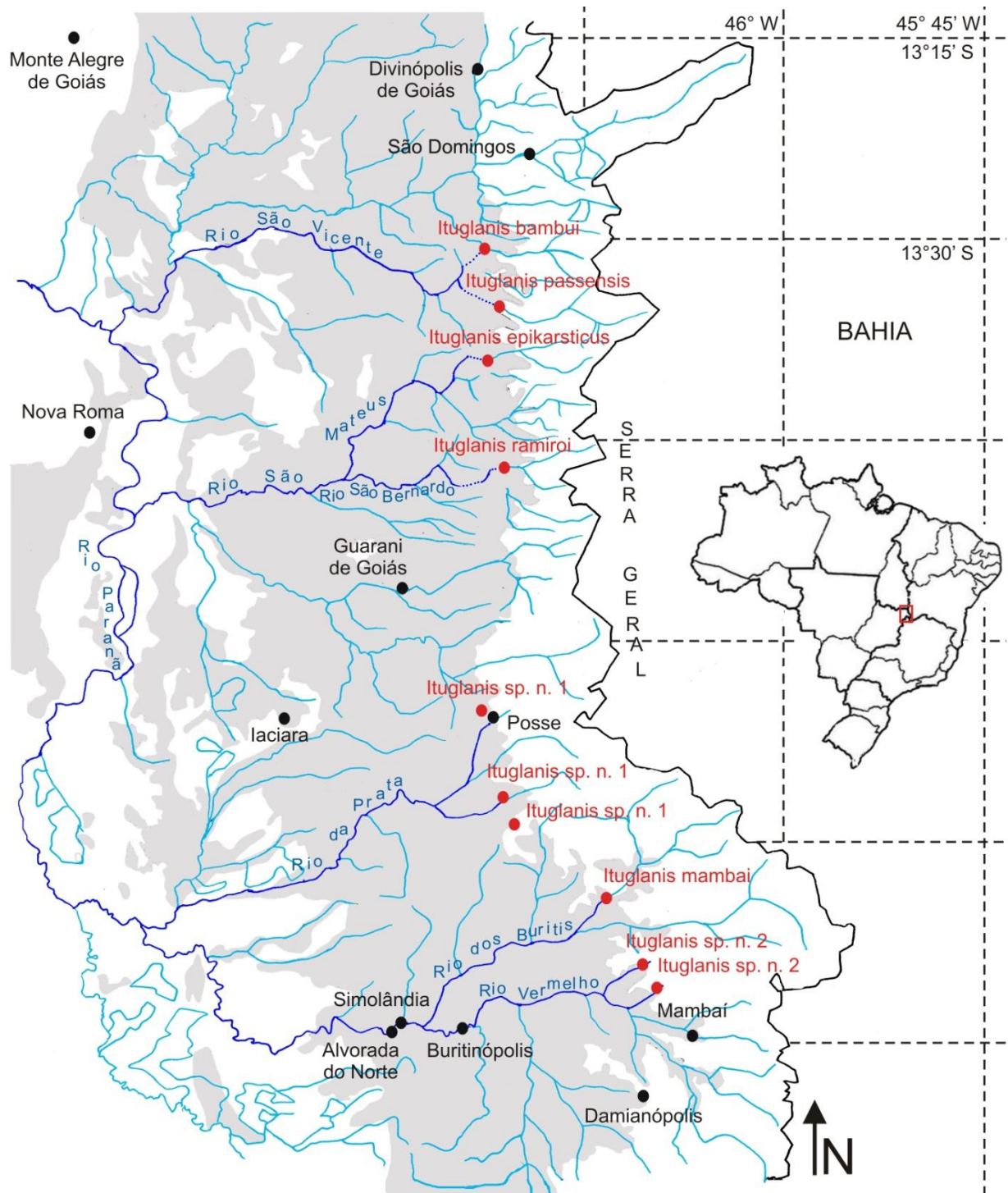


Figura 5. Mapa geral da região nordeste do estado de Goiás, mostrando os principais rios (linhas azuis), municípios (pontos pretos), e as localidades de ocorrência das espécies subterrâneas de *Ituglanis* (pontos vermelhos). São mostrados apenas os rios da margem leste do rio Paranaíba. As áreas em cinza correspondem às formações geomorfológicas do grupo Bambuí. Os rios destacados em azul escuro são os relacionados às localidades de ocorrência das espécies subterrâneas, e as porções tracejadas representam o trajeto subterrâneo desses rios. Veja o mapa da Figura 6 para maiores detalhes da região cárstica de São Domingos e dos sistemas subterrâneos dos rios.

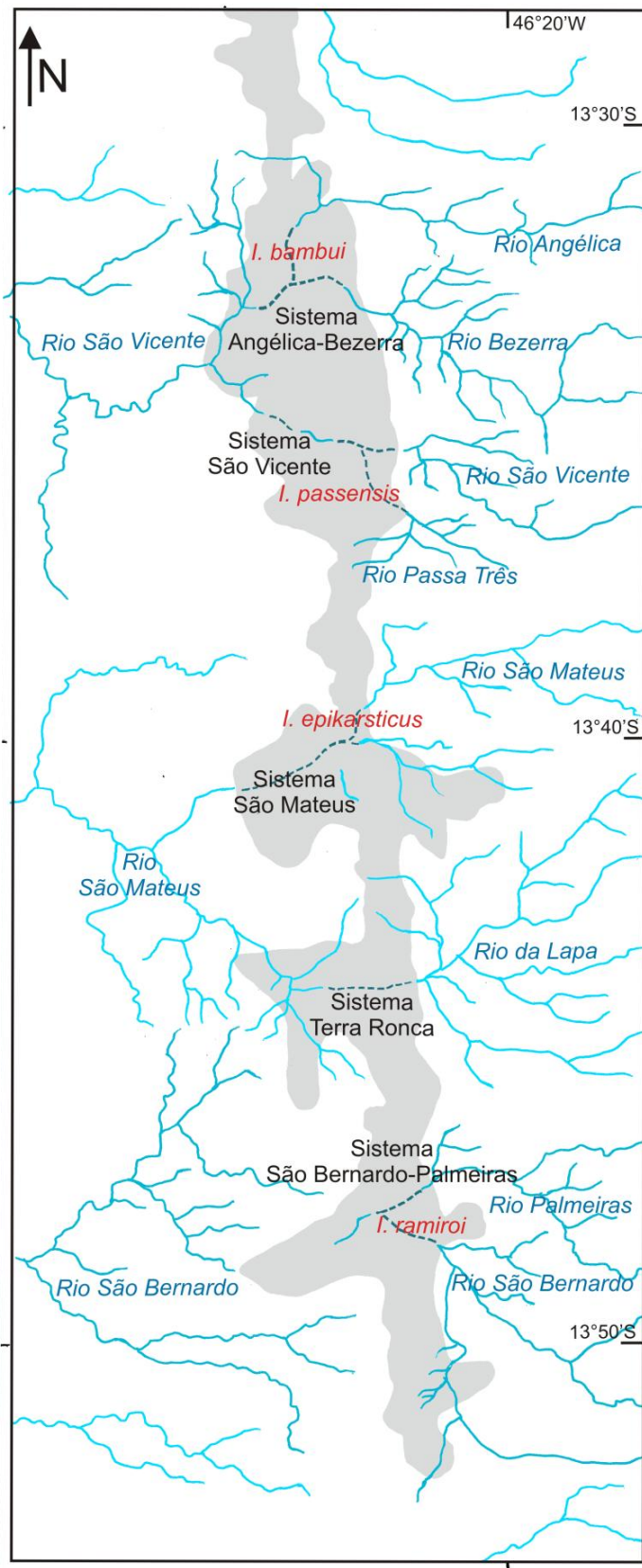


Figura 6. Mapa da região de São Domingos, nordeste do estado de Goiás, mostrando os principais rios (linhas azuis) e os sistemas de cavernas onde ocorrem as espécies subterrâneas de *Ituglanis* da região. A área em cinza corresponde aos limites da lente de calcário, e a linha tracejada mostra os trechos subterrâneos dos rios que a atravessam. Modificado de Bichuette, 2003.

2.2 Seleção dos táxons e material analisado

O presente estudo baseia-se na comparação entre as espécies subterrâneas de *Ituglanis* e suas congêneres epígeas. Para uma comparação apropriada, devem ser escolhidos táxons mais proximamente relacionados às espécies subterrâneas, bem como táxons que representem grupos mais distantes, a fim de mapear os estados de caracteres. Dessa forma, busca-se evitar a interferência de estados de caráter que induzam a inferências equivocadas a respeito da evolução das características relacionadas ao modo de vida hipógeo.

No entanto, não existe ainda uma filogenia proposta para as espécies de *Ituglanis*, portanto, no presente estudo, assumimos uma proposta de parentesco de acordo com sugestões de estudos anteriores sobre a existência de grupos de espécies dentro do gênero, bem como a partir de hipóteses levantadas no decorrer do estudo (ver abaixo). É preciso reconhecer que qualquer hipótese de parentesco que não seja baseada em uma revisão completa de todas as espécies do gênero é prematura e suscetível a equívocos, e este seja talvez o principal ponto fraco do presente estudo. Entretanto, trata-se da melhor aproximação possível para o momento, e todos os resultados serão discutidos levando-se em conta essa limitação.

A única proposta de relações de parentesco evolutivo entre as espécies de *Ituglanis* é a de de Pinna e Keith (2003), que o divide em dois grupos supostamente monofiléticos, concordantes com um padrão biogeográfico de distribuição (WOSIACKI; DUTRA; MENDONÇA, 2012). As espécies descritas desde então (ver Introdução, pág. 25) seguiram essa divisão biogeográfica concordante com as sinapomorfias propostas, indicando que tais grupos possam de fato corresponder a clados distintos dentro do gênero. Por essa razão, esses dois grupos são considerados na proposta assumida no presente estudo para a seleção dos táxons com os quais as espécies subterrâneas serão comparadas.

Consideramos as espécies subterrâneas de *Ituglanis* como formando uma politomia, por dois motivos. Em primeiro lugar, porque não há nenhuma proposta de parentesco entre essas espécies, e fazê-lo foge do escopo do presente estudo. Em segundo lugar, porque há evidências morfológicas, geológicas e biogeográficas de que a colonização do ambiente subterrâneo nessas espécies teria ocorrido independente (BICHUETTE; TRAJANO, 2004). Por isso, para efeito das análises, cada modificação em um caráter que seja interpretado como relacionado à colonização do ambiente subterrâneo será considerado como tendo ocorrido independentemente em cada uma das espécies subterrâneas.

Abaixo são apresentadas as espécies utilizadas no presente estudo. As espécies subterrâneas foram divididas em dois grupos, o das espécies da área cárstica de São Domingos e o

das espécies da área cárstica de Mambaí/Posse (ver Área de Estudo, pág. 29). Essa divisão, baseada principalmente na distribuição biogeográfica, deve-se também a diferenças em características morfológicas, especialmente as relacionadas aos troglomorfismos, que refletem histórias evolutivas distintas para as espécies das duas regiões. No entanto, essa separação é de natureza puramente fenética e não representa *a priori* a sugestão de que as espécies agrupadas dentro de cada região representem agrupamentos naturais (*i. e.*, clados).

2.2.1 São Domingos

Quatro espécies subterrâneas de *Ituglanis* ocorrem na região cárstica de São Domingos, em sistemas subterrâneos que aparentemente não apresentam conexões hipógeas entre si. Essas espécies são caracterizadas por um maior grau de troglomorfismos, no que se refere principalmente ao grau de redução dos olhos e da pigmentação. Existem informações disponíveis sobre essas espécies no que se refere à morfologia (inclusive troglomorfismos), ecologia populacional, dieta, reprodução, história natural e comportamento (TRAJANO; SOUZA, 1994; BICHUETTE, 2003; BICHUETTE; TRAJANO, 2002, 2004, 2008; TRAJANO; BICHUETTE, 2003, 2010; MONTEIRO-NETO; BICHUETTE, 2013).

2.2.1.a *Ituglanis passensis* Fernández & Bichuette, 2002 (Fig. 7; 9)

Foi a primeira espécie subterrânea de *Ituglanis* a ser descrita, por Fernández e Bichuette (2002), com base em um material coletado no rio principal da Caverna Passa Três, um riacho de nível de base considerado um tributário do Sistema São Vicente, indo desaguar na caverna São Vicente I, também localizada no município de São Domingos, Goiás. Anteriormente, havia sido reportada por Trajano e Souza (1994; identificada como *Trichomycterus* sp.), os quais comentaram sobre seu comportamento espontâneo, agonístico e reprodutivo. Difere das demais espécies subterrâneas de *Ituglanis* por apresentar maior tamanho corporal, podendo atingir mais de 60 mm SL, o que pode estar relacionado aos largos espaços disponíveis em seu ambiente (FERNÁNDEZ; BICHUETTE, 2002). Apresenta ainda redução da pigmentação e dos olhos, com variabilidade intraespecífica, segundo Fernández e Bichuette (2002).

Material analisado: Total = 31 espécimes. Brasil: GO: São Domingos; Bacia Hidrográfica do Alto Tocantins. *MZUSP*-80099, 2 espécimes. Caverna Passa Três. 20-vii-1999. *MZUSP*-80090, 3 espécimes. Caverna Passa Três, entre PO3 e PO4. 24-iv-2000, coletores: Bichuette, M. E., Moeller, D. *MCP*-27436, 3 espécimes, 30,5-65,8 mm SL. Caverna Passa Três, entre PO3 e PO4. 27-vii-1978, coletor: Ferrari, R. *LESCI*-00003, 1 de 2 espécimes, 11,6 mm SL. Caverna Passa Três, travertinos, galeria superior. 10 a 14-vi-1990, nascido em cativeiro (I-

BUSP). *LESCI-00008*, 19 espécimes, 30,4-60,1 mm SL. Caverna Passa Três. vi a viii-1999 a 2001, coletor: Bichuette, M. E. *LESCI-00016*, 1 espécime, 15,6 mm SL. Termas São Vicente, travertinos, galeria superior. 29-vi-2000, coletor: Bichuette, M. E. *LESCI-00019*, 1 espécime, 15,4 mm SL. Termas São Vicente. 29-viii-2000, coletor: Bichuette, M. E. *LESCI-00189*, 1 espécime, 30,5 mm SL. Caverna Passa Três. 24-iv-2010 (†12-v-2000).

Obs: indivíduos mantidos vivos em cativeiro foram utilizados para observações comportamentais. *Aquário 15*: 5 indivíduos, capturados em 24-iv-2010.

2.2.1.b *Ituglanis bambui* Bichuette & Trajano 2004 (Fig. 7;10)

A espécie foi descrita por Bichuette e Trajano (2004) com base em um material coletado em um tributário vadoso superior alimentado por água epicárstica, próximo ao sumidouro do Rio Angélica, na caverna Lapa da Angélica, no município de São Domingos, Goiás. Sua distribuição é restrita à caverna, mas recentemente foi coletado material em um ponto mais profundo da caverna, próximo à ressurgência (distante cerca de 10 km em linha reta no carste), e diferenças morfológicas entre os indivíduos dos dois pontos sugerem certo isolamento. Distingue-se das demais espécies subterrâneas de São Domingos por apresentar pigmentação e tamanho dos olhos apenas levemente reduzidos quando comparados com os de espécies epígeas, com variabilidade interespecífica, e por essa razão considera-se que tenham se isolado no meio subterrâneo a menos tempo que as demais, segundo Bichuette e Trajano (2004).

Material analisado: Total = 45 espécimes. Brasil: GO: São Domingos: Lapa da Angélica; Bachia Hidrográfica do Alto Tocantins. *MZUSP-79860*, 1 espécime (holótipo), 43,2 mm SL. Tributário superior formado por infiltração na rocha. 5-v-2001, coletor: Bichuette, M. E. *MZUSP-79861*, 1 espécime (parátipo), 32,7 mm SL. 7-ix-1999, coletores: Bichuette, M. E., Santos, R. H. *MZUSP-79862*, 4 espécimes (parátipos), 30,6-45,5 mm SL. 3-v-2000, coletores: Bichuette, M. E., Santos, R. H. *MZUSP-79863*, 3 espécimes, 35,0-41,5 mm SL. 1-viii-2000, coletores: Bichuette, M. E., Santos, R. H., Chagas Jr, A. *MZUSP-79864*, 4 espécimes (parátipos), 31,7-46,3 mm SL. 7-viii-2001, coletores: Bichuette, M. E., Santos, R. H. *LESCI-00004*, 2 espécimes, 16,6-22,4 mm SL. 20-v-1999, coletor: Bichuette, M. E. *LESCI-00009*, 2 espécimes, 34,3-34,4 mm SL. vii a viii-1999 a 2001. *LESCI-00010*, 6 espécimes, 21,3-34,6 mm SL. vii a viii-1999 a 2001. *LESCI-00034*, 6 espécimes, 29,2-39,8 mm SL. 11-iii-2004m coletores: Bichuette, M. E., Santos, R. H. *LESCI-00117*, 6 espécimes, 29,1-48,9 mm SL. 5-v-2010. *LESCI-00151*, 10 espécimes, 31,6-49,4 mm SL. 4-iv-2006, coletores: Trajano, E., Secutti, S.

Obs: indivíduos mantidos vivos em cativeiro foram utilizados para observações comportamentais. *Aquário 3*: 1 indivíduo, capturado em v-1999. *Aquário 23*: 11 indivíduos (10 ainda vivos, o outro, não preservado).

2.2.1.c *Ituglanis epikarsticus* Bichuette & Trajano 2004 (Fig. 7; 11)

A espécie foi descrita por Bichuette e Trajano (2004) com base em um material coletado em bacias de travertinos alimentadas por água de percolação epicárstica, na caverna São Mateus, município de São Domingos, Goiás. Foi a primeira espécie de peixe reportada com distribuição em aquíferos epicársticos, embora haja evidência de dispersão epicárstica em *I. bambui* e *I. ramiroi*. Distingue-se das demais espécies subterrâneas pelo tamanho corporal reduzido (exceto por *I. ramiroi*, característica considerada adaptação para a vida em espaços confinados; BICHUETTE, 2003; TRAJANO; BICHUETTE, 2010), e pelo alto grau de troglomorfismo, especialmente em relação ao tamanho dos olhos e pigmentação (BICHUETTE; TRAJANO, 2004), sendo considerada a espécie mais troglomórfica dentre as subterrâneas de *Ituglanis* (BICHUETTE; TRAJANO, 2004). É extremamente raro em seu ambiente, com densidades populacionais consideradas baixas para os padrões de troglóbios (TRAJANO, 2001; BICHUETTE, 2003, BICHUETTE; TRAJANO, 2010), e o número de avistamentos tem reduzido nos últimos anos, o que a coloca em alto grau de ameaça (BICHUETTE; TRAJANO, 2010). Em vista da raridade do material, poucos espécimes dessa espécie foram analisados. Um desses espécimes, MZUSP-79870 (ver abaixo) é parátipo da espécie, mas apresenta-se ressecado e danificado, de forma que não é possível analisar várias das características utilizadas no presente trabalho. Outro espécime consiste do esqueleto de um indivíduo que morreu em aquário e foi consumido pelos outros indivíduos, restando apenas algumas partes do esqueleto, as quais no entanto, permitem a análise de algumas características (*e. g.*, os canais do sistema látero-sensorial inseridos em ossos). Dessa forma, o único espécime em boas condições utilizado nesse projeto é o LESCI-00300, no qual se baseiam a maioria das análises.

Material analisado: Total = 3 espécimes. Brasil: GO: São Domingos: Caverna São Mateus; Bacia Hidrográfica do Alto Tocantins. MZUSP-79870, 1 espécime, 34,0 mm SL. Bacias de travertinos alimentadas por água do epicarste. 15-vii-1999, coletor: Bichuette, M. E, Lima, F. C. T. LESCI-00300, 1 espécime, 45,7 mm SL. 23-iv-2010 (†25-xi-2013). LESCI-00302, 1 esqueleto parcial, não medido. 23-iv-2010 (†25-xi-2013).

Obs: indivíduos mantidos vivos em cativeiro foram utilizados para observações comportamentais. *Aquário 1*: 2 indivíduos, coletados em 23-iv-2010.

2.2.1.d *Ituglanis ramiroi* Bichuette & Trajano 2004 (Fig. 8, 12)

A espécie foi descrita por Bichuette e Trajano (2004) com base em um material coletado em um corpo d'água alimentado por água de infiltração na Caverna São Bernardo, localizada no limite do Parque Estadual Terra Ronca (PETER), no município de São Domingos, Goiás. Sua distribuição restringe-se à caverna São Bernardo, pertencente ao Sistema São Bernardo-Palmeiras, ocorrendo em uma poça lateral ao rio, um tributário vadoso alimentado por água de epicarste e isolado topograficamente do rio principal (BICHUETTE, 2003; BICHUETTE; TRAJANO, 2004). Apresenta pequeno tamanho corporal (assim como *I. epikarsticus*, BICHUETTE, 2003; BICHUETTE; TRAJANO, 2010), olhos e pigmentação bastante reduzidos, estando ausentes em alguns indivíduos, e alta contagem de raios na nadadeira peitoral (BICHUETTE; TRAJANO, 2004).

Material analisado: Total = 27 espécimes. Brasil: GO: São Domingos: Bacia Hidrográfica do Alto Tocantins. *MZUSP-79865*, 1 espécime (holótipo), 27,1 mm SL. Caverna São Bernardo. 12-viii-1999, Bichuette, M. E. *MZUSP-79867*, 1 espécime (parátipo), 25,4-31,3 mm SL. Caverna São Bernardo. 27-v-1999, coletores: Bichuette, M. E. e Santos, R. H. *MZUSP-79868*, 1 espécime (parátipo), 29,3 mm SL. Caverna São Bernardo, 12-vii-1999, Bichuette, M. E. & Santos, R. H. *LESCI-00006*, 2 espécimes, 34,92-36,6 mm SL. Caverna São Bernardo. 25-v-1999. *LESCI-00149*, 1 espécime, 38,5 mm SL. Caverna São Bernardo. 21-x-2008. *LESCI-00150*, 5 espécimes, 32,1-47,8 mm SL. Caverna São Bernardo. 28-vii-2006, coletores: Trajano, E. e Secutti, S. *LESCI-00188*, 1 espécime, 41,29 mm SL. Caverna São Bernardo, v-2000 e vii-2001 (†15-vii-2011). *LESCI-00214*, 1 espécime, 35,0 mm SL. *LESCI-00215*, 8 espécimes, 17,3-38,7 mm SL. Caverna São Bernardo, conduto lateral. 11-ii-2012. *LESCI-00224*, 1 espécime, 40,0 mm SL. Caverna São Bernardo. v-2000 e vii-2001 († 14-i-2013). *LESCI não catalogado*, 5 espécimes, 37,1-49,1 mm SL. Lapa do Vitorino. 21-vii-2011, coletor: Secutti, S.

Obs: indivíduos mantidos vivos em cativeiro foram utilizados para observações comportamentais. *Aquário 4:* 2 indivíduos, capturados em v-2000 e vii-2001 (†15-vii-2011 - *LESCI-00188*; † 14-i-2013 - *LESCI-00224*). *Aquário 9:* 4 indivíduos, capturados em 12-iv-2008.

2.2.2 Mambáí/Posse

Até o momento três espécies subterrâneas são conhecidas região de Mambáí e Posse, sendo que apenas uma delas já foi descrita (BICHUETTE; TRAJANO, 2008; M. E. Bichuette, inform. pessoal). Diferenciam-se das espécies subterrâneas de São Domingos pelo menor grau de troglomorfo, representado por menor redução dos olhos e da pigmentação (BICHUETTE; TRAJANO, 2008; Rizzato e Bichuette, *in prep.*). Além disso, apenas *Ituglanis*

mambai tem sua distribuição restrita a um único sistema de cavernas, sendo que as demais ocorrem em pelo menos dois (*Ituglanis* sp. n. 2) ou três (*Ituglanis* sp. n. 1) sistemas distintos. Quase não existe informação sobre a história natural destas espécies, sendo que as que existem são principalmente sobre *Ituglanis mambai* (BICHUETTE; TRAJANO, 2008; TRAJANO; BICHUETTE, 2010).

2.2.2.a *Ituglanis mambai* Bichuette & Trajano 2008 (Fig. 13)

A espécie foi descrita por Bichuette e Trajano (2008) a partir de um material coletado na caverna Lapa do Sumidouro, localizada no município de Posse, área cárstica de Mambai, Goiás. Sua distribuição é restrita a um riacho de nível de base de cerca de 500 m de extensão dentro da caverna (BICHUETTE; TRAJANO, 2008), a qual está localizada na microbacia do Rio dos Buritis. Distingue-se das demais espécies subterrâneas descritas pelo baixo grau de troglomorfose, representado pelo tamanho dos olhos e o grau de pigmentação intermediários entre espécies epígeas e subterrâneas, e com variabilidade pouco pronunciada (BICHUETTE; TRAJANO, 2008; TRAJANO; BICHUETTE, 2010).

Material analisado: Total = 14 espécimes. Brasil: GO: Posse: Lapa do Sumidouro; Bacia Hidrográfica do Alto Tocantins. *MZUSP-94719*, 4 espécimes (parátipos), 26,6-66,1 mm SL. 31-iii-2007, coletores: Bichuette, M. E., Trajano, E., Secutti, S. *MCP-42537*, 1 espécime de 3 (parátipo), 57,9 mm SL. 1-ix-2004, coletores: Bichuette, M. E., Trajano, E. e Barbosa, A. C. *LISDEBE-2047*, 6 espécimes (parátipos), 32,7-64,7 mm SL. 1-ix-2004 coletores: Bichuette, M. E., Trajano, E. e Barbosa, A. C. *LESCI-00239*, 3 espécimes, 53,1-66,4 mm SL. 21-vii-2012 (†3-iv-2013), coletor: Secutti, S.

2.2.2.b *Ituglanis* sp. n. 1 Rizzato & Bichuette (*in prep.*) (Fig. 8; 14)

A espécie está em sendo estudada por Rizzato e Bichuette (*in prep.*), e a descrição a taxonômica deverá ser submetida em breve. Sua distribuição é ampla para uma espécie subterrânea e abrange pelo menos três sistemas de cavernas no município de Posse, todas na microbacia do Rio da Prata: o Sistema Russão-Anésio, o Sistema Doralino-Tim e o Sistema Revolucionários. Além dessas localidades, foi também coletado um único indivíduo em um riacho próximo às cavernas Doralino-Tim, o que caracteriza esta espécie como possível troglóbia ou troglófila.

Material analisado: Total = 33 espécimes. Brasil: GO: Posse; Bacia Hidrográfica do Alto Tocantins. *LESCI-00216*, 1 espécime, 47,4 mm SL. Caverna Russão I. 18-vii-2011, coletor: Secutti, S. *LESCI-00217*, 3 espécimes, 47,0-59,0 mm SL. Caverna Russão I. 18-vii-2011, co-

letor: Secutti, S. *LESCI-00218*, 2 espécimes, Caverna Russão. 24-iv-2011 (†23-v-2011). *LESCI-00219*, 1 espécime, 45,7 mm SL. Caverna Russão. 24-iv-2011 (†23-v-2011). *LESCI-00220*, 2 espécimês, 46,7-48,7 mm SL. Caverna Russão, 23-iv-2011, coletores: Bichuette, M. E., Rizzato, P. P., Gallão J. E. *LESCI-00221*, 1 espécime, 65,8 mm SL. Riacho no povoado de Sargento, próximo à Caverna Doralino/Tim. 24-iv-2011, coletores: Bichuette, M. E., Rizzato, P. P., Gallão, J. E. *LESCI-00222*, 1 espécime, 37,5 mm SL. Caverna Doralino/Tim. 24-iv-2011, coletores: Bichuette, M. E., Rizzato, P. P., Gallão, J. E. *LESCI-00046*, 1 espécime, 49,8 mm SL. Caverna Russão II/Véia Doca II. 1-iv-2007. *LESCI-00047*, 1 espécime, 35,1 mm SL. Lapa do Anésio III, 1-iv-2007. *LESCI-00237*, 2 espécimes, 37,2-32,4 mm SL. Gruta Revolucionários, 21-vi-2012 (†19-iii-2013), coletores: Bichuette, M. E., Simões, L. B., Schimonsky, D. M., Gallão, J. E. *LESCI-00240*, 3 espécimes, 45,7-62,9 mm SL. Caverna Anésio III/Russão III. 17-vii-2012 (†3-iv-2013), coletores: Secutti, S. *LESCI-00257*, 15 espécimes, 28,5-51,3 mm SL. Gruta revolucionários, 3-v-2013, coletores: Bichuette, M. E., Gallão, J. E., Monteiro-Neto, D., Rizzato, P. P., Borghezán, R.

Obs: indivíduos mantidos vivos em cativeiro foram utilizados para observações comportamentais. *Aquário 10*: 8 indivíduos, capturados em 21-vi-2012 († 19-iii-2013). *Aquário 25*: 14 espécimes, capturados em 03-v-2013.

2.2.2.c *Ituglanis* sp. n. 2 Rizzato & Bichuette (*in prep.*) (Fig. 16)

A espécie está em sendo estudada por Rizzato e Bichuette (*in. prep.*, ver Anexo B), e a descrição a taxonômica deverá ser submetida em breve. Sua distribuição abrange pelo menos dois sistemas de cavernas no município de Mambaí, ambos na microbacia do Rio Vermelho: o Sistema da Gruna da Tarimba e o Sistema da Gruta Nova Esperança. Nas duas cavernas, ocorre em riacho de nível de base, e na Gruna Tarimba pelo menos, ocorre também em um tributário superior, provavelmente formado por água de percolação. Não foram coletados indivíduos em riachos epígeos, e aparentemente não há conexão direta entre os corpos d'água das cavernas onde ocorrem e rios epígeos, de forma que as populações parecem estar isoladas e, portanto, são categorizadas como troglóbias.

Material analisado: Total = 15 espécimes. Brasil: GO: Posse; Bacia Hidrográfica do Alto Tocantins. *LESCI-00041*, 1 espécime, 53,9 mm SL. Lapa Nova Esperança. 31-viii-2004. *LESCI-00042*, 1 espécime, 46,1 mm SL. Lapa Nova Esperança. 31-viii-2004. *LESCI-00223*, 3 espécimes, 55,2-73,5 mm SL. Gruna da Tarimba. 27-x-2012, coletores: Bichuette, M. E., Simões, L. B., Sorbo-Fernandes, C. *LESCI-00228*, 1 espécime, 71,1 mm SL. Gruna da Tarimba.

27-x-2012 († 10-ii-2013), coletores: Bichuette, M. E., Simões, L. B., Sorbo-Fernandes, C. *LESCI-00226*, 1 espécime, 76,5 mm SL. Gruna da Tarimba. 27-x-2012 († 13-xi-2013), coletores: Bichuette, M. E., Simões, L. B., Sorbo-Fernandes, C. *LESCI-00258*, 5 espécimes, 47,1-68,9 mm SL. Gruna da Tarimba, entrada principal, conduto do rio. 29-iv-2013, coletores: Bichuette, M. E., Gallão, J. E., Schimonsky, D. M., Rizzato, P. P., Borghezan, R. *LESCI-00260*, 3 espécimes, 29,1-62,8 mm SL. Gruna da Tarimba, trecho 2. 30-iv-2013, coletores: Bichuette, M. E., Gallão, J. E., Schimonsky, D. M., Rizzato, P. P., Borghezan, R., Calvo, E.

Obs: indivíduos mantidos vivos em cativeiro foram utilizados para observações comportamentais. *Aquário 29:* 6 indivíduos, capturados em 27-v-2012 († 10-ii-2013 – *LESCI-00228*; † 13-xi-2013 - *LESCI-00226*; demais não preservados).

2.2.3 Epígeas

Pela proposta de de Pinna e Keith (2003), as espécies subterrâneas de *Ituglanis* pertencem ao grupo do sul da América do Sul, por apresentarem elevado número de costelas (FERNÁNDEZ; BICHUETTE, 2002; BICHUETTE; TRAJANO, 2004, 2008). Por isso, foram escolhidas duas espécies do outro grupo de espécies do gênero, as do norte da América do Sul, para representar os estados de caracteres naquele grupo: *I. ina* (2 ou 3 pares de costelas) e *I. amazonicus* (2 ou 3 pares de costelas). Ambas ocorrem na Bacia Amazônica: *I. ina* ocorre na Bacia do Baixo Rio Tocantins (WOSIACKI; DUTRA; MENDONÇA, 2012) e *I. amazonicus* está distribuída por toda a Bacia Amazônica (CANTO, 2005).

Dentro do grupo de espécies do sul da América do Sul, ao qual pertencem as subterrâneas, há espécies registradas para diferentes bacias hidrográficas (DE PINNA; KEITH, 2003; SARMENTO-SOARES *et al.*, 2006). A única espécie epígea do gênero até então registrada para a bacia do Alto Rio Tocantins é *Ituglanis* sp. 3 (F. Langeani-Neto, A. Datovo, e colaboradores). Como não existe nenhuma proposta de relacionamento entre as espécies desse grupo, nos baseamos na distribuição geográfica e em outras similaridades entre essa espécie e as subterrâneas (*e. g.*, padrão de pigmentação do corpo formando faixas longitudinais) para inferir que *Ituglanis* sp. 3 seja a congênera epígea mais próxima das subterrâneas, as quais também ocorrem no Alto Rio Tocantins. No entanto, *Ituglanis* sp. 3 parece ocorrer apenas na margem oeste e mais à jusante no Rio Paranã (afluente do Rio Tocantins), enquanto que todas as espécies subterrâneas ocorrem na margem leste e mais à montante, (ver Fig. 4, pág 31), o que nos leva a agrupar as últimas em um clado politômico distinto, do qual *Ituglanis* sp. 3 é considerada grupo-irmão.

Foi ainda escolhida, dentro do grupo das espécies do sul da América do Sul, *I. proops* para também representar a condição dos caracteres no grupo. No entanto, como *I. proops* ocorre na bacia do rio Ribeira do Iguape, bem distantes da bacia do Alto Tocantins, é considerada menos aparentada às espécies subterrâneas do que *Ituglanis* sp. 3, e por isso, na nossa hipótese de parentesco, é considerada grupo irmão de um clado que reúne *Ituglanis* sp. 3 e as espécies subterrâneas de *Ituglanis*.

2.2.3.a *Ituglanis* sp. n. 3 (Fig. 16-17)

A espécie está sendo estudada por F. Langeani, A. Datovo e colaboradores para descrição taxonômica, e a identificação dos lotes aqui utilizados segue a diagnose apresentada pelos autores como comunicação pessoal. Esses autores consideram a distribuição da espécie em todo o Alto Tocantins e também em pequenos riachos do Alto Paraná. A espécie foi escolhida por ser a única espécie epígea conhecida de *Ituglanis* com ocorrência na mesma bacia que as espécies subterrâneas, a Bacia do Alto Tocantins (ver abaixo). Além disso, *Ituglanis* sp. 3 apresenta algumas similaridades morfológicas com as espécies subterrâneas que sugerem que seria a espécie epígea mais próxima filogeneticamente. No presente trabalho, analisamos lotes de diferentes regiões do Alto Tocantins (ver “Material analisado”, pág 42, e o mapa da Figura 4, pág 31), e foram observadas algumas diferenças morfológicas entre os lotes de cada região (*e. g.*, contagem de raios na nadadeira peitoral, número de costelas e vértebras, diâmetro orbital), sugerindo algum grau de diferenciação ao menos a nível populacional. Por essa razão, quando houver um ou mais lotes que apresentam uma diferença significativa dos demais lotes aqui tratados como *Ituglanis* sp. 3, apresentaremos os dados dos espécimes separadamente, identificando a região a que pertencem.

Embora seja a única espécie epígea conhecida com ocorrência no Alto Tocantins, o lote de *Ituglanis* sp. 3 mais próximo das localidades de ocorrência das espécies subterrâneas é proveniente do Ribeirão Areias, que deságua no Rio Paranã bem à jusante do encontro dos rios onde ocorrem as espécies subterrâneas com o Paranã. Não foram encontradas espécies epígeas de *Ituglanis* nas regiões de São Domingos e Mambaí (BICHUETTE, 2003; BICHUETTE; TRAJANO, 2003, 2004, 2008), nem à montante do ponto onde o Rio São Domingos desagua no Rio Paranã, o que sugere que a(s) espécie(s) epígea(s) ancestral(is) que deu(ram) origem às subterrâneas se extinguiu(ram) na região acima do Vão do Paranã (BICHUETTE, 2003; Fig. 4). Isso faz das espécies subterrâneas de *Ituglanis* relictos geográficos (*sensu* Holsinger, 1988; BICHUETTE; TRAJANO, 2004, 2008), sendo *Ituglanis* sp. 3 possivelmente a

espécie epígea mais proximamente relacionada às subterrâneas dentre as congêneres viventes, o que justifica sua escolha para comparação com as subterrâneas.

Material analisado: Total = 93 espécimes. Bacia Hidrográfica do Alto Tocantins. **Ribeirão Areias (“Ar”):** *UFRGS-11237*, 6 espécimes; 30,8-43,7 mm SL. Brasil: GO: Nova Roma: Córrego Kavanca, afluente do Rio Paranã. Coletores: Frainer *et al.* **Rio das Almas (“Am”):** Brasil: GO: Cavalcante. *UFRGS-11222*, 2 espécimes, 39,4-46,4 mm SL. Córrego Lava-Pés, tributário do Rio das Almas, afluente do Rio Paranã, cerca de 200 km da Rodovia GO-214, 2 km de Cavalcante. Coletores: Frainer *et al.* *UFRGS-11215*, 1 espécime, 37,83 mm SL. Rio das Pedras, tributário do Rio das Almas, afluente do rio Paranã. Coletores: Frainer *et al.* *UFRGS-11193*, 1 espécime, 46,0 mm SL. Córrego afluente do Rio Paranã, cerca de 4 km ao norte de Cavalcante, na estrada para Minaçu. Coletores: Frainer *et al.* *MZUSP-40790*, 1 espécime, 49,6 mm SL. Córrego Lava-Pés, zona urbana de Cavalcante. 5-1-1989, coletores: J. C. de Oliveira e Wilsom J. M. Costa. *MZUSP-40792*, 11 espécimes, 41,9-54,8 mm SL. Córrego a 1 km ao norte de Cavalcante. 5-i-1989, coletores: J. C. de Oliveira e Wilsom J. M. Costa. *MZUSP-40798*, 1 espécime, 54,19 mm SL. atoleiro afluente do Córrego Ave Maria, Fazenda Santo Antônio, 14 km ao norte de Cavalcante. 6-i-1989, coletores: J. C. de Oliveira e Wilsom J. M. Costa. *MZUSP-40805*, 1 espécime, 48,4 mm SL. Riacho afluente do Córrego Ave Maria, Fazenda Santo Antônio, 14 km ao norte de Cavalcante. 6-i-1989, coletores: J. C. de Oliveira e Wilsom J. M. Costa. *MZUSP-40814*, 2 espécimes, 50,2-56,9 mm SL. Riacho afluente do Rio das Pedras, 6 km ao norte de Cavalcante. 6-i-1989, coletores: J. C. de Oliveira e Wilsom J. M. Costa. **Rio Maquiné (“Mq”):** GO: Cavalcante, coletores: Frainer, Cavalho, F. R. e Bertaco, V. *UFRGS-11198*, 1 espécime, 66,3 mm SL. Riacho afluente do Rio Paranã, cerca de 20 km ao norte de Cavalcante. *UFRGS-11202*, 12 espécimes de 17, 29,4-74,48 mm SL. Córrego afluente do Rio Paranã, cerca de 14 km ao norte de Cavalcante sentido Minaçu. *UFRGS-11336*, 3 espécimes, 37,4-39,0 mm SL. Córrego afluente do Rio Paranã, cerca de 14 km ao norte de Cavalcante sentido Minaçu (estrada de terra). **Rio Bezerra (“Bz”):** Brasil: GO: Monte Alegre de Goiás: Rio Bezerra, afluente da margem direita do Rio Paranã, 2 km da Fazenda; Bacia Hidrográfica do Alto Tocantins. 22-ix-1988, coletores: J. C. de Oliveira e Wilsom J. M. Costa. *MZUSP40716*, 2 espécimes, 41,7-47,8 mm SL. *MZUSP-40717*, 1 espécime. **Rio Bagagem (“Bg”):** Brasil: GO: Niquelândia, 16-vii-1992, coletores: Reis *et al.* *MCP-15930*, 30 espécimes de 37, 33,2-59,1 mm SL. Ribeirão do Engenho. *MCP-15938*, 5 espécimes de 12, 37,6-51,4 mm SL. Arroio próximo à CODEMIN. *MCP-15911*, 5 espécimes de 25, 30,2-51.1 mm SL. Ribeirão do Engenho. **Rio dos Couros (“Cr”):** Brasil: GO: Alto Paraíso de Goiás. *UFRGS-11297*, 7 espécimes, 33,3-59,1 mm SL. Rio dos Couros, afluente do Rio Tocantini-

nho. 1-i-2010, coletores: Frainer *et al.* UFRGS-11365, 1 espécime, 46,4 mm SL. Rio dos Couros, afluente do Rio Tocantzinho, Portal da Chapada, próximo à Fazenda São Bento. 10-ix-2009, coletores: Frainer *et al.*

2.2.3.b *Ituglanis proops* (Miranda-Ribeiro, 1908) (Fig. 18)

A espécie foi descrita originalmente por Miranda-Ribeiro (1908) no gênero *Trichomycterus*, com base em material coletado no Rio Ribeira, em Iguape, São Paulo, tendo sido posteriormente transferida para *Ituglanis* por Costa e Bockmann (1993) quando da descrição do gênero. Sua distribuição atual compreende a bacia do Rio Ribeira do Iguape. É considerada uma espécie de posição mais basal dentro de *Ituglanis*, pela presença de alguns caracteres em estados plesiomórficos, como a alta contagem de raios nas nadadeiras peitoral (I+6) e pélvica (I+4) e a presença da porção anterior do canal infraorbital (com 2 poros, I1 e I3) e de 4 poros no canal supraorbital (S1, S3, S4 e S6) do sistema látero-sensorial cefálico). Por essa razão, a espécie representaria a condição plesiomórfica dos caracteres dentro do grupo das espécies do sul da América do Sul.

Material analisado: *MZUSP-79576*. 15 de 30 espécimes; 40,4-65,8 mm SL. Brasil: PR: Cerro Azul: Ribeirão Bonito, afluente do Rio Ribeira; Bacia Hidrográfica do Ribeira do Iguape. 20-v-2002, coletores: Oyakawa, O. *et al.* *LIRP-9313*. 8 espécimes; 45,6-82,16 mm SL. Brasil: SP: Barra do Turvo: Bairro do Córrego da Onça, Córrego da Onça, afluente do Rio Pardo (48.529167°S 24.792223°W); Bacia Hidrográfica do Ribeira do Iguape. 23-iii-2000, coletores Oyakawa, O. *et al.*

2.2.3.c *Ituglanis ina* Wosiacki, Dutra & Mendonça 2012 (Fig. 18)

A espécie foi recentemente descrita por Wosiacki, Dutra e Mendonça (2012) a partir de material coletado no Rio Paraupébas, na Serra dos Carajás, estado do Pará, bacia do Baixo Rio Tocantins. É facilmente diagnosticada pela presença de uma barra vertical escura na base das nadadeiras caudais e pela presença de uma linha de neuromastos superficiais estendendo-se pelo corpo após os canais do sistema láterosensorial. O grupo apresenta um número reduzido de costelas, 2 a 3 pares, o que a aproxima das espécies do norte da América do Sul e condiz com sua distribuição no Baixo Tocantins. No entanto, a espécie não faz parte do grupo mais inclusivo dentro desse grupo de espécies, também proposto por de Pinna e Keith (2003), que reúne *I. nebulosus*, *I. amazonicus* e uma espécie não descrita (*Ituglanis* sp. 2 em de Pinna e Keith, 2003) por apresentarem o corpo principal do mesetmóide distintivamente mais largo. Portanto, a espécie pode ser considerada mais basal dentro do grupo de espécies do norte da

América do Sul, o que faz dela boa representante das condições mais plesiomórficas dos caracteres nesse grupo.

Material analisado: *MZUSP-107065*. 1 espécime; 26,8 mm SL. Brasil: PA: Canaã dos Carajás: Igarapé Ilha do Coco, em propriedade privada; Bacia Hidrográfica do Baixo Tocantins. 16-vi-2010, coletores: Loeb, M. e Varella, H. *MZUSP-107066*. 1 espécime; 23,39 mm SL. Brasil: PA: Canaã dos Carajás; Bacia Hidrográfica do Baixo Tocantins. 23-vi-2010, coletores: Loeb, M. e Varella, H. *MZUSP não-catalogado*. 7 espécimes; 45-58,1 mm SL. Brasil: PA: Canaã dos Carajás: Igarapé Jacaré, Rio Paraopebas, afluente do Itacaiúnas (UTM 22 596557 E 9326479 N); Bacia Hidrográfica do Baixo Tocantins.

2.2.3.d *Ituglanis amazonicus* (Steindachner, 1882) (Fig. 18)

A espécie foi descrita originalmente por Steindachner no gênero *Trichomycterus*, a partir de um único espécime coletado no município de Codajás, no estado do Amazonas, e posteriormente transferida para *Ituglanis* por Costa e Bockmann (1993) quando da descrição do gênero. Foi atualmente redescrita por Canto (2005) em uma dissertação não publicada, sendo que este autor considerou sua distribuição atual como compreendendo toda a bacia Amazônica, no Brasil e Guiana Francesa (CANTO, 2005). O material analisado nesse trabalho foi anteriormente identificado como *I. gracilior* ou *I. cf. gracilior* (de Pinna, 2005; Datovo, 2005), sendo que parte dele (*MZUSP-86821* e *MZUSP-86804*) foi posteriormente identificado como *I. amazonicus* (Datovo, 2013). De acordo com a localidade de coleta dos lotes, é possível que haja mais material depositado em coleções erroneamente identificado como *I. gracilior*. Na verdade, é possível que *I. gracilior* (Eigenmann 1912) seja sinônimo júnior de *I. amazonicus* (P. P. Rizzato, observação pessoal), e que *I. parkoi* (Miranda Ribeiro 1944) também o seja (A. Datovo, informação pessoal).

Material analisado: *MCP-36257*. 13 espécimes; 23.8-52,7 mm SL. Brasil: RO: Porto Velho: Tributário do Rio São Sebastião; Bacia Hidrográfica do Rio Amazonas. 19-vii-2004, coletores: TCE. *MZUSP-86821*. 8 de 12 espécimes; 24.3-45 mm SL. Brasil: MT: Canarana: Ribeirão Cascalheira, afluente do Rio Turvo, afluente do Rio Suiá-Miçu, aproximadamente 30 km ao norte de Canarana (lat. -13.224444 long. -51.930557 WGS84); Bacia Hidrográfica do Rio Amazonas. 16-x-2004; Determinado por Datovo, 2013. *MZUSP-86804*. 2 espécimes. 30,4-35.4 mm SL. Brasil: MT: Canarana: afluente do Ribeirão Água Limpa (da Serra), 7 de Setembro, 5 km ao sul de Canarana (lat. -13.598056 long. - 52.259724 WGS84); Bacia Hidrográfica do Rio Amazonas. 15-x-2004; Determinado por Datovo, 2013.

2.2.4 Epígeas (grupo externo)

Para a interpretação das condições dos caracteres dentro do gênero *Ituglanis*, selecionamos três espécies pertencentes ao gênero *Trichomycterus* Valenciennes 1832. O gênero é membro do mesmo clado de *Ituglanis* dentro de Trichomycteridae, o denominado “clado C”, recuperado por vários autores em diferentes propostas filogenéticas para a família Trichomycteridae (ver Fig. 2, pág. 22). Recentemente, Datovo e Bockmann (2010) apresentaram evidências de que ambos os gêneros pertencem a um clado ainda mais inclusivo, equivalente ao táxon de nível subfamiliar Trichomycterinae proposto por Eigenmann e Eigenmann (1980, “Pygidiinae”) e modificado por Arratia (1990) com a inclusão do próprio gênero *Ituglanis* descrito posteriormente (COSTA; BOCKMANN, 1993) e exclusão de “*Trichomycterus*” *hasemani* e “*T.*” *johnsoni* (de Pinna, 1989).

De fato, o gênero *Ituglanis* foi proposto por Costa & Bockmann (1993) para incluir espécies antes incluídas no gênero *Trichomycterus*, com base na presença de estados de caracteres apomórficos em *Ituglanis* (COSTA; BOCKMANN, 1993). Dessa forma, *Trichomycterus* representa um bom grupo externo para comparação dos caracteres observados em *Ituglanis* na tentativa de determinar estados de caracteres compartilhados pelas espécies do gênero e possíveis modificações adicionais nesses estados apresentadas pelas espécies subterrâneas.

A escolha dentre as cerca de 160 espécies válidas de *Trichomycterus* baseou-se na disponibilidade de material (especialmente no caso de *T. paolence*), mas também se buscou escolher espécies que representam a morfologia generalizada do táxon. Dentre elas, *T. immaculatus* é considerada como tendo características mais plesiomórficas (F. A. Bockmann, inform. pessoal), e *T. brasiliensis* apresenta características mais apomórficas que a agrupam com outras espécies em um clado distinto dentro do gênero, o grupo ou complexo de espécies “*T. brasiliensis*” (COSTA, 1992; FERNÁNDEZ; VARI, 2000; BARBOSA; COSTA, 2003; BOCKMANN; SAZIMA, 2004; BARBOSA; COSTA, 2010).

2.2.4.a *Trichomycterus brasiliensis* Lütken 1874 (Fig. 19)

A espécie foi descrita por Lütken em 1874 a partir de material coletado no Rio das Velhas no estado de Minas Gerais, bacia hidrográfica do Alto Rio São Francisco, e hoje se considera sua ocorrência em todo o Alto São Francisco e em algumas bacias adjacentes no sudeste do Brasil (ESCHMEYER; FONG, 2014). Vários autores discutem sua inclusão em um grupo monofilético dentro de *Trichomycterus*, denominado “grupo *T. brasiliensis*” (BARBOSA; COSTA, 2003, 2010; BOCKMANN; SAZIMA, 2004). Independente da definição precisa do possível clado a que pertence, parece consenso que a espécie apresenta características deriva-

das em relação às outras espécies do gênero, como a redução do número de raios na nadadeira peitoral e a barra epifiseal cartilaginosa (BOCKMANN; SAZIMA, 2004). Por essa razão, a espécie representa um táxon mais derivado dentro de *Trichomycterus*, importante para representar possíveis modificações morfológicas dentro do gênero.

Material analisado: LIRP-9742. 22 espécimes de 67; 33,4-77,3 mm SL. Brasil: MG: Delfinópolis: Pousada Vale do Céu, Córrego do Facão, (20°29'25"S 46°31'52,8"W), afluente do Rio Grande; Bacia Hidrográfica do Rio Paraná. 25-x-2012, coletores: Regasso, Dahyes, Vaz, Gustavo, Osmar, Pereira.

2.2.4.b *Trichomycterus paolence* (Eigenmann 1917) (Fig. 19)

A espécie foi originalmente descrita por Eigenmann (1917) no gênero *Pygidium* Meyen 1834, a partir de material coletado no Rio Tietê, em Alto da Serra, estado de São Paulo, bacia hidrográfica do Rio Paraná, sendo posteriormente transferido para o gênero *Trichomycterus*. Hoje, se considera sua ocorrência em toda a bacia do Rio Paraná. A espécie foi escolhida por haver abundante material depositado em coleção, o que permitiu a escolha de uma série de espécimes de diferentes faixas de tamanho dentro de um mesmo lote.

Material analisado: LIRP-8281. 22 espécimes de 145; 24-85,3 mm SL. Brasil: SP: Ipeúna: Córrego da Lapa (22°25'20"S 47°47'31"W), afluente do Rio Tietê; Bacia Hidrográfica do Rio Paraná. 27-viii-2003, coletores: Gerhard, P.; Ferreira, A., Brejão, G. L.; determinado por F. A. Bockmann.

2.2.4.c *Trichomycterus immaculatus* (Eigenmann & Eigenmann 1889) (Fig. 19)

A espécie foi descrita por Eigenmann e Eigenmann (1889) no gênero *Pygidium* Meyen 1834, a partir de material coletado no Rio Paraibuna, em Juiz de Fora, estado de Minas Gerais, bacia hidrográfica do Rio Paraíba do Sul, sendo posteriormente transferido para o gênero *Trichomycterus*. Apresenta algumas características consideradas plesiomórficas dentro de *Trichomycterus* (F. A. Bockmann, com. pessoal), como a alta contagem de raios nas nadadeiras peitorais (I+8) e a presença de três poros no canal látero-sensorial do corpo, sendo por essa razão importante para representar estados plesiomórficos de caracteres no gênero. É possível que *T. immaculatus* seja um sinônimo júnior de *T. nigricans*, espécie-tipo do gênero.

Material analisado: LIRP-285. 13 espécimes de 24; 32-92.3 mm SL. Brasil: MG: Joanésia: Rio Santo Antônio, afluente do Rio Doce; Bacia Hidrográfica do Rio Paraná. 10-v-1997, coletores: P. M. C. de Araújo, F. A. Bockmann.



Figura 7. Indivíduos de espécies subterrâneas de *Ituglanis* mantidos vivos em laboratório. De cima para baixo: *Ituglanis passensis*, *I. bambui* e *I. epikarsticus*. Vista lateral do corpo e detalhe da cabeça em vista lateral. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 8. Indivíduos de espécies subterrâneas de *Ituglanis* mantidos vivos em laboratório. De cima para baixo: *Ituglanis ramiroi* e *Ituglanis* sp. 1. Vista lateral do corpo e detalhe da cabeça em vista lateral. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 9. *Ituglanis passensis*, vistas lateral esquerda, dorsal e ventral do corpo, e vistas dorsal e ventral da cabeça. LESCIO0008A00150, 54,2 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 10. *Ituglanis bambui*, vistas lateral esquerda, dorsal e ventral do corpo, e vistas dorsal e ventral da cabeça. LESCI-00151, A001, 45.4 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 11. *Ituglanis epikarsticus*, vistas lateral esquerda, dorsal e ventral do corpo, e vistas dorsal e ventral da cabeça. LESCI-00300, 45.7 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 12. *Ituglanis ramiroi*, vistas lateral esquerda, dorsal e ventral do corpo, e vistas dorsal e ventral da cabeça. LESCI não catalogado, A001, 49.1 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 13. *Ituglanis mambai*, vistas lateral esquerda, dorsal e ventral do corpo, e vistas dorsal e ventral da cabeça. LISDEBE2047B, 61.5 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 14. *Ituglanis* sp. 1, vistas lateral esquerda, dorsal e ventral do corpo, e vistas dorsal e ventral da cabeça. LESCI-00216, 47,4 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 15. *Ituglanis* sp. 2, vistas lateral esquerda, dorsal e ventral do corpo, e vistas dorsal e ventral da cabeça. LESCI-00258B, 69,7 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 16. *Ituglanis* sp. 3 ("Ar"), vistas lateral esquerda, dorsal e ventral do corpo, e vistas dorsal e ventral da cabeça. UFRGS-11237, A, 43,7 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 17. *Ituglanis* sp. 3, vistas lateral esquerda e dorsal da cabeça. De cima para baixo: “Am”: MZUSP-40792, G, 54,2 mm SL; “Mq”: UFRGS-11202, G, 42,2 mm SL; “Bz”: MZUSP-40716 A, 47,8 mm SL; “Bg”: MCP15930, D, 47,6 mm SL; e “Cr”: UFRGS11297, A, 61,8 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.



Figura 18. De cima para baixo: *Ituglanis proops*, LIRP-9313, E, 74,5 mm SL. *I. ina*, MPEG-16913 (holótipo), 62,0 mm SL, espécime não analisado. *I. amazonicus*, MZUSP-86821, G, 36,1 mm SL. Vistas lateral esquerda e dorsal da cabeça. Fotos: P. P. Rizzato©, exceto o espécime de *I. ina* (Wosiacki *et al.*, 2012).



Figura 19. De cima para baixo: *Trichomycterus brasiliensis*, LIRP-9742, E, 48,6 mm SL. *T. paolence*, LIRP-8281, H, 57,8 mm SL. *T. immaculatus*, LIRP-285, A, 92,3 mm SL. Vistas lateral esquerda e dorsal da cabeça. Fotos: P. P. Rizzato©.

2.3 Morfometria clássica

As medidas foram tomadas ponto a ponto, utilizando um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm, e auxílio de um estereomicroscópio. A Tabela 1 descreve cada medição, com ilustrações (Fig. 20). Foram tomadas 52 medidas de 293 indivíduos no total, sendo pelo menos 10 espécimes de cada espécie, exceto para *Ituglanis epikarsticus*. Para esta espécie, apenas um exemplar foi medido, e portando, nas análises o dado relativo a esse espécime é representado por um ponto. Foram escolhidos indivíduos de diferentes tamanhos, de acordo com a disponibilidade, para tentar representar as modificações isométricas e alométricas ao longo do crescimento dos indivíduos (Fig. 21).

Tabela 1. Descrições das medidas tomadas nos espécimes analisados no presente trabalho. Os números de cada medida se referem aos números no esquema da Figura 20. Comp. = comprimento. esq. = esquerdo. dir. = direito.

MEDIDA		DESCRIÇÃO
1	Comprimento padrão	Da ponta do focinho à base dos raios da nadadeira caudal
2	Comprimento total	Da ponta do focinho à ponta dos raios da nadadeira caudal
3	Comprimento pré-dorsal	Da ponta do focinho à margem anterior da base da nadadeira dorsal
4	Comprimento pré-anal	Da ponta do focinho à margem anterior da base da nadadeira anal
5	Comprimento pré-pélvico	Da ponta do focinho à margem anterior da base das nadadeiras pélvicas
6	Comp. ventral do pedúnculo caudal	Da margem posterior da base da nadadeira anal até a base dos raios da nadadeira caudal
7	Comp. dorsal do pedúnculo caudal	Da margem posterior da base da nadadeira dorsal até a base dos raios da nadadeira caudal
8	Altura do corpo: occipital	Largura vertical do corpo na altura do occipício
9	Altura do corpo: pré-dorsal	Largura vertical do corpo anterior à nadadeira dorsal
10	Altura do corpo: pedúnculo caudal	Largura vertical do corpo na região do pedúnculo caudal
11	Largura do corpo: após a peitoral	Largura do corpo imediatamente após a base das nadadeiras peitorais
12	Largura do corpo: pélvica	Largura do corpo na altura da base da nadadeira pélvica
13	Largura do corpo: após a anal	Largura do corpo na posição mediana do pedúnculo caudal
14	Comp. da base da nadadeira dorsal	Da margem anterior à posterior da base da nadadeira dorsal
15	Comp. da nadadeira dorsal	Da margem anterior da base à ponta dos raios da nadadeira dorsal
16	Comp. da base da nadadeira anal	Da margem anterior à posterior da base da nadadeira anal
17	Comp. da nadadeira anal	Da margem anterior da base à ponta dos raios da nadadeira anal
18	Comp. da base da nadadeira peitoral esq.	Da margem anterior à posterior da base da nadadeira peitoral esquerda
19	Comp. da nadadeira peitoral esq.	Da margem anterior da base à ponta dos raios medianos da nadadeira peitoral esquerda, sem considerar o primeiro raio modificado em filamento (quando houvesse)
20	Comp. da base da nadadeira peitoral dir.	Da margem anterior à posterior da base da nadadeira peitoral direita
21	Comp. da nadadeira peitoral dir.	Da margem anterior da base à ponta dos raios medianos da nadadeira peitoral direita, sem considerar o primeiro raio modificado em filamento (quando houvesse)
22	Comp. da base da nadadeira pélvica esq.	Da margem anterior à posterior da base da nadadeira pélvica esquerda
23	Comp. da nadadeira pélvica esq.	Da margem anterior da base à ponta dos raios medianos da nadadeira pélvica esquerda
24	Comp. da base da nadadeira pélvica dir.	Da margem anterior à posterior da base da nadadeira peitoral direita
25	Comp. da nadadeira pélvica dir.	Da margem anterior da base à ponta dos raios medianos da nadadeira pélvica direita
26	Comprimento da cabeça	Da ponta do focinho ao occipício
27	Comprimento pré-opercular	Da ponta do focinho à margem posterior da placa opercular de odontódios
28	Altura da cabeça	Largura vertical da cabeça na altura dos olhos
29	Largura da cabeça: mediana	Largura da cabeça na altura dos olhos
30	Largura da cabeça: interopérculo	Largura da cabeça na altura da margem posterior da placa interopercular de odontódios
31	Comprimento pré-ocular	Da ponta do focinho à margem anterior dos olhos
32	Diâmetro orbital transversal esq.	Largura transversal da órbita esquerda

Continuação da Tabela 1.

MEDIDA		DESCRIÇÃO
33	Diâmetro orbital longitudinal esq.	Largura longitudinal da órbita esquerda
34	Diâmetro orbital transversal dir.	Largura transversal da órbita direita
35	Diâmetro orbital longitudinal dir.	Largura longitudinal da órbita direita
36	Largura interorbital	Distância horizontal entre as margens internas das órbitas
37	Comp. pré-narina anterior esq.	Da ponta do focinho à margem anterior da narina anterior esquerda
38	Comp. pré-narina anterior dir.	Da ponta do focinho à margem anterior da narina anterior direita
39	Comp. pré-narina posterior esq.	Da ponta do focinho à margem anterior da narina posterior esquerda
40	Comp. pré-narina posterior dir.	Da ponta do focinho à margem anterior da narina posterior direita
41	Largura internarinal posterior	Largura horizontal entre as margens internas das narinas posteriores
42	Largura internarinal anterior	Largura horizontal entre as margens internas das narinas anteriores
43	Distância da narina posterior ao olho esq.	Da margem posterior da narina posterior esquerda à margem anterior do olho esquerdo
44	Distância da narina posterior ao olho dir.	Da margem posterior da narina posterior direita à margem anterior do olho direito
45	Largura da boca	Largura entre as margens internas da boca
46	Largura rictal	Largura entre as margens externas da boca
47	Comp. do barbilhão maxilar esq.	Da base à ponta do barbilhão maxilar esquerdo
48	Comp. do barbilhão maxilar dir.	Da base à ponta do barbilhão maxilar direito
49	Comp. do barbilhão rictal esq.	Da base à ponta do barbilhão rictal esquerdo
50	Comp. do barbilhão rictal dir.	Da base à ponta do barbilhão rictal direito
51	Comp. do barbilhão nasal esq.	Da base à ponta do barbilhão nasal esquerdo
52	Comp. do barbilhão nasal dir.	Da base à ponta do barbilhão nasal direito

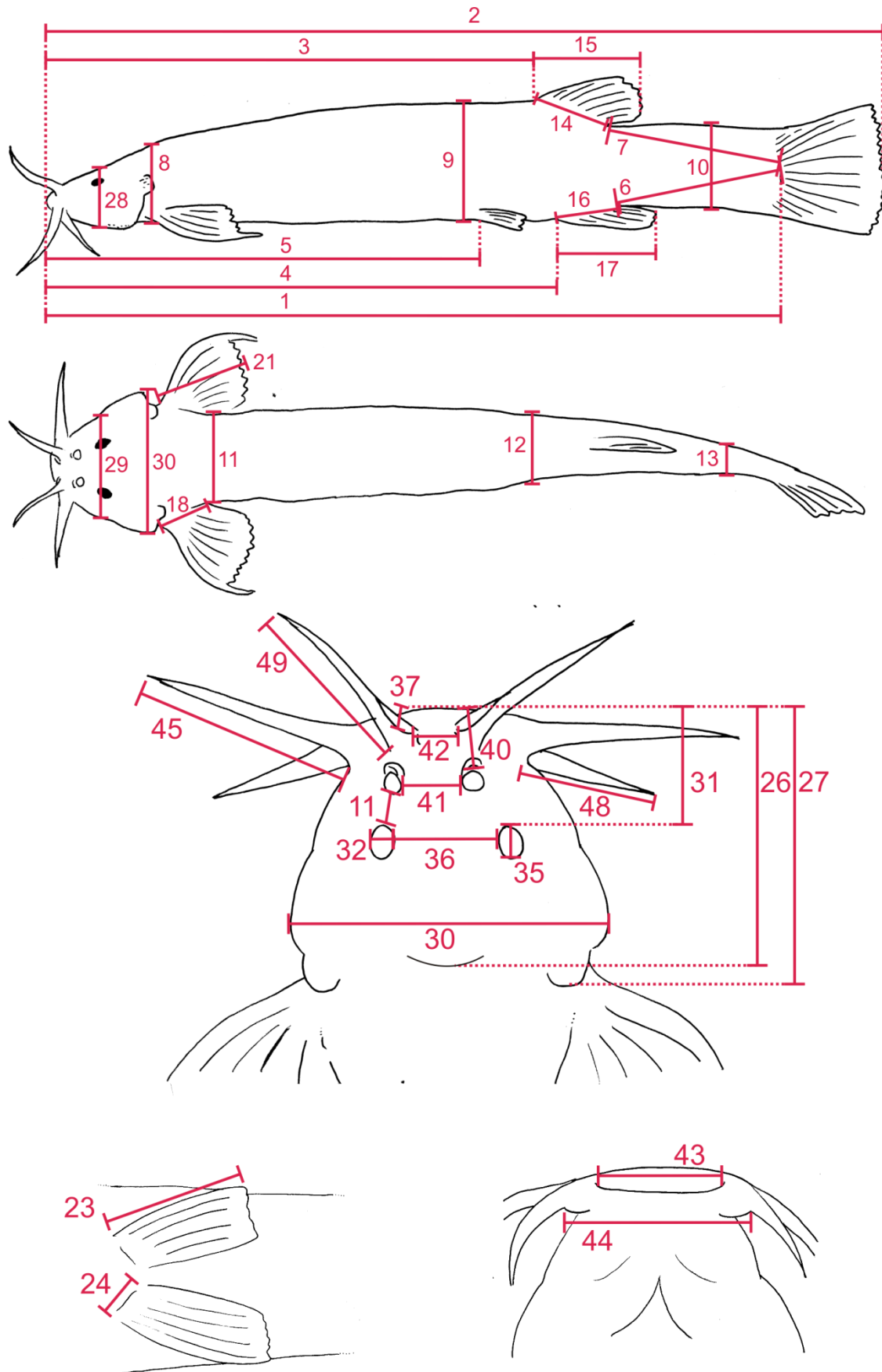


Figura 20. Esquema das medidas tomadas nos espécimes analisados no presente trabalho. Os números se referem aos nomes de cada medida e suas respectivas descrições na Tabela 1.

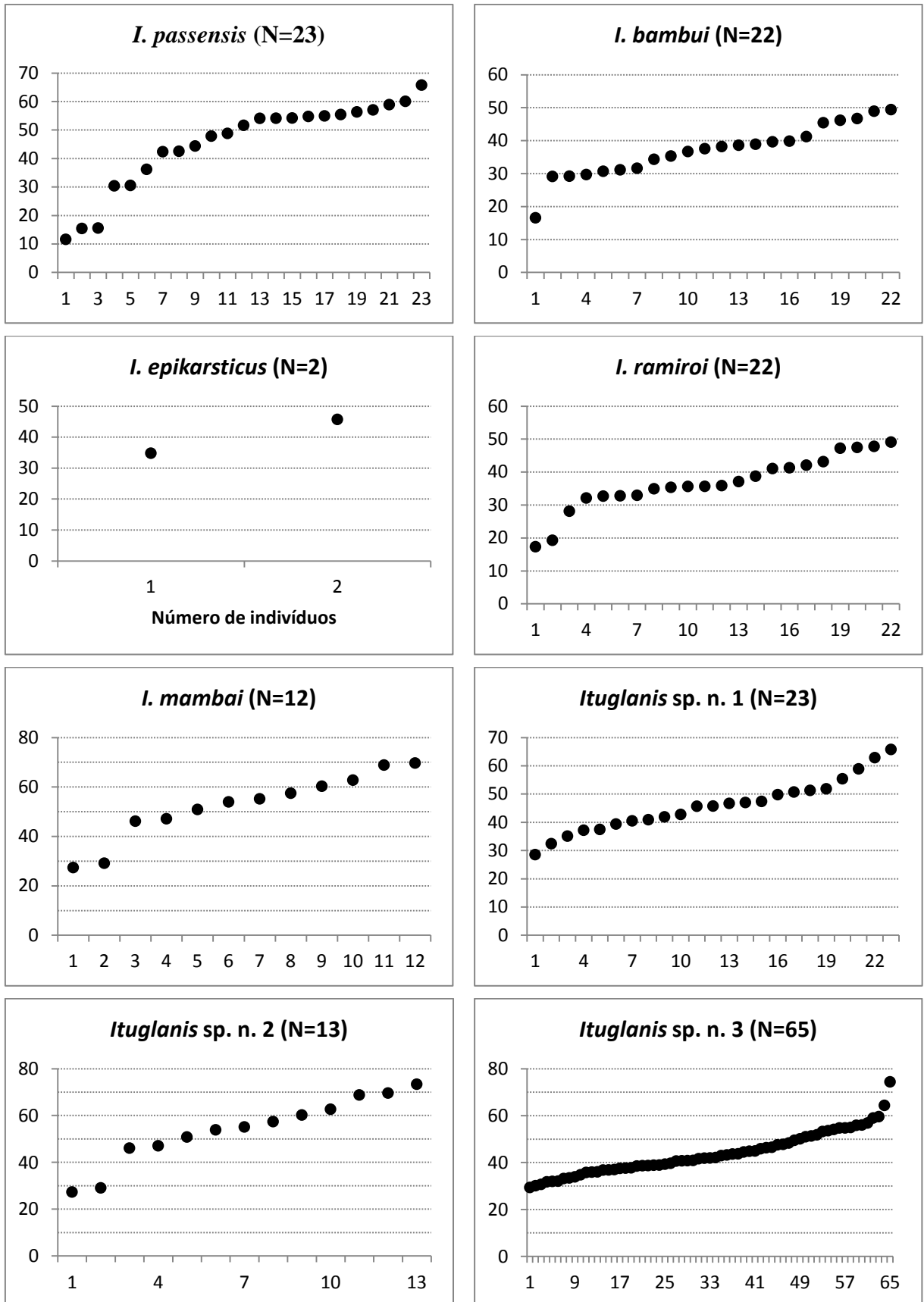
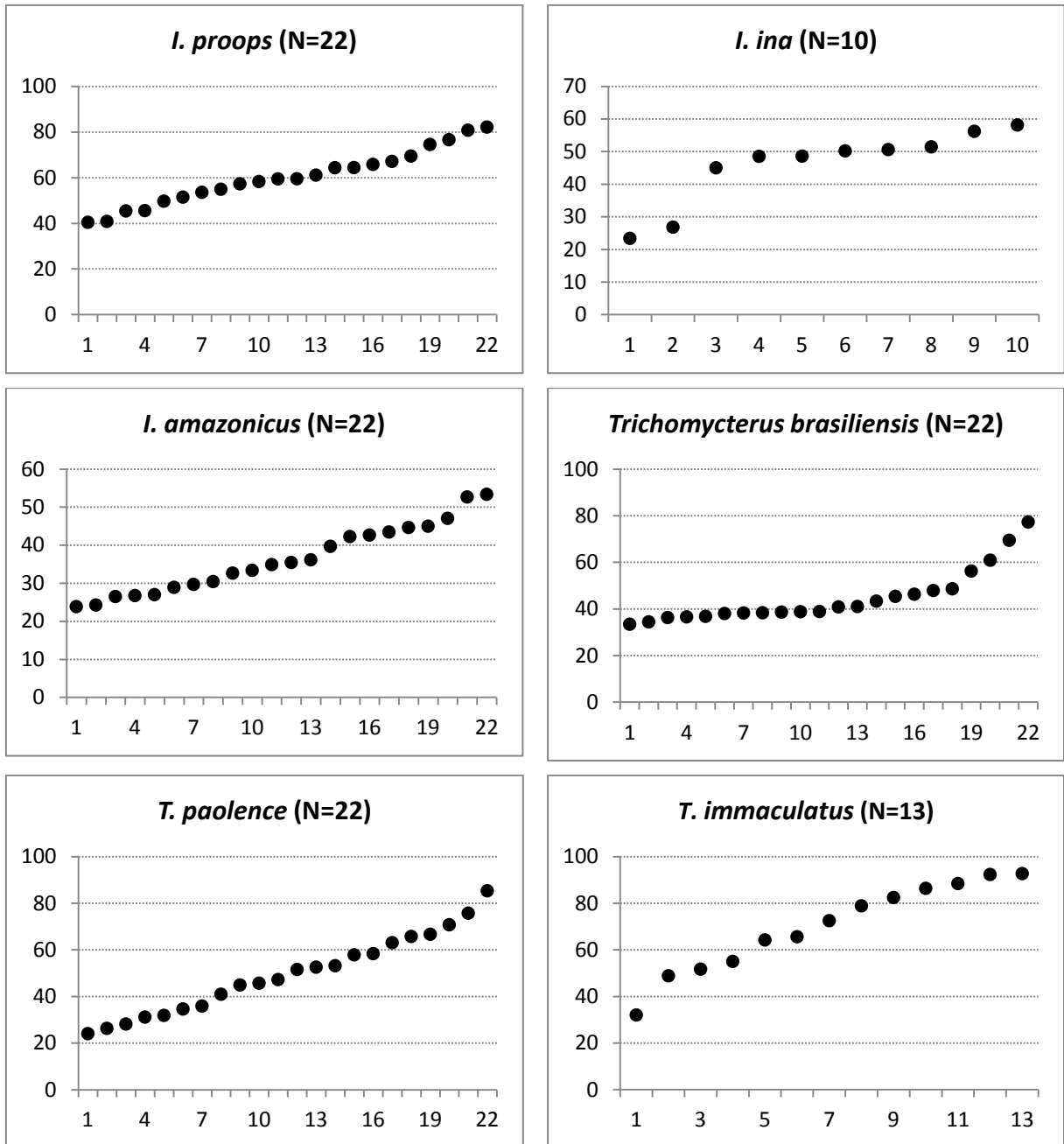


Figura 21. Gráficos dos tamanhos dos espécimes analisados neste trabalho para morfometria, de cada uma das espécies analisadas. Eixo vertical: comprimento padrão em milímetros. Eixo horizontal: número dos espécimes. N = número de indivíduos medidos.



Continuação da Figura 21.

Após as medições, para corrigir os efeitos do tamanho corporal de cada espécime nas análises comparativas, os valores para cada medida foram transformados em medidas relativas: as medidas 2 a 26 são expressas como porcentagem do comprimento padrão (% SL), e as medidas 27-52 são expressas como porcentagem do comprimento da cabeça (% HL). Essa transformação, muito utilizada em estudos taxonômicos e morfológicos, remove os efeitos de tamanho corporal, mas não remove os efeitos de modificações no tamanho relativo entre partes do corpo devidas ao crescimento alométrico entre essas partes (LLEONART; SALAT; TORRES, 2000). Isso faz com que a dispersão dos pontos relativos a uma determinada medi-

da seja maior por incluir a variância relativa às relações alométricas, entre as partes em questão, entre indivíduos de tamanhos distintos, introduzindo ruídos indesejáveis em análises comparativas. Isso pode levar a dois tipos de erros quando se compara o tamanho de determinada estrutura em diferentes espécies: identificar diferenças no tamanho de estruturas que na verdade têm tamanhos equivalentes nas duas espécies; ou deixar de identificar diferenças no tamanho de estruturas nas diferentes espécies.

Para reduzir esse efeito indesejável da alometria nas análises, foi calculado o coeficiente de alometria para cada medida, o qual corresponde ao expoente α , estimado pela regressão dos valores de duas partes do corpo X e Y, a uma curva do tipo potência, do tipo:

$$Y = bX^\alpha$$

Essa equação, denominada “equação alométrica” (HUXLEY; TEISSIER, 1936; GAYON, 2000), descreve a relação entre o tamanho das partes do corpo de um organismo. Sendo Y e X partes do corpo de um organismo, o coeficiente α , ou coeficiente de alometria, descreve a relação entre as taxas de crescimento das medidas de Y e de X. Quando o coeficiente de alometria $\alpha = 1,0$ considera-se que Y apresenta crescimento isométrico em relação a X, ou seja, que Y cresce a uma taxa igual à taxa de crescimento de X. Quando o coeficiente de alometria $\alpha > 1,0$ considera-se que Y apresenta crescimento alométrico positivo em relação a X, ou seja, que Y cresce a uma taxa mais rápida do que a taxa de crescimento de X. Quando o coeficiente de alometria $\alpha < 1,0$ considera-se que Y apresenta crescimento alométrico negativo em relação a X, ou seja, que Y cresce a uma taxa mais lenta do que a taxa de crescimento de X. O coeficiente de alometria α pode ainda ser negativo ($\alpha < 0$); nesses casos, Y diminui à medida que X aumenta.

Nos casos em que o coeficiente de alometria for considerado significativo – $\alpha > 1,05$ para alometria positiva e $\alpha < 0,95$ para alometria negativa – a comparação entre as espécies não será apenas pela comparação dos valores relativos (% SL e % HL), mas também dos valores absolutos, plotados em função do comprimento padrão (SL) ou do comprimento da cabeça (HL). Nesses casos, serão comparadas as curvas de cada espécie, as quais representam o melhor ajuste dos valores individuais medidos para cada espécime a uma curva do tipo potência (curva alométrica). Isso permite que os indivíduos de cada espécie sejam comparados sem a influência do ruído provocado pelas relações alométricas entre as medidas sob comparação e o tamanho corporal.

2.4 Anatomia interna

Para o estudo da anatomia interna, foram utilizadas três técnicas: radiografias, diafanização e dupla coloração e dissecação para análise de tecidos moles. A diafanização consiste em corar duplamente o esqueleto dos espécimes, de forma que as partes ósseas e cartilaginosas sejam facilmente distinguíveis, e clarear os espécimes para que todos os tecidos moles fiquem transparentes, melhorando a visualização das estruturas esqueléticas. Os espécimes foram submetidos a uma adaptação da metodologia proposta por Song e Parenti (1995). Nos estágios iniciais da técnica (passos 1 a 9 de Song e Parenti, 1995), é utilizada uma metodologia para corar duplamente osso e cartilagem, utilizando os corantes Alizarina e Azul de Alcian, respectivamente. A metodologia aqui empregada consiste na utilização dos nove passos iniciais da metodologia de Song e Parenti (1995), com posterior preservação do espécime em glicerina 100% com timol.

Para a análise de tecidos moles, especialmente encéfalo e nervos, foram utilizadas duas técnicas: outra adaptação da metodologia de Song e Parenti (1995), e a metodologia proposta por A. Datovo (inform. pessoal) para estudo de miologia. Essas técnicas se fazem necessárias por que, com os tecidos corados, especialmente o esqueleto, diminui a chance de danificar as estruturas mais frágeis, como o encéfalo e os nervos, durante a dissecação.

Na primeira metodologia, adaptada de Song e Parenti (1995), os espécimes passam por todos os passos da técnica exceto o passo do tratamento enzimático (com tripsina ou pancreatina) para digestão dos tecidos moles (passo 5 de Song e Parenti, 1995). Após a reidratação (passo 4 de Song e Parenti, 1995), os espécimes são transferidos diretamente da água destilada para a solução aquosa de KOH (passo 6). Após a desidratação, os espécimes são preservados não em glicerina 100%, mas em álcool a 70%, e para a dissecação, são transferidos para álcool a 50%, quando então os tecidos moles (especialmente a musculatura) ficam mais maleáveis.

Na segunda metodologia, elaborada por A. Datovo (inform. pessoal), os espécimes passam por uma etapa de desidratação em etanol concentrado a 92-96 % (24 h), e depois são colocados em solução de corante Alcian-Blue (8 partes de etanol concentrado 92-96% + 2 partes de ácido acético glacial + Alcian Blue até atingir coloração azul bem escura, quase opaca) para corar as cartilagens (18-24 h). Os espécimes são então lavados e deixados em solução saturada de bórax para retirar o excesso de corante azul (24h, com pelo menos duas trocas intermediárias), e depois colocados em solução de corante Alizarina (etanol 75% + alizarina até atingir a coloração vermelha-alaranjada bem escura, quase opaca) para corar os ossos (5-8

h). Em seguida, os espécimes são lavados e conservados em etanol concentrado a 92-96%. A diferença entre essa técnica e a anterior é que, em geral, os músculos não adquirem nenhuma cor secundária, tornando mais difícil separá-los dos nervos (P. P. Rizzato, obs. pessoal). Em compensação, por não requerer o uso da solução de KOH, tendões, fâscias, ligamentos e outros tecidos conectivos não são perdidos (A. Datovo, informação pessoal).

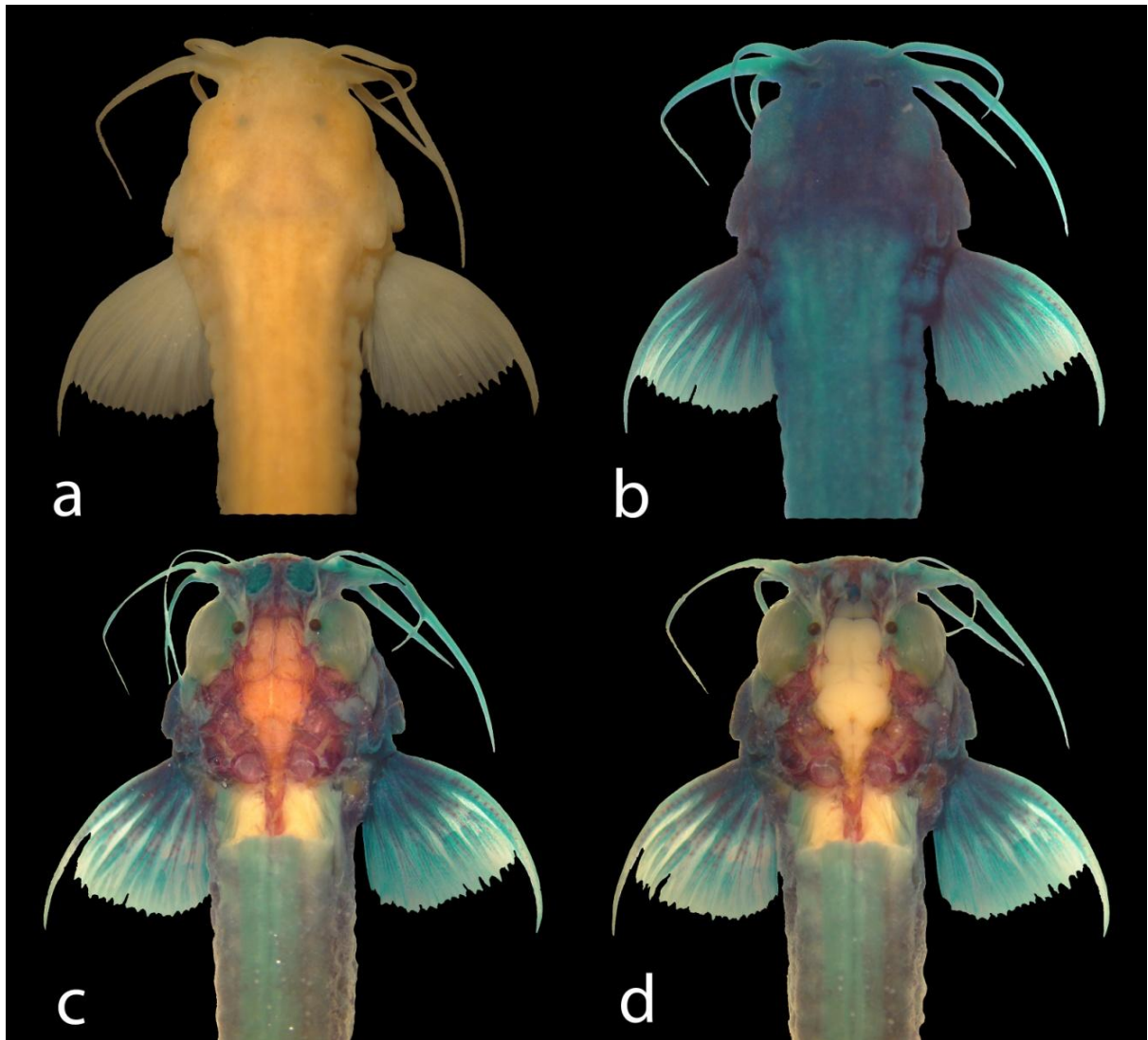


Figura 22. Espécime de *Ituglanis bambui* (LESCI-00034, A012, 39,8 mm SL) dissecado para observação do encéfalo e nervos, ilustrando a técnica de coração utilizada para estudo da anatomia interna, elaborada por A. Datovo (comunicação pessoal). a: espécime em álcool 70%, antes da preparação. b: após a preparação, corado com azul de alcian (para cartilagens) e alizarina vermelha (para ossos). c: após a remoção da pele, gordura, e alguns tecidos conectivos e músculos (*supracarinalis*, *epaxialis* e *dilatator operculi*) para exposição do crânio. d: após a remoção de alguns ossos e partes de ossos do crânio (região dorso-medial da cápsula de weber, parieto-supraoccipital, frontal, região posterior eixo do mesetmóide, regiões dorsais dos epioccipitais, pteróticos, esfenóticos e laterais etmoides. Vistas dorsais da região cefálica e anterior do tronco. Fotos: P. P. Rizzato©.

Tanto os espécimes submetidos à diafanização quanto às técnicas para análise de tecidos moles são primeiramente dissecados e as gônadas, o estômago e as vísceras são coletados e armazenados, para, quando possível, identificar o sexo e o grau de maturação dos indivíduos e tentar avaliar o tipo de alimento utilizado pela espécie. A Figura 22 mostra o resultado do processo para um dos espécimes dissecados.

Para a análise da linha lateral, foram utilizados espécimes dissecados utilizando as metodologias para análise de tecidos moles, bem como espécimes preservados em álcool. As descrições das aberturas externas dos poros são feitas tendo o espécime em vista dorsal. A nomenclatura dos poros e canais da linha lateral usada nas descrições segue Arratia e Huaquin (1995), Schaefer e Aquino (2000) e Bockmann, Casatti e de Pinna (2004). Seguimos Schaefer e Aquino (2000) que consideram o poro entre o canal ótico e o pós-ótico como sendo o ramo pré-opérculo-mandibular do canal pós-ótico, e que consideram o poro entre o canal pós-ótico e o da linha lateral como sendo o ramo pterótico do canal pós-ótico. Foi testada a utilização de Microscopia de Varredura para a análise dos neuromastos superficiais, mas os resultados não foram satisfatórios, e essa análise requereria a perda de muitos espécimes.

Para contagem de vértebras, costelas e raios, foram feitas radiografias de parte dos espécimes utilizando um aparelho Faxitron DX, disponível no Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto. As contagens e simbologia dos raios das nadadeiras seguem Bockmann, Casatti e de Pinna (2004). A contagem de vértebras inclui apenas as vértebras livres (ou seja, aquelas envolvidas na complexo de Weber não incluídas) mais o centro caudal composto (pu1+u1), contado como um único elemento, como é comum em trabalhos taxonômicos com o grupo.

Para a análise do encéfalo, foram utilizados espécimes dissecados utilizando as metodologias para análise de tecidos moles. Foi feito um estudo descritivo da anatomia do encéfalo de *Ituglanis*, na tentativa de identificar as regiões do encéfalo, a serem comparadas entre as espécies, bem como os principais nervos da região cefálica.

A identificação das estruturas e a nomenclatura utilizada foram baseadas em comparações de diversos trabalhos utilizando espécies de Siluriformes: McMurrich (1884, *Ameiurus catus*, Ictaluridae), Pollard (1892, *Clarias* spp., Clariidae, *Auchenaspis biscutatus*, Claroteidae, *Chaetostoma guairense*, Loricariidae; *Callichthys paleatus*, Callichthyidae, e *Trichomycterus tenuis*, Trichomycteridae), Juge (1898, *Silurus glanis*, Siluridae), Herrick (1901, *Ameiurus melas*, Ictaluridae), Atema (1971, *Ameiurus natalis*, Ictaluridae), Lundberg, (1982, Ictaluridae, incluindo espécies troglomórficas), Nieuwenhuys (1982, *Clarias*, Clariidae), Nalbant e Linares, (1987, *Trichomycterus guianense*, Trichomycteridae), Langecker e Longley (1993, *Satan eurystomus* e *Trogloglanis pattersoni*, Ictaluridae), Trajano, (1994, *Pimelodella kronei* e *P.*

transitoria, Heptapteridae), Northcutt, Holmes e Albert (2000, *Ictalurus punctatus*, Ictaluridae), Kapoor e colaboradores (2003, *Callichthys callichthys*, Callichthyidae, *Corydoras guianensis*, Callichthyidae e *Ictalurus punctatus*, Ictaluridae), Collin (2003, *Ameiurus nebulosus*, Ictaluridae, e *Pterygoplichthys multiradiatus*, Loricariidae), Kapoor e Finger (2003, Ictaluridae), Pouilly e Miranda (2003, *Trichomycterus chaberti* - troglomórfica – e *Trichomycterus* cf. *barbouri*, Trichomycteridae), Ito e colaboradores (2007, *Silurus asotus*, Siluridae), Pupo (2011, Callichthyidae) e F. Pupo (com. pessoal, Trichomycteridae). A Figura 52 ilustra, para a espécie *I. ramiroi*, as principais regiões do encéfalo e principais nervos identificados no presente trabalho, e serve de padrão para a nomenclatura utilizada.

2.5 Apresentação e discussão dos resultados

Na seção a seguir, “Resultados e Discussão” (pág.71), são apresentados os resultados das análises e uma discussão específica para cada caráter. Para tornar a apresentação dos resultados e discussão mais objetiva, para cada caráter analisado, apresentamos inicialmente uma breve introdução sobre por que aquele caráter foi analisado, em seguida apresentamos os resultados das análises e, por fim, apresentamos uma discussão específica sobre os resultados obtidos para aquele caráter. Após essa seção, é apresentada na seção “Evolução dos Troglomorfismos” (pág. 152), uma discussão geral sobre os resultados obtidos como um todo, e em seguida as considerações finais do presente trabalho.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Dados morfométricos

O Apêndice apresenta as tabelas (Tabelas 9 a 22) com as medidas para cada espécie. Para cada medida, são apresentadas as médias, valores mínimo e máximo e o desvio padrão (SD), expressos como porcentagens do comprimento padrão (% SL) e do comprimento da cabeça (% HL). São ainda apresentados os valores do coeficiente de alometria (α) para cada medida. No caso de medidas bilaterais, considera-se a média dos valores de cada lado do espécime. O diâmetro orbital é considerado como a média dos valores dos diâmetros transversais e longitudinais, de ambos os lados. Esses valores são utilizados nas análises a seguir.

3.2 Tamanho e alongamento corporal

Uma das características das espécies subterrâneas apontadas pelos autores como relacionadas a seu modo de vida é a redução do tamanho corporal (GREENWOOD, 1967; WEBER, 2000; TRAJANO; BICHUETTE, 2010). Apesar de algumas espécies reterem um tamanho corporal grande, por exemplo, *Amblyopsis spelaea* (Amblyopsidae) e *Rhamdia enfulnada* (Heptapteridae) que podem atingir mais de 20 cm (GREENWOOD, 1967; BICHUETTE; TRAJANO, 2005), é uma tendência comum que as espécies subterrâneas apresentem o corpo reduzido e alongado (GREENWOOD, 1967; WEBER, 2000; TRAJANO; BICHUETTE, 2010).

Em primeiro lugar, analisamos o tamanho máximo alcançado pelos indivíduos de cada espécie. Para essa análise, utilizamos o valor de comprimento padrão do maior espécime medido em nossas análises, bem como o comprimento padrão máximo registrado na literatura para cada espécie. Os resultados são mostrados no gráfico da Figura 23. As espécies para as quais obtivemos os dados são mostradas em ordem decrescente de tamanho, e as espécies subterrâneas são indicadas pelas setas vermelhas. Em cinza, é mostrado o valor máximo dentre os espécimes medidos, e em branco, o valor máximo registrado em literatura.

A espécie cujos indivíduos atingem o maior tamanho é *Ituglanis parkoi*. No entanto, nesse caso o dado obtido da literatura refere-se a um único indivíduo, o holótipo da espécie, e em uma revisão recente das espécies de *Ituglanis* da Bacia Amazônica, Canto (2009) afirma que os espécimes coletados posteriormente e identificados como *I. parkoi* não apresentam identificação segura. Portanto, apenas com a coleta de mais exemplares e confirmação das iden-

tificações, seria possível confirmar o tamanho a que chegam os indivíduos dessa espécie. Abaixo de *I. parkoi*, as maiores espécies são os três *Trichomycterus* analisados, *T. immaculatus*, *T. paolence* e *T. brasiliensis*. É importante destacar que, apesar de o maior exemplar medido de *T. brasiliensis* tenha alcançado 77,3 mm de comprimento padrão, Eigenmann (1918) cita um exemplar dessa espécie com quase o dobro de tamanho, 133 mm, bem como outros exemplares similarmente maiores.

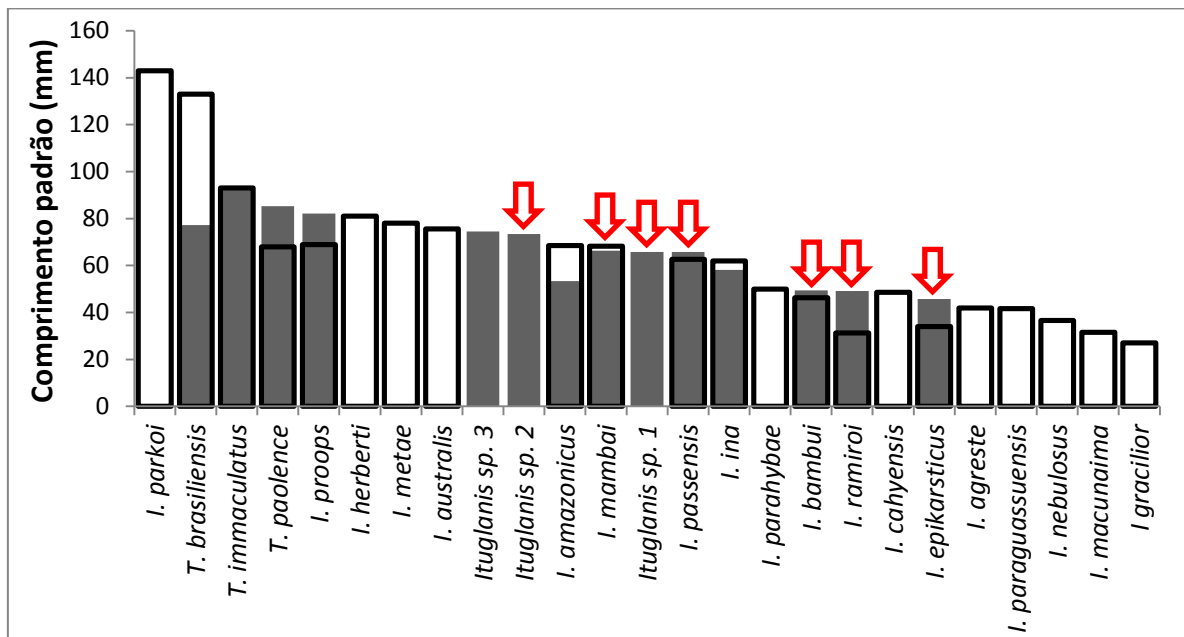


Figura 23. Comparação dos comprimentos-padrão máximos, em milímetros, alcançados pelos indivíduos de cada espécie. As barras cinza referem-se ao tamanho observado; as barras brancas, o tamanho máximo registrado na literatura. As setas vermelhas indicam as espécies subterrâneas.

Dentre as espécies de *Ituglanis*, *I. proops* é a que atinge o maior tamanho, e *I. gracilior*, o menor. O valor obtido em literatura para *I. gracilior* é baseado no holótipo, o único exemplar analisado por Eigenmann (1912) para a descrição da espécie. No entanto, segundo de Pinna e Keith (2003), a identificação de espécies de *I. gracilior* é bastante problemática, e a descrição original de Eigenmann (1912), baseada em um único exemplar muito pequeno, pode apresentar equívocos. É possível, inclusive, que *I. gracilior* seja sinônimo júnior de *I. amazonicus*, e que seu holótipo seja um exemplar jovem desta espécie (P. P. Rizzato, obs. pessoal).

Sendo esse o caso, o posto de menor espécie do gênero passa para *I. macunaima*. Essa espécie ocorre na bacia do Araguaia e apresenta várias características reductivas para o gênero: pequeno número de vértebras, de costelas, de odontódios interoperculares e de raios nas nadadeiras peitorais e caudais, além da redução do sistema láterosensorial e do tamanho corporal.

No entanto, por apresentarem outras características que sugerem que os indivíduos analisados já sejam adultos, Datovo e Landim (2005) concluem que a espécie é pedomórfica.

Em relação às espécies subterrâneas, as sete espécies apresentam tamanhos intermediários em relação às epígeas. Quatro delas, *Ituglanis* sp. 2, *I. mambai*, *Ituglanis* sp. 1 e *I. passensis* chegam a atingir mais de 60 mm de comprimento padrão, enquanto que *I. bambui*, *I. ramiroi* e *I. epikarsticus* atingem mais de 45 mm.

Analizamos também o número de vértebras dos espécimes de algumas das espécies analisadas: as epígeas *I. proops* e *Ituglanis* sp. 3, as subterrâneas de Mambai e Posse, e três das subterrâneas de São Domingos, *I. bambui*, *I. passensis* e *I. ramiroi*. Os gráficos da figura 24 apresentam os resultados dessa análise. Para cada espécie, é mostrada a proporção de espécimes com determinada contagem de vértebras. Como observamos uma diferença clara na contagem de vértebras entre os lotes de *Ituglanis* sp. 3, o gráfico dessa espécie foi desmembrado em dois, um para os espécimes do rio Maquiné (*Ituglanis* sp. 3 “Mq”), que apresentam número maior de vértebras, e outro para os espécimes das demais localidades (*Ituglanis* sp. 3*).

Através dessa análise, identificamos uma tendência de redução do número de vértebras nas espécies mais troglomórficas. Nas duas espécies epígeas, a maioria dos espécimes apresenta 40 ou mais vértebras. Essa contagem é comum também para outras espécies epígeas de *Ituglanis* (SARMENTO-SOARES *et al*, 2006). Dentre as espécies subterrâneas de Mambai/Posse, em *I. mambai* e *Ituglanis* sp. 2, a maioria dos espécimes apresentam 39 vértebras, e em *Ituglanis* sp. 1, 38 vértebras. Dentre as de São Domingos, *I. bambui* apresenta uma grande variabilidade no número de vértebras, com indivíduos que possuem de 36 até 40 vértebras, e *I. passensis* e *I. ramiroi* apresentam um número bastante reduzido de vértebras, de 36 a 38 na primeira (a maioria com 37 vértebras) e de 36 a 37 na segunda.

Poucas outras espécies de *Ituglanis* apresentam contagens de vértebras tão baixas, todas elas com tamanho corporal bastante reduzido (veja a Fig. 23, acima): *I. agreste* (36), *I. paraguassuensis* (34-36), *I. nebulosus* (35-36) e a miniaturizada *I. macunaima* (35-38). Vale destacar que essas são as espécies com menor tamanho corporal em *Ituglanis* (à exceção de *I. gracilior*, mas veja a discussão acima). No entanto, apesar de existir uma relação entre o tamanho corporal máximo das espécies e seu número de vértebras, existem exceções: *I. parahybanae* e *I. cahyensis*, que atingem comprimento padrão máximo de 50 mm, possuem uma contagem alta de vértebras, 39 e 40 respectivamente, enquanto que *I. passensis*, que chega a atingir mais de 60 mm, possui no máximo 38 vértebras.

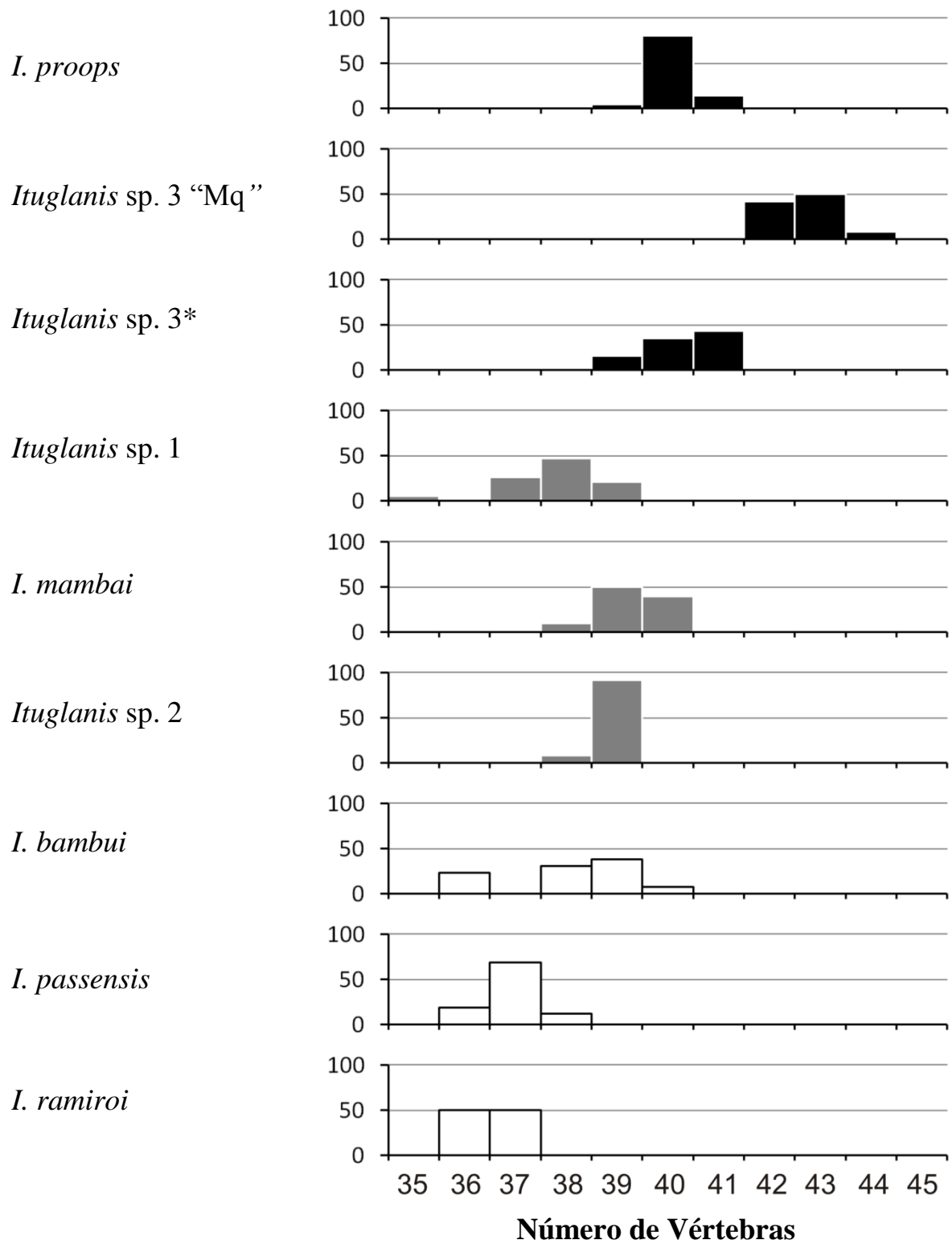


Figura 24. Frequência do número de vértebras dos espécimes analisados de cada espécie. *Ituglanis* sp. 3* refere-se ao lotes da espécie *Ituglanis* sp. 3, exceto os lotes do rio Maquiné, mostrados separadamente (*Ituglanis* sp. 3. "Mq").

Por fim, analisamos também o alongamento do corpo dos indivíduos de cada espécie, ao longo do crescimento. O alongamento do corpo foi medido de maneira subjetiva, pela relação entre a largura do corpo, medida logo após as nadadeiras peitorais, e o comprimento padrão. Quanto maior o valor dessa relação, mais alongado o corpo do espécime. Os valores para cada espécie foram plotados contra o comprimento padrão, para verificar se existem mudanças nessa relação ao longo do crescimento dos indivíduos. Para cada espécie, foi estimada uma curva alométrica, e o conjunto das curvas é mostrado no gráfico da Figura 25.

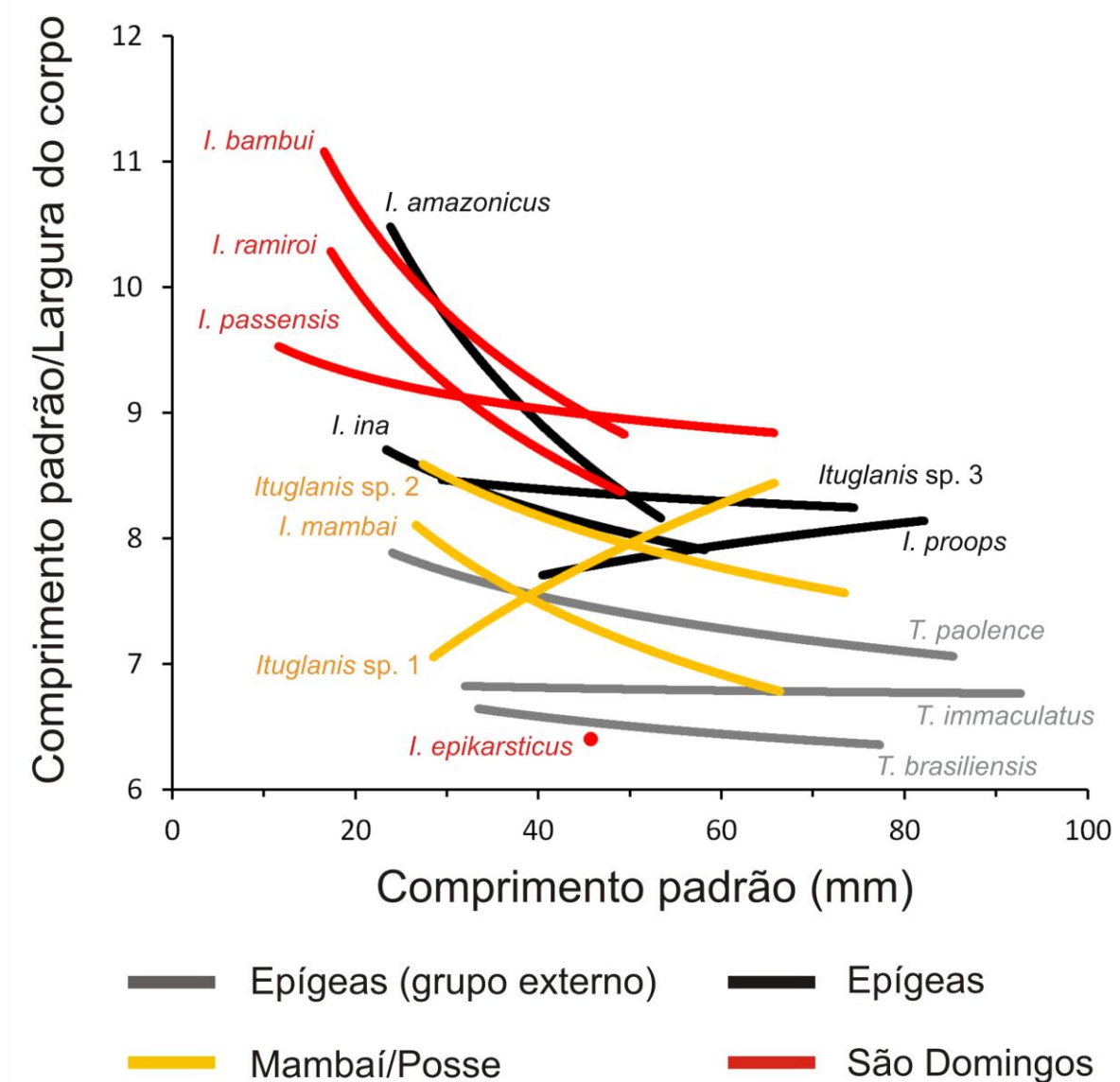


Figura 25. Curvas de alometria do alongamento do corpo, inferido pela relação entre a largura do corpo (medida após as peitorais) e os comprimentos-padrão, em função do comprimento-padrão (em milímetros).

O gráfico sugere que o alongamento do corpo muda ao longo do crescimento dos indivíduos. Na grande maioria das espécies, os indivíduos menores seriam em geral mais alongados, e à medida que crescem, vão se tornando gradativamente menos alongados. As exceções seriam a espécie epígea *I. proops* e a subterrânea *Ituglanis* sp. n. 1, nas quais os indivíduos se tornariam mais alongados à medida que crescem.

No entanto, existe grande variabilidade nesse caráter, que fica evidenciada pelo baixo coeficiente de regressão de todas as curvas (Tab. 2). As curvas das espécies *T. immaculatus* e *Ituglanis* sp. 3 não apresentam coeficiente de regressão significativo, o que mostra que, nessas espécies, não existe relação entre o crescimento corporal e o alongamento do corpo. Mesmo nas demais espécies, essa relação é pouco significativa, o que significa que o crescimento do corpo (inferido pelo comprimento padrão) responde por apenas uma parte pequena da variação observada no alongamento do corpo em cada espécie. Isso pode ser devido ao erro associado a essas medições, de forma que uma análise por morfometria geométrica poderia evidenciar melhor as modificações devidas ao alongamento do corpo. Apesar disso, a posição das curvas no gráfico, que corresponde ao melhor ajuste dos pontos a uma curva do tipo potência, representa a posição média aproximada dos pontos, permitindo a comparação entre as espécies.

Tabela 2. Coeficientes de determinação das curvas estimadas para o alongamento do corpo em função do comprimento padrão. Os valores para as espécies *T. immaculatus* e *Ituglanis* sp. 3 não foram significativos.

Espécie	R ²	Espécie	R ²
<i>T. immaculatus</i>	>0,01	<i>Ituglanis</i> sp. 1	0,25
<i>T. paolence</i>	0,29	<i>I. mambai</i>	0,47
<i>T. brasiliensis</i>	0,05	<i>Ituglanis</i> sp. 2	0,17
<i>I. amazonicus</i>	0,22	<i>I. bambui</i>	0,27
<i>I. ina</i>	0,28	<i>I. passensis</i>	0,05
<i>I. proops</i>	0,14	<i>I. ramiroi</i>	0,23
<i>Ituglanis</i> sp. 3	>0,00	<i>I. epikarsticus</i>	-

As espécies de *Trichomycterus* aparecem na região mais inferior do gráfico, o que sugere que essas espécies costumam ser menos alongadas que as de *Ituglanis* de uma forma geral. De fato, essa relação já foi identificada por outros autores (veja Adriaens, Baskin e Copens, 2010: Fig. 10). Dentre as espécies epígeas de *Ituglanis*, *I. amazonicus* destaca-se por apresentar um corpo bastante alongado, especialmente os espécimes menores. As espécies subterrâneas de Mambai e Posse apresentam um alongamento do corpo intermediário entre as espécies epígeas de *Ituglanis* e as espécies de *Trichomycterus*, sendo que *I. mambai* é a espécie de *Ituglanis* dentre as analisadas com o corpo menos alongado.

Já as três espécies de São Domingos apresentam corpos bastante alongados em comparação com as demais epígeas, à exceção de *I. amazonicus*. Dentre elas, *I. bambui* é a espécie que apresenta maior alongamento do corpo. O único espécime de *I. epikarsticus* analisado apresentou o corpo muito pouco alongado, mas na verdade trata-se de um espécime criado em laboratório e que atingiu um tamanho e robustez muito maiores do que o observado para essa espécie em campo, o que deve estar relacionado às condições de laboratório envolvendo, inclusive, superalimentação.

Trajano e Bichuette (2010) argumentam que a redução e o alongamento corporal tendem a ocorrer em espécies de peixes que se adaptaram para viver em espaços estreitos e confinados. Vários peixes subterrâneos apresentam essa característica (GREENWOOD, 1967; WEBER, 2000; TRAJANO; BICHUETTE, 2010), mas existem também espécies que vivem em espaços subterrâneos mais amplos, e que apresentam o corpo mais robusto, como por exemplo, *Ancistrus formoso* e *Trichomycterus dali* (alguns indivíduos dessa espécie apresentam mais de 10 cm; RIZZATO *et al.*, 2011), que vivem em sistemas subterrâneos com espaços amplos na Serra da Bodoquena, MS. Provavelmente, a redução e alongamento do corpo não ocorrem necessariamente em todas as espécies subterrâneas, mas sim naquelas que ocupam ou transitam por espaços subterrâneos mais estreitos.

Em relação às espécies subterrâneas de *Ituglanis*, as de Mambaí e Posse não apresentam alongamento nem redução do corpo, embora apresentem um número ligeiramente menor de vértebras do que as epígeas. *Ituglanis mambai*, por exemplo, apresenta o corpo significativamente menos alongado que o das congêneres epígeas analisadas. Dentre as de São Domingos, *I. passensis* é a única que apresenta maior tamanho corporal, mas apresenta também alongamento do corpo e redução do número de vértebras. Já *I. bambui* e *I. ramiroi* apresentam significativo alongamento do corpo, bem como redução do tamanho corporal e do número de vértebras. Por fim, *I. epikarsticus* foi descrito por Bichuette e Trajano (2004) como uma espécie de tamanho reduzido e corpo alongado, confirmado na série-tipo. O único espécime incluído na análise morfométrica no presente trabalho foi criado em laboratório, e portanto não representa a condição da espécie na natureza.

As três espécies subterrâneas de Mambaí e Posse, e *I. passensis* de São Domingos, habitam riachos de nível de base, na zona saturada das cavernas, um ambiente com espaços mais amplos e comumente sujeito à enchentes na época chuvosa (FERNÁNDEZ; BICHUETTE, 2002; BICHUETTE; TRAJANO, 2008). Isso pode explicar o fato de essas espécies apresentarem o corpo maior e mais robusto. Já as outras três espécies de São Domingos, *I. bambui*, *I. ramiroi* e *I. epikarsticus*, vivem em riachos na zona vadosa, alimentados por água de epicarste

(BICHUETTE; TRAJANO, 2004). Bichuette e Trajano (2004) consideram a redução e alongamento do corpo nessas espécies uma adaptação para a vida em ambientes confinados. *Ituglanis epikarsticus* é a primeira espécie de peixe reportada que vive em aquíferos epicársticos (um sistema heterogêneo de aberturas pelas quais a água superficial percola através do solo, sendo retida por períodos variáveis; JONES; CULVER; HERMAN, 2004), e há evidências de que ocorre dispersão de indivíduos de *I. bambui* e *I. ramiroi* através do epicarste, e portanto, a redução e alongamento do corpo facilitariam a ocupação desse tipo de ambiente (BICHUETTE; TRAJANO, 2004; TRAJANO; BICHUETTE, 2010).

É importante destacar que a redução e o alongamento do corpo ocorreram em várias linhagens dentro de Trichomycteridae. Dentre as espécies parasíticas, ocorre alongamento em *Tridensimilis* (Tridentinae), *Apomatoceros* (Stegophilinae) e em todos os gêneros de Vandeliinae (ADRIAENS, VERRAES; TAVERNE, 2010). Dentre as que têm o hábito de viver enterradas no substrato arenoso, no cascalho ou em meio à matéria vegetal, ocorre em: Sarcoglanidinae, cujas espécies, embora não alongadas, estão entre os menores bagres e mesmo teleósteos conhecidos; e Glanapteryginae, os quais apresentam corpos bastante reduzidos e alongados, especialmente os gêneros *Glanapteryx*, *Pygidianops* e *Typhlobelus* (MYERS; WEITZMANN, 1966; SCHAEFER *et al.*, 2005; DE PINNA; WOSIACKI, 2003; ADRIAENS; VERRAES; TAVERNE, 2010). Interessantemente, essas espécies apresentam também outras características semelhantes a das espécies subterrâneas, como a redução dos olhos e da pigmentação e a redução do sistema láterosensorial (ver abaixo)

As espécies de Trichomycterinae, por sua vez, são ligeiramente mais alongadas que as espécies das subfamílias mais basais, Copionodontinae e Trichogeninae (veja Adriaens, Verreaes e Taverne, 2010: Fig.10), o que sugere que o ancestral do denominado clado “C” de Trichomycteridae que incluiria Trichomycterinae e demais subfamílias mais derivadas do clado TSVSG (DE PINNA, 1992, 1998; BOCKMANN; CASATTI; DE PINNA, 2004; DATOVO; BOCKMANN, 2010) já apresentaria um certo grau de alongamento do corpo. Interessantemente, as espécies do Clado “C” são mais associadas a um modo de vida mais criptobiótico em meio à rocha ou folhiço ou mesmo enterrados no substrato. Dentro desse clado, em Trichomycterinae, as espécies de *Ituglanis* são também mais alongadas, sugerindo um alongamento ainda maior nessa linhagem. É possível então afirmar que, dentro de Trichomycteridae, o denominado clado “C”, bem como o gênero *Ituglanis*, apresentam características preaptativas para a colonização de ambientes com espaços confinados, sejam eles fossoriais ou intersticiais, o que facilitaria o desenvolvimento desses modos de vida em várias linhagens dentro desses grupos.

3.3 Nadadeiras pares

Analizamos o comprimento das nadadeiras peitorais e pélvicas nas espécies, em relação ao comprimento padrão. A Tabela 3 apresenta os coeficientes de proporcionalidade, de alometria e de determinação das curvas alométricas obtidas para cada espécie. Todas as curvas apresentaram coeficientes de determinação bastante altos ($R^2 > 85\%$), o que significa que a maior parte da variabilidade dos dados deve-se ao tamanho dos espécimes (medido pelo comprimento padrão). O crescimento de ambas as nadadeiras é isométrico em algumas espécies ($0,95 < \alpha < 1,05$), mas na maioria delas, apresenta crescimento levemente alométrico negativo ($\alpha < 0,95$), o que significa que as nadadeiras crescem a uma taxa levemente menor que a do crescimento padrão.

Tabela 3. Valores dos coeficientes de proporcionalidade (b), alometria (α) e de determinação (R^2) das curvas de crescimento do comprimento das nadadeiras em relação ao comprimento do corpo, nas espécies analisadas. Em cinza, são destacados os coeficientes de alometria que indicam crescimento isométrico.

Espécie	Nadadeiras peitorais			Nadadeiras pélvicas		
	b	α	R^2	b	α	R^2
<i>T. immaculatus</i>	0,17	0,97	0,95	0,10	1,00	0,95
<i>T. paolence</i>	0,28	0,83	0,98	0,21	0,82	0,97
<i>T. brasiliensis</i>	0,25	0,84	0,97	0,12	0,93	0,96
<i>I. amazonicus</i>	0,38	0,65	0,86	0,14	0,84	0,94
<i>I. ina</i>	0,11	1,01	0,98	0,11	0,92	0,98
<i>I. proops</i>	0,17	0,90	0,89	0,12	0,91	0,85
<i>Ituglanis</i> sp. 3	0,22	0,84	0,87	0,11	0,92	0,91
<i>Ituglanis</i> sp. 1	0,13	0,99	0,91	0,06	1,05	0,91
<i>I. mambai</i>	0,14	0,99	0,99	0,07	1,05	0,98
<i>Ituglanis</i> sp. 2	0,18	0,93	0,98	0,11	0,94	0,96
<i>I. bambui</i>	0,24	0,84	0,94	0,09	0,95	0,91
<i>I. passensis</i>	0,22	0,86	0,96	0,11	0,91	0,92
<i>I. ramiroi</i>	0,29	0,78	0,98	0,11	0,92	0,98

Por se tratar de uma estrutura que apresenta crescimento alométrico, a comparação entre as espécies é feita através da comparação das curvas de crescimento do diâmetro orbital em relação ao comprimento da cabeça. As figuras 26 e 27 apresentam as curvas para as nadadeiras peitorais e pélvicas, respectivamente. Em ambos os gráficos, observamos certa sobreposição das curvas, o que mostra que as espécies apresentam nadadeiras peitorais e pélvicas de tamanhos similares.

Em relação às nadadeiras peitorais, observa-se que as linhas de tendência das espécies de *Trichomycterus* aparecem em uma posição mais superior no gráfico que as das espécies epígeas de *Ituglanis*, mostrando que estas últimas apresentam nadadeiras peitorais menores que as de *Trichomycterus*. As espécies subterrâneas, no entanto, aparecem acima das epígeas, mostrando que nas subterrâneas, as nadadeiras peitorais são mais longas que nas suas congêneres epígeas. Dentre as subterrâneas, as de Mambaí e Posse são as que apresentam as nadadeiras peitorais mais longas.

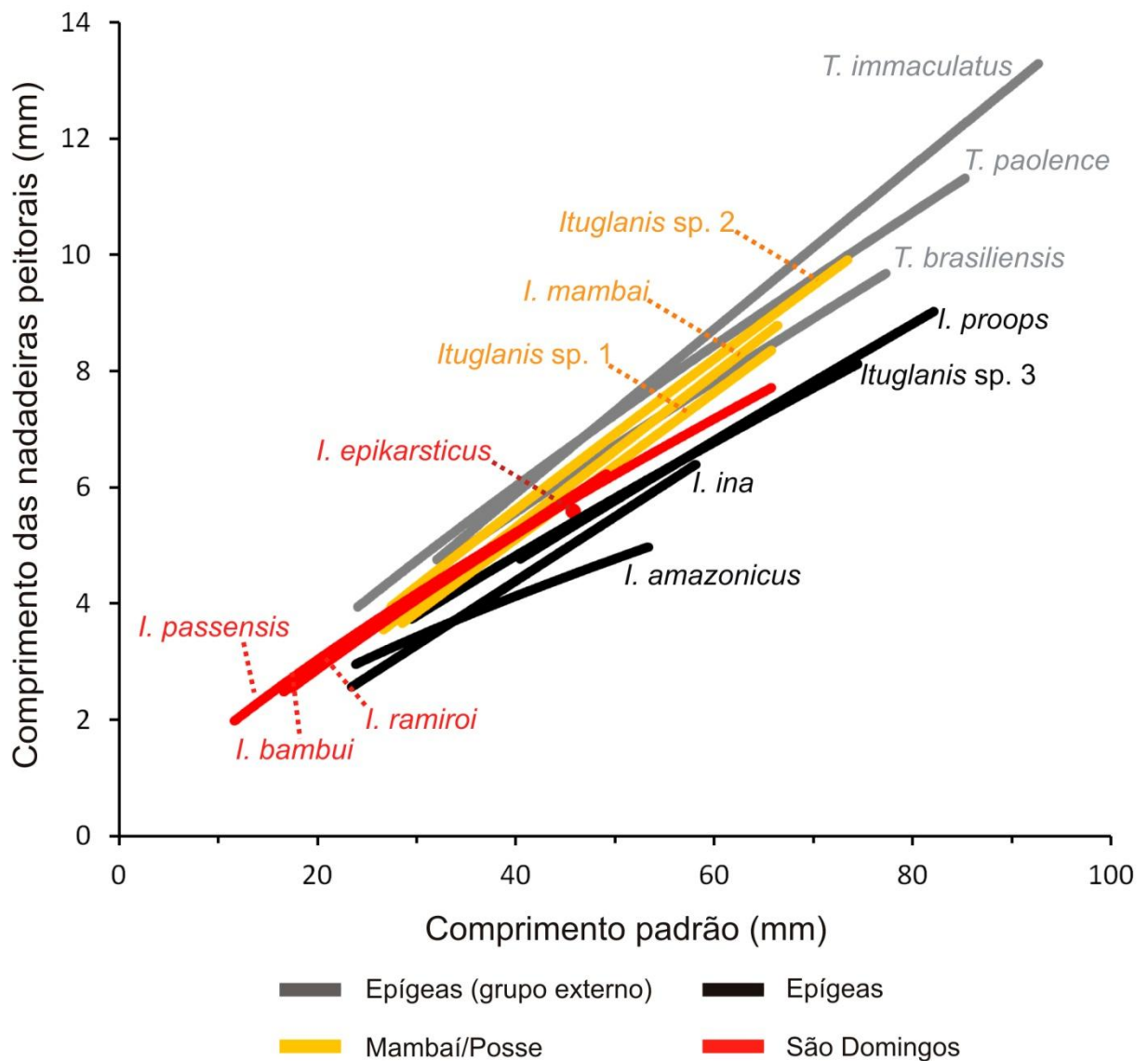


Figura 26. Curvas de alometria do comprimento das nadadeiras peitorais (em milímetros) em função dos comprimentos-padrão (em milímetros).

Já em relação às nadadeiras pélvicas, observa-se uma separação clara apenas entre as espécies de *Trichomycterus* e *Ituglanis*, mostrando que, como para as peitorais, as nadadeiras pélvicas de *Ituglanis* são mais curtas que as de *Trichomycterus*. As linhas de tendência das espécies subterrâneas e epígeas de *Ituglanis*, por sua vez, aparecem bastante sobrepostas, o que mostra não haver diferença clara no comprimento das nadadeiras pélvicas entre os dois grupos de espécies. A única espécie que apresenta um comprimento maior das nadadeiras pélvicas é a subterrânea *Ituglanis* sp. 2, mas mesmo nesse caso, a diferença é muito pequena.

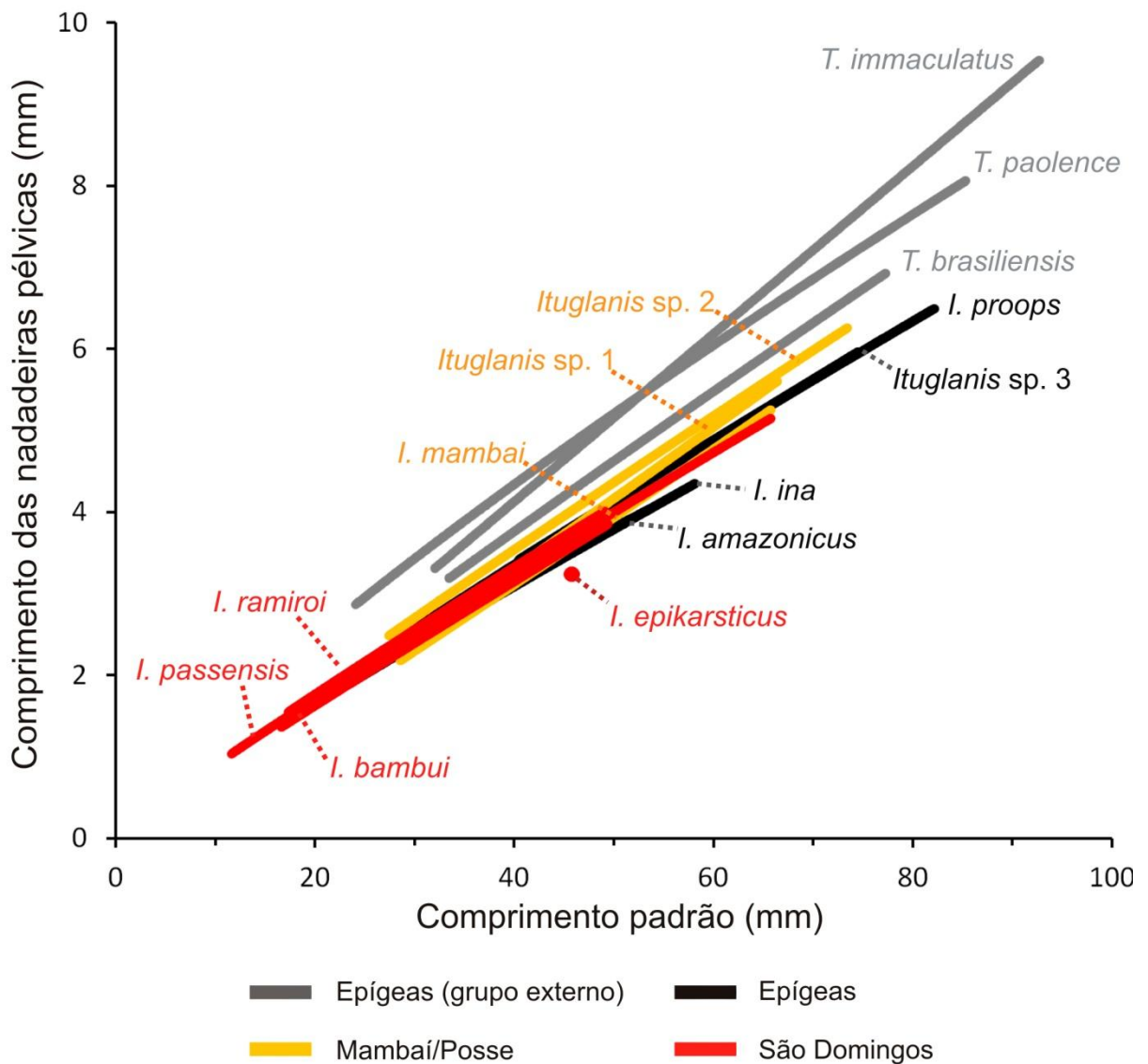


Figura 27. Curvas de alometria do comprimento das nadadeiras pélvicas (em milímetros) em função dos comprimentos-padrão (em milímetros).

Em seguida, analisamos o número de raios nas nadadeiras peitorais e pélvicas e comparamos entre as espécies de *Ituglanis*. Em relação às nadadeiras pélvicas, não observamos diferença na contagem de raios entre as espécies, todas elas apresentando cinco raios, sendo o primeiro sempre, e o último na maioria dos exemplares de todas as espécies, não-ramificado (*i. e.*, I4 ou I3I raios). Essa contagem de raios é comum em *Ituglanis*, sendo que algumas poucas espécies apresentam contagens menores: em *I. ina*, I3 ou I3I (WOSIACKI; DUTRA; MENDONÇA, 2012); em *I. cahyensis*, I3 (SARMENTO-SOARES *et al.*, 2006); e em *I. parahybae*, I3, em alguns casos o quinto raio ramificado está presente mas é vestigial (I3i), e em alguns espécimes a nadadeira pélvica está ausente (COSTA; BOCKMANN, 1993; DE PINNA; KEITH, 2003; SARMENTO-SOARES *et al.*, 2006).

Observamos variabilidade na condição dos raios (*i. e.*, ramificados ou não) nas nadadeiras pélvicas em alguns exemplares da maioria das espécies, mas nelas, apenas um ou outro espécime apresentava uma contagem diferente de I3I ou I4. Nas espécies subterrâneas *Ituglanis* sp. 1 e *I. ramiroi*, no entanto, a variabilidade é muito alta, sendo que vários exemplares apresentam nadadeiras com condições distintas (Tab. 4). Na maioria dos casos, tais modificações sugerem redução da nadadeira, a qual apresenta ou menos que 5 raios, ou raios que deveriam ser ramificados e não se ramificam. Em dois exemplares de *I. ramiroi*, no entanto, a nadadeira pélvica apresentava um raio não-ramificado a mais (*i. e.*, I4I). Além disso, apenas nessa espécie observamos exemplares nos quais a nadadeira pélvica de um dos lados estava ausente.

Tabela 4. Número e condição dos raios da nadadeira pélvica nas espécies subterrâneas *Ituglanis* sp. 1 e *I. ramiroi*, e número de ocorrência de cada condição, representado pelo número de espécimes com aquela condição de cada lado do corpo.

Número total de raios	Condição dos raios	Número de ocorrências			
		<i>Ituglanis</i> sp. 1		<i>I. ramiroi</i>	
		Lado esquerdo	Lado direito	Lado esquerdo	Lado direito
ausente	ausente	-	-	1	2
	I1i	-	-	1	-
3 raios	2i	-	-	-	1
	I2i	1	1	-	-
4 raios	I2I	-	1	1	-
	I3	2	2	-	1
	V	1	-	1	-
5 raios	III II	-	-	-	1
	I2II	2	2	1	-
	II2I	-	1	-	-
	I3I	20	20	12	8
	I4	6	5	6	8
6 raios	I4I	-	-	-	2

Em relação às nadadeiras peitorais, observamos uma grande variabilidade na contagem de raios, como esperado, visto que o número de raios nas nadadeiras peitorais varia bastante entre as espécies de *Ituglanis*, sendo inclusive muito utilizado para separar espécies (e.g., Lima, Neves e Campos-Paiva, 2013; Datovo e de Pinna, 2014). Os gráficos da Figura 28 mostram os resultados das contagens para a espécie epígea *Ituglanis* sp. 3, para as subterrâneas de Mambaí e Posse, e para três das subterrâneas de São Domingos, *I. bambui*, *I. passensis* e *I. ramiroi*. O gráfico de *Ituglanis* sp. 3 foi dividido em dois, um para os lotes do Rio das Almas (*Ituglanis* sp. 3 “Al”) e outro para os demais lotes (*Ituglanis* sp. 3*), uma vez que observamos diferença na contagem de raios das nadadeiras entre os exemplares dessas localidades.

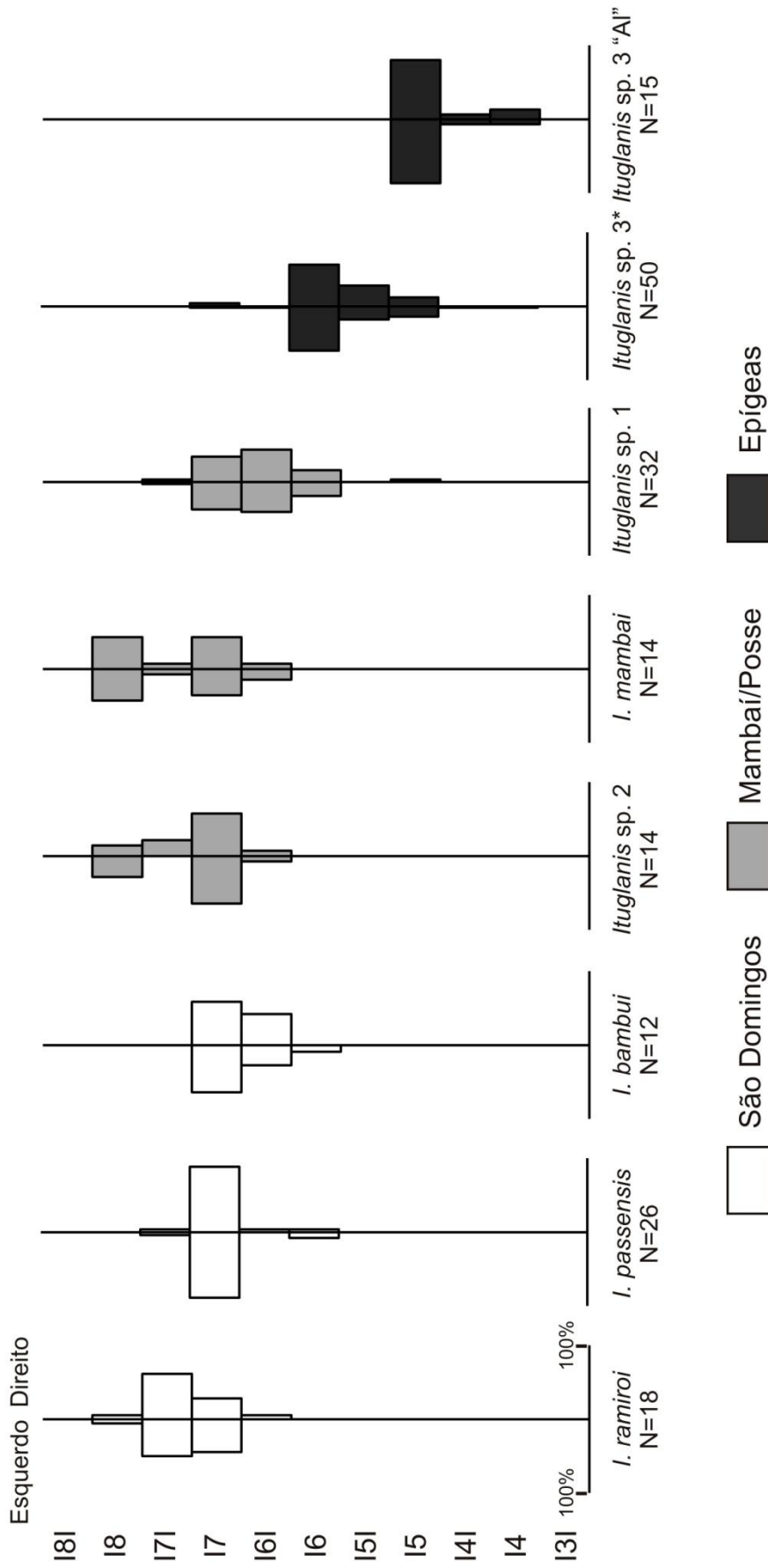


Figura 28. Frequência (porcentagem do número de espécimes analisados) das contagens de raios das nadadeiras peitorais para as espécies de *Ituglanis* analisadas. Os números no eixo vertical se referem à contagem de raios ramificados (números romanos) e não-ramificados (números arábicos) de cada lado do espécime. N= número de espécimes analisados. "A1": lotes de *Ituglanis* sp. 3 do Rio das Almas.

Como pode ser visto no gráfico, as espécies subterrâneas de *Ituglanis* apresentam contagens de raios das peitorais mais altas que a de *Ituglanis* sp. 3. Enquanto os espécimes do Rio das Almas apresentam no máximo 6 raios, e os demais lotes dessa espécie, 7, todas as espécies subterrâneas apresentam na maioria dos exemplares 8 ou mais raios. Em *Ituglanis* sp. n. 1, a maioria dos espécimes apresentam I6I ou I7, enquanto que nas demais espécies (inclusive o único exemplar analisado de *I. epikarsticus*), a maioria tem I7, e em *I. ramiroi* a maioria tem I7 ou I7I. Em *I. ramiroi*, *Ituglanis* sp. 2 e *I. mambai*, alguns espécimes chegam a apresentar I8 raios, sendo essa contagem bastante comum na última espécie. As contagens das espécies subterrâneas de *Ituglanis* são as mais altas observadas no gênero, uma vez que as demais espécies apresentam no máximo 7 raios (I6; LIMA; NEVES; CAMPOS-PAIVA 2013; DATOVO; DE PINNA, 2014).

A redução das nadadeiras pélvicas observada nas espécies *Ituglanis* sp. 1 e *I. ramiroi* merece destaque. As espécies das subfamílias mais basais de Trichomycteridae, Copionodontinae e Trichogeninae, apresentam mais que 6 raios nas nadadeiras pélvicas, condição que é considerada plesiomórfica para a família (DE PINNA, 1992). As demais espécies do denominado clado “C” de Trichomycteridae, que inclui a subfamília Trichomycterinae, apresentam uma redução desse caráter para cinco ou menos raios na pélvica, condição bastante derivada em relação aos Loricarioidei e aos Siluriformes em geral (DE PINNA, 1992, 1998).

Dentro do clado “C”, a perda da nadadeira pélvica é bastante comum, tendo ocorrido em diversas linhagens: na subfamília Trichomycterinae, em *Trichomycterus candidus*, *T. catamarcensis*, *T. tropeiro* e *T. anhangá*, em *Eremophilus mutisii* e em quatro espécies de *Silvinichthys* inclusive a freática *Silvinichthys bortayro*; na subfamília Glanapteryginae, no gênero *Listrura*, *Pygidianops* e *Typhlobelus*; e na subfamília Tridentinae, em *Miuroglanis platycephalus* (DE PINNA, 1989; FERNÁNDEZ; VARI, 2000; DE PINNA; WOSIACKI, 2002; BARBOSA; COSTA, 2003; FERNÁNDEZ; DE PINNA, 2005; VILLA-VERDE; COSTA, 2006; FERRER; MALABARBA, 2011; DUTRA, WOSIACKI; DE PINNA, 2012; DE PINNA; ZUANON, 2013; VILLA-VERDE; FERRER; MALABARBA, 2013; FERNÁNDEZ *et al.*, 2014). Além dessas espécies nas quais a nadadeira foi completamente perdida, em *Glanapteryx*, em *I. parahybae* e na espécie subterrânea *T. itacarambiensis*, ocorre redução ou ausência da nadadeira pélvica em alguns indivíduos, e também deve-se aqui incluir as duas espécies subterrâneas analisadas neste trabalho, *I. ramiroi* e *Ituglanis* sp. 1. Todas essas ocorrências, mais parcimoniosamente compreendidas como homoplasias, sugerem um padrão recorrente para a família como um todo (FERNÁNDEZ *et al.*, 2014).

Myers (1944) foi possivelmente o primeiro autor a relacionar a tendência à redução das nadadeiras pélvicas em Trichomycteridae com seu hábito de enterrar-se, bem como com o alongamento em geral do corpo nas espécies desse grupo. Adriaens e colaboradores (2002) também discutem essa relação, argumentando que provavelmente o alongamento antecede a redução dos apêndices pares, e que ambas as modificações estariam relacionadas a um modo de vida fossorial, tanto em outros grupos de peixes (*e. g.*, Clariidae) quanto em outros grupos de vertebrados (ADRIAENS; VERRAES; TAVERNE, 2010). Isso justificaria o grande número de eventos independentes de perda das nadadeiras pélvicas nas espécies do clado “C” de Trichomycteridae, que apresentam um modo de vida mais fossorial.

Quanto a perda da nadadeira pélvica estar relacionada ao modo de vida subterrâneo, é importante destacar que essa condição foi reportada para pelo menos quatro espécies subterrâneas de Trichomycteridae: *Silvinichthys bortayro*, *T. itaracambiensis*, *I. ramiroi* e *Ituglanis* sp. 1. Nas espécies de Amblyopsidae as nadadeiras pélvicas estão ausentes, exceto em *Amblyopsis spelaea*, na qual são rudimentares (NIEMILLER; POULSON, 2010). Em *Phreatobius cisternarum* e *Phreatobius dracunculus*, Muriel-Cunha e de Pinna (2005) e Shibatta, Muriel-Cunha e de Pinna (2007) reportam uma certa variabilidade intraespecífica na estrutura e contagem de raios da nadadeira pélvica, bem como assimetrias. *Trogloglanis pattersoni* apresenta uma contagem de raios da pélvica considerada baixa dentro de Ictaluridae, mas Lundberg (1982) considera essa característica uma simplesiomorfia, e não uma característica derivada possivelmente relacionada ao modo de vida subterrâneo dessa espécie; ademais, a também subterrânea *Satan eurystomus* apresenta uma contagem alta de raios para o grupo, 10 (LUNDBERG, 1982).

Em relação à nadadeira peitoral, uma tendência inversa, de maior desenvolvimento, é observada. Weber (2000) cita *Triplophysa xiangxiensis* (Cypriniformes: Nemacheilidae), que apresenta nadadeiras peitorais extremamente alongadas, como exemplo de uma tendência a alongamento dos apêndices em peixes subterrâneos. Outras duas espécies também encontradas em cavernas, *T. longipectoralis* e *Cryptotora thamicola*, apresentam nadadeiras peitorais alongadas (ZHENG *et al.*, 2009; KOTTELAT, 1998). No caso dessas espécies, as nadadeiras são utilizadas para auxiliar os indivíduos a se fixarem no substrato quando sob fortes correntezas (TRAJANO *et al.*, 2002). Em *Synocyclocheilus*, as espécies subterrâneas apresentam nadadeiras mais longas que as epígeas, e também mais estreitas (MA; ZHAO, 2012). Nesse caso, porém, os autores sugerem que essa modificação esteja relacionada com uma maior manobrabilidade e equilíbrio. Quanto às demais espécies, poucas vezes essa característica foi investigada.

Nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, como observado, as nadadeiras são mais longas e apresentam mais raios do que nas epígeas, sendo as contagens de raios das nadadeiras as mais altas do gênero. Dentre as espécies subterrâneas de *Trichomycterus*, três delas apresentam as contagens de raios mais altas registradas para o gênero: *T. sketi*, *T. dali* e *T. rubbioli* (CASTELLANOS-MORALES, 2010; RIZZATO *et al.*, 2011; BICHUETTE; RIZZATO, 2012). Por outro lado, a subterrânea *Glaphyropoma spinosum* não apresenta diferenças no número de raios em relação à epígea *G. spinosum* (BICHUETTE; DE PINNA; TRAJANO, 2008), e em *Silvinichthys bortayro*, as nadadeiras peitorais apresentam menos raios que nas congêneres, e a redução do número de raios é considerada uma condição derivada compartilhada com seu grupo-irmão, *S. huaichi* (FERNÁNDEZ; DE PINNA, 2005; FERNÁNDEZ *et al.*, 2014).

É muito difícil estabelecer uma relação entre o aumento das nadadeiras peitorais e o modo de vida subterrâneo. A questão da manobrabilidade e equilíbrio, sugerida por Ma e Zhao (2012), embora plausível, aparentemente não tem relação necessariamente com o modo de vida subterrâneo. Quanto às nadadeiras serem utilizadas para auxiliar na fixação no substrato em águas turbulentas e correntosas, isso é plausível no caso de peixes que vivem em ambientes subterrâneos sujeitos a enchentes periódicas, principalmente na época das cheias, mas não explicaria no caso de espécies como *I. bambui*, *I. epikarsticus*, *I. ramiroi*, que vivem em ambientes de água lenta (BICHUETTE; TRAJANO, 2002, 2004). A maior exploração da coluna d'água, observada nessas espécies, pode explicar em parte o incremento no tamanho das nadadeiras (BICHUETTE, 2003).

Outra possível razão para o alongamento das nadadeiras peitorais, e principalmente para o maior número de raios, pode ser como um mecanismo de compensação sensorial. Ao longo das dissecções, observamos que as nadadeiras peitorais apresentam uma série de estruturas sensoriais não-identificadas, muito semelhantes às estruturas encontradas na parte ventral da cabeça (provavelmente papilas gustativas). Essas estruturas sensoriais se distribuem principalmente sobre os raios, especialmente na margem anterior do primeiro raio, que nessas espécies costuma ser bastante alongado (Fig. 29). É possível que o alongamento das nadadeiras, e o aumento do número de raios, resulte numa maior área para distribuição dessas estruturas, aumentando a sensibilidade dessas espécies, uma hipótese muito interessante que merece ser melhor investigada.

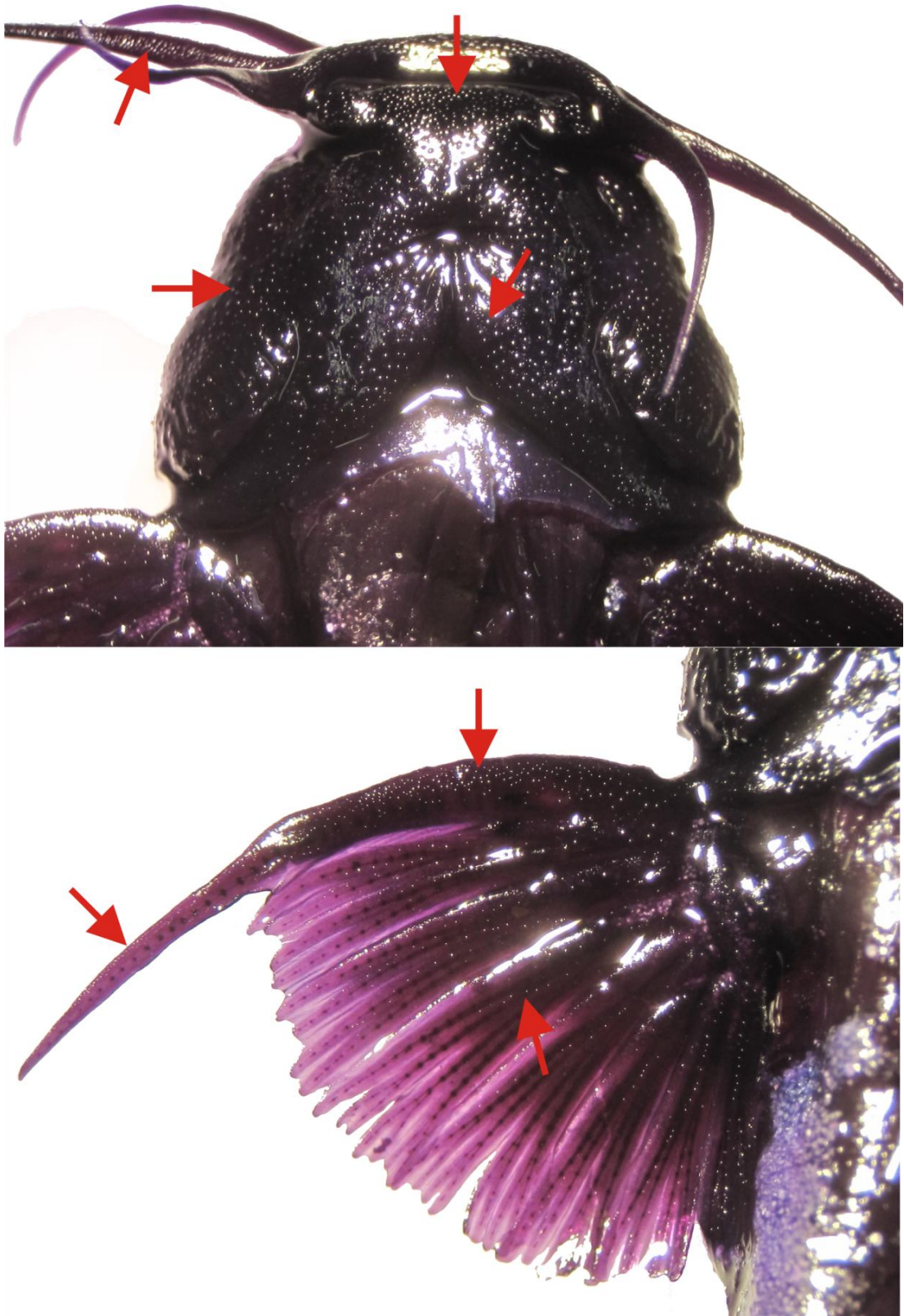


Figura 29. Estruturas sensoriais não-identificadas (provavelmente todas, ou a maioria delas, papilas gustativas) distribuídas nas regiões laterais e ventral da cabeça, nos lábios e nos barbilhões. As mesmas estruturas são observadas nas nadadeiras peitorais, distribuídas principalmente sobre os raios e nas margens anteriores do primeiro raio alongado. *Ituglanis passensis*, LESCI-00008, A001846, 60,1 mm SL. Fotos: P. P. Rizzato©.

3.4 Padrões de pigmentação

O padrão de pigmentação de um animal é de grande importância ecológica e comportamental, estando envolvido no reconhecimento inter- e intraespecífico, camuflagem, mimetismo, comunicação, dentre outros, além de oferecer proteção contra a radiação UV (PARCHY, 2006). A perda da pigmentação é uma das características mais conspícuas das espécies subterrâneas, tendo ocorrido em vários táxons, sem correlação filogenética (VANDEL, 1964; LANGECKER, 2000; ROMERO, 2009; CHRISTIANSEN, 2012). No entanto, conforme observado por Grepel (2011), poucos estudos têm sido feitos com esse caráter, os quais são geralmente restritos a uns poucos grupos-modelo.

Analizamos a pigmentação das espécies, observando indivíduos em vida e fixados. Uma vez que muitos dos exemplares haviam sido coletados a muito tempo, de forma que a pigmentação já tinha se apagado bastante, não foi possível analisar o número e densidade dos cromatóforos. Portanto, limitamo-nos a descrever o padrão de pigmentação geral observado nos espécimes, e a analisar a forma dos cromatóforos ainda visíveis nas diferentes espécies.

As espécies epígeas de *Ituglanis* apresentam diferentes padrões de pigmentação, que consistem basicamente de manchas arredondadas de diferentes tamanhos (*e. g.*, *I. amazonicus*, *I. proops*, *I. macunaima*, *I. agreste*, *I. paraguassuensis*) faixas ou listras longitudinais (*I. parahybae*, *I. cahyensis*, *I. australis*, *Ituglanis* sp. 3), ou uma pigmentação homogênea (*I. parkoi*, *I. ina*). Todas as espécies, no entanto, apresentam uma pigmentação bem definida, sem registro de dimorfismo sexual e aparentemente estável ao longo da ontogenia.

Dentre as espécies subterrâneas, as que apresentam a pigmentação mais desenvolvida são as de Mambá e Posse. Nessas espécies, a pigmentação é nítida, tanto em espécimes em vida (em campo e em cativeiro) quanto nos fixados, dando aos espécimes um aspecto escurecido. Nas de São Domingos, a pigmentação já é bastante reduzida, de forma que os indivíduos apresentam um aspecto pálido, amarelado ou esbranquiçado, e em alguns espécimes róseo.

A subterrânea *Ituglanis* sp. 2 é a que apresenta a pigmentação mais desenvolvida e mais estável. Nessa espécie, a pigmentação consiste de manchas irregulares de tamanhos variáveis, mas que geralmente se concentram e coalescem em uma faixa longitudinal na lateral do corpo, sob um fundo amarronzado ou amarelado, gradualmente mais claro na região ventral. Todos os espécimes apresentavam as manchas e a faixa bem nítida, variando apenas no grau de coalescimento das manchas. Essa pigmentação é bastante estável ontogeneticamente.

Em *Ituglanis* sp. 1, existe uma grande variabilidade na pigmentação (Fig. 30). A coloração de fundo pode ser amarelada, amarronzada ou acinzentada, e o padrão de manchas é

muito variável. Alguns espécimes apresentam manchas bem definidas de diferentes tamanhos, variando de bem escuras a mais claras, dependendo da densidade de cromatóforos. Em alguns deles, as manchas se distribuem de forma alinhada, podendo coalescer em faixas longitudinais. Em outros, a pigmentação não se arranja em manchas, mas distribui-se de forma irregular a quase homogênea, dando a impressão de uma pigmentação uniforme, que pode ser mais clara ou mais escura dependendo da densidade de cromatóforos. Não existe relação entre as diferenças observadas na pigmentação com o tamanho dos espécimes, sugerindo que não se trata de uma diferença ontogenética.

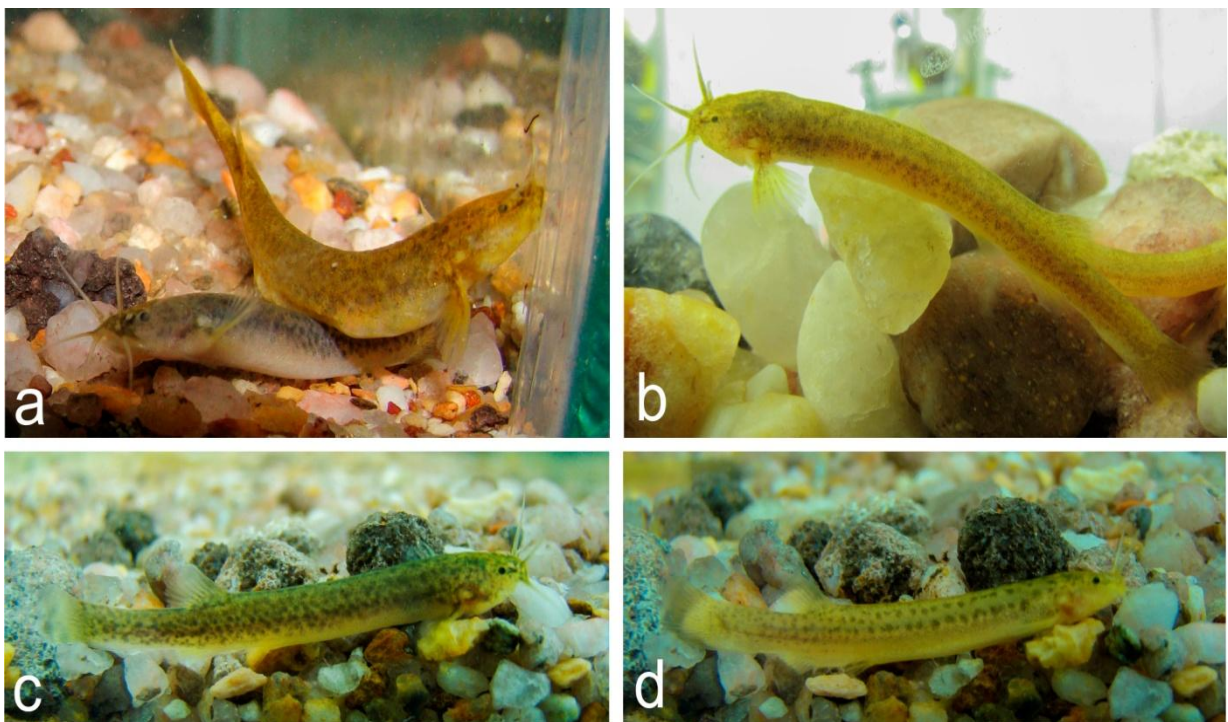


Figura 30. Indivíduos de *Ituglanis* sp. 1 mantidos vivos em laboratório. A coloração nessa espécie varia de amarelado-amarronzado a acinzentado (a), com indivíduos apresentando pigmentação homogênea sem manchas definidas (b), ou com manchas definidas escuras distribuídas irregularmente (c), até indivíduos com manchas escuras e bem definidas que se alinham longitudinalmente (d), podendo coalescer em faixas longitudinais (veja por exemplo o espécime da Figura 14). Fotos: P. P. Rizzato©.

Em *I. mambai*, a pigmentação aparenta ser mais reduzida, corroborando as observações de Bichuette & Trajano (2008). Em nenhum dos espécimes analisados há qualquer evidência de padrões de pigmentação, quer seja em manchas ou em faixas longitudinais. Todos os espécimes apresentam a pigmentação distribuída homogênea, mais concentrada na região dorsal e gradualmente menos densa em direção ao ventre, sob um fundo amarelado ou, mais comumente, amarronzado. De forma geral, os espécimes aparentam possuir uma pigmentação uniforme. Essa pigmentação é também bastante estável ontogeneticamente.

Em *I. bambui*, os espécimes observados em campo apresentavam a pigmentação bastante reduzida, com uma coloração clara, amarelada ou, mais comumente, esbranquiçada, e apenas algumas pequenas manchas amarronzadas nas regiões dorsal e laterais do corpo, corroborando a descrição de Bichuette & Trajano (2004). A região dorsal da cabeça é levemente mais escura que o resto do corpo. Quando criados em laboratório e expostos à luz, os indivíduos escurecem em um tempo mais curto que as demais espécies de São Domingos (Fig. 31). Nesse caso, o dorso e os flancos se tornam bem mais escuros, com manchas mais nítidas que tendem a coalescer em faixas longitudinais. A intensidade de escurecimento dos indivíduos varia, sendo que alguns escurecem bem menos.



Figura 31. Indivíduos de *I. bambui* mantidos vivos em laboratório. Após exposição a luz, os indivíduos escureceram, adquirindo uma coloração bem mais escura. Em alguns espécimes, as manchas tendem a coalescer, formando faixas longitudinais (foto da direita). Fotos: P. P. Rizzato©.

Em *I. passensis*, a coloração varia entre esbranquiçado, amarelo pálido e cinza-claro, com apenas alguns cromatóforos espalhados, restritos à região dorsal do corpo, conforme as observações de Fernández & Bichuette (2002). Quando mantidos em cativeiro (Fig. 32), os indivíduos escurecem bem menos que *I. bambui*, e também em um tempo muito maior, sendo que alguns indivíduos quase não escurecem. Naqueles em que ocorre um leve escurecimento, este se dá principalmente na região mais dorsal do corpo, com manchas pequenas também alinhadas e que tendem a coalescer em faixas longitudinais.



Figura 32. Indivíduos de *I. passensis* mantidos vivos em laboratório. Após exposição à luz, alguns indivíduos quase não escurecem, e naqueles que escurecem, a pigmentação forma faixas longitudinais no corpo. Fotos: P. P. Rizzato©.

Em *I. ramiroi*, a coloração varia entre amarelo-pálido e esbranquiçado, com poucos cromatóforos espalhados no dorso e flancos, de acordo com a descrição de Bichuette & Trajano (2004). Os indivíduos mantidos em cativeiro desde 2008 quase não escureceram (Fig. 33), apresentando apenas uma concentração ligeiramente maior de cromatóforos na região dorsal do corpo e da cabeça.



Figura 33. Indivíduos de *I. ramiroi* mantidos vivos em laboratório. Após exposição à luz, os indivíduos quase não escureceram, mantendo a coloração do corpo homogeneamente clara. Fotos: P. P. Rizzato©.

Em *I. epikarsticus*, a coloração varia de amarelo pálido a esbranquiçado, conforme observado por Bichuette & Trajano (2004). Muito poucos cromatóforos estão presentes, distribuídos nas regiões dorsais e laterais do corpo. Quando mantidos em cativeiro (Fig. 34), os indivíduos passam a apresentar manchas escuras grandes e bem definidas, distribuídas apenas na região dorsal do corpo e que tendem a se alinhar longitudinalmente, mas sem coalescer.



Figura 34. Indivíduos de *I. epikarsticus* mantidos vivos em laboratório. Após exposição à luz, os indivíduos adquirem manchas escuras bem definidas na região dorsal do corpo, que se tendem a se distribuir de forma alinhada longitudinalmente (foto da direita), mas sem coalescer. Fotos: P. P. Rizzato©.

Analisamos também a forma das células pigmentares (cromatóforos) nas diferentes espécies. A análise foi feita em um fragmento da região laterodorsal direita da cabeça dos exemplares (Fig. 35a). Observamos que nos exemplares das espécies epígeas, os cromatóforos estão presentes em maior quantidade, sendo que suas formas são bem definidas, arredondadas, com grande agregação de pigmento no cromatóforo (Fig. 35b). Nas espécies subterrâneas de Mam-

baí e Posse, por exemplo, *Ituglanis* sp. 1, os cromatóforos são também bastante numerosos, mas apresentam-se com formas estreladas, com as margens ramificadas pouco definidas e menor agregação do pigmento (Fig. 35c). Em *I. ramiroi*, e nas demais espécies de São Domingos, os cromatóforos são bem menos numerosos, e suas formas ainda mais irregulares, com menor agregação do pigmento (Fig. 35d).

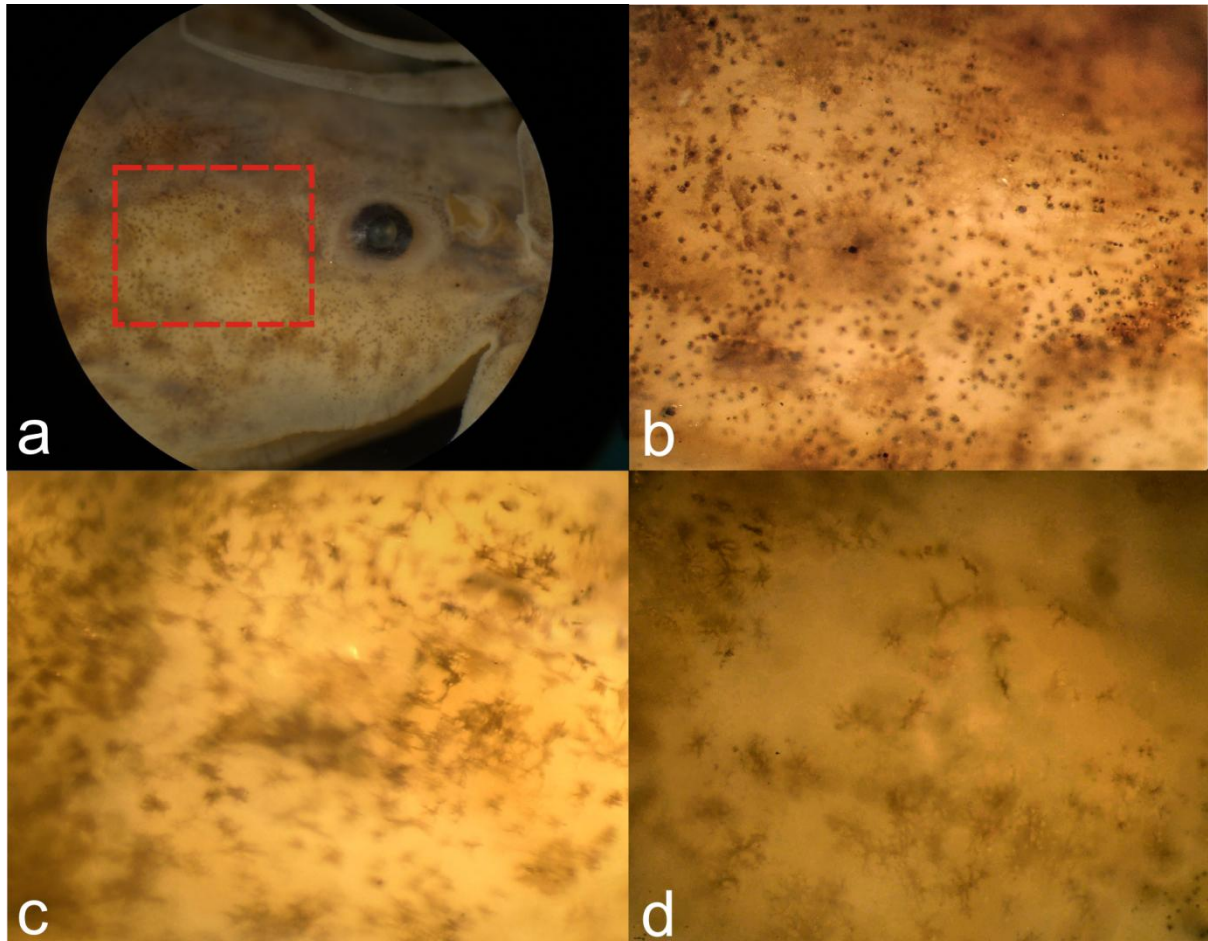


Figura 35. Comparação do grau de agregação dos cromatóforos das espécies epígeas e subterrâneas. a: vista laterodorsal direita da cabeça de *Ituglanis* sp. 3 (UFRGS11237,A), mostrando a área (retângulo vermelho, $1\text{cm} \times 1\text{cm}^2$) onde foram analisados os cromatóforos. b: *Ituglanis* sp. 3 “Ar” (mesmo espécime) c = *Ituglanis* sp. 1 (LESCI00257,E). d = *I. ramiroi* (LESCI00214,A). Fotos: P. P. Rizzato©.

Analisamos ainda a forma dos cromatóforos em um espécime recém-fixado de *I. ramiroi* que foi mantido vivo em laboratório por 11 anos, tendo sido exposto à luz por curtos períodos de tempo durante esses anos. Após a exposição à luz, observamos certo escurecimento do espécime, conforme foi relatado acima. O espécime morreu naturalmente e, após ser fixado, retiramos fotografias da mesma região da cabeça, uma vez que os cromatóforos ainda estavam bastante visíveis. Observamos que, nesse espécime, estavam presentes os dois tipos de cromatóforos, os de forma arredondada com grande agregação de pigmento (Fig. 36a), e os de

formas irregulares, com menor agregação de pigmento (Fig. 36b). Uma vez que nos espécimes fixados em campo não observamos a presença do primeiro tipo de cromatóforo (compare com a Fig. 35d), podemos assumir que esse tipo de cromatóforo surgiu enquanto o espécime estava sendo mantido vivo no aquário, após exposição à luz.

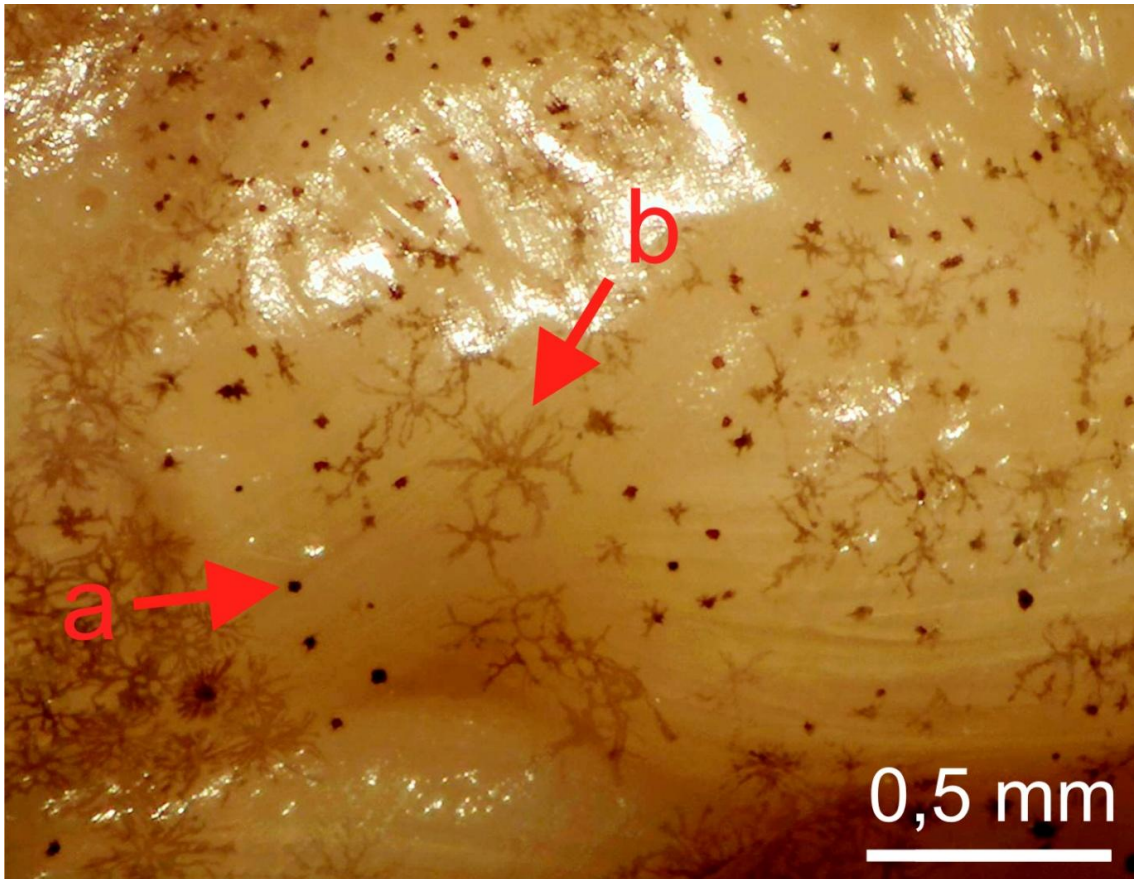


Figura 36. Região laterodorsal direita da cabeça de um espécime recém-fixado de *Ituglanis ramiroi* (LESCI-00188, A), mantido vivo em laboratório por 11 anos, mostrando a presença de dois tipos de cromatóforos: de forma arredondada com bordas bem definidas (a); e de forma estrelada, com bordas irregulares (b). Foto: P. P. Rizzato©.

Bichuette e Trajano (2004) apresentam contagens dos cromatóforos nas quatro espécies subterrâneas de *Ituglanis* de São Domingos, mostrando que a espécie com maior número de cromatóforos era *I. bambui* (6-19,5 por mm^2), seguida de *I. ramiroi* e *I. passensis* (9-12 e 8-11, respectivamente) e, por fim, *I. epikarsticus* (6-7,5). Embora não tenhamos feito as mesmas contagens nas espécies subterrâneas de Mambai e Posse, aparentemente elas apresentam ainda mais cromatóforos por mm^2 do que *I. bambui*.

Observamos, portanto, uma tendência nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, das menos às mais troglomórficas, de redução no número e densidade de cromatóforos, de redução da capacidade de recuperar rapidamente a pigmentação após expostos à luz (as mais troglomórfi-

cas levando mais tempo para readquirirem pigmentação, e readquirindo menos), e de desagregação dos cromatóforos, que se tornam mais irregulares e com o pigmento menos agregado no cromatóforo. Além disso, algumas espécies parecem perder o padrão de pigmentação (*i. e.*, a formação de manchas ou faixas), como *Ituglanis* sp. n. 1, *I. mambai* e *I. ramiroi*, enquanto outras continuam apresentando esses padrões quando readquirem a pigmentação em laboratório, como *I. bambui*, *I. passensis* e *I. epikarsticus*.

Os principais estudos envolvendo os mecanismos de redução da pigmentação em peixes subterrâneos são: os de Poulson (1960; 1963; 1985; sumarizados em Niemiller e Poulson, 2010), com Amblyopsidae; os de Wilkens (1988) e Jeffery e Strickler (2010) com *Astyanax mexicanus*; o de Felice, Visconti e Trajano (2008), com várias espécies subterrâneas brasileiras; e o de Grempele (2011), com as espécies subterrâneas do gênero *Pimelodella*. Esses estudos têm demonstrado que existem dois tipos de mecanismos envolvidos na redução a perda da pigmentação em peixes subterrâneos (FELICE; VISCONTI; TRAJANO, 2008; JEFFERY; STRICKLER, 2010). O primeiro mecanismo, de natureza fisiológica, consiste na perda da habilidade de sintetizar melanina, tendo sido reportado em algumas populações subterrâneas de *Astyanax*, em parte da população de *T. itaracambiensis* e em *Rhamdiopsis* sp. de Campo Formoso (FELICE; VISCONTI; TRAJANO, 2008; JEFFERY; STRICKLER, 2010; TRAJANO; BICHUETTE, 2010). Por outro lado, a redução da pigmentação pode ser devida a um mecanismo morfológico, que consiste na redução da densidade e em alguns casos no tamanho das células pigmentares, sendo que nesse caso geralmente existe uma variação nos indivíduos, desde aqueles mais escuros, até os mais claros (FELICE; VISCONTI; TRAJANO, 2008; JEFFERY; STRICKLER, 2010; TRAJANO; BICHUETTE, 2010). Em algumas espécies, ambos os mecanismos podem estar presentes (*e. g.*, *T. itacaramabiensis*, FELICE; VISCONTI; TRAJANO, 2008).

Em todas as espécies subterrâneas de *Ituglanis*, os indivíduos são capazes de sintetizar melanina, e pelo menos algumas células pigmentares estão presentes. Portanto, o mecanismo relacionado à redução da pigmentação nessas espécies é provavelmente de natureza morfológica, e estaria relacionado com a redução do número de células pigmentares. Observamos ainda que nas espécies mais troglomórficas, esse processo é mais desenvolvido, de forma que elas apresentam um número menor de células pigmentares. A redução do número de células pigmentares foi observada também para as populações subterrâneas de *Astyanax* (WILKENS, 1988), e para as espécies subterrâneas de *Pimelodella* (GREMPELE, 2011).

Nas espécies subterrâneas de Amblyopsidae, Poulson (1960, 1963, 1985) observou não só a redução do número e densidade de células pigmentares, bem como uma tendência a uma

maior proporção de células com formar irregulares (estreladas) nas espécies mais troglomórficas (NIEMILLER; POULSON, 2010: Fig. 7), assim como observamos para as espécies subterrâneas de *Ituglanis*. Outra hipótese interessante apresentada por Niemiller e Poulson (2010) é de que a intensidade de luz afetaria o número, densidade e grau de agregação de pigmento nas células pigmentares dos indivíduos ontogeneticamente. A observação de que o indivíduo de *I. ramiroi* mantido em laboratório, após exposição à luz, apresentou células pigmentares com maior agregação de pigmento, sugere que de fato a exposição à luz tem influência na expressão das células pigmentares.

A redução da pigmentação melânica, portanto, está claramente relacionada ao modo e vida subterrâneo das espécies de *Ituglanis*, tendo ocorrido apenas nessas espécies dentre do gênero, e sendo mais acentuada nas espécies mais troglomórficas, as de São Domingos. É importante notar que a redução da pigmentação não é uma característica exclusiva de espécies subterrâneas, tendo ocorrido também em espécies que vivem em ambientes com condições semelhantes de ausência de luz, por exemplo, nas que vivem em fundo de calhas de rios com águas turvas, como *Bathycetopsis oliveirai* (LUNDBERG; PY-DANIEL, 1994), *Micromyzon akamai* (FRIEL; LUNDBERG, 1996), *Orthosternarchus tamandua* (HILTON *et al.*, 2007); três espécies de *Loricaria* da Amazônia (THOMAS; PY-DANIEL, 2008) e populações de *Ictalurus nebulosus* do lago Dog Lake, em Oregon (WEISEL; MCLAURY, 1964), e nas que vivem em ambientes intersticiais, incluindo aqui várias linhagens da família Trichomycteridae: em Tridentinae, Glanapteryginae (*Glanapteryx*, *Pygidianops* e *Typhlobelus*) e Sarcoglanidiinae (ADRIAENS; VERRAES; TAVERNE, 2010). Nessas espécies, além da redução da pigmentação, ocorre também redução dos olhos, como será discutido a seguir.

3.5 Olhos

Uma das principais características das espécies subterrâneas em geral é a redução ou perda dos olhos (EIGENMANN, 1909; VANDEL, 1964; ROMERO, 2009; CHRISTIANSEN, 2012), e essa condição tem sido reportada para diversas espécies de peixes subterrâneos ao redor do mundo (GREENWOOD, 1967; WEBER, 2000; ROMERO; PAULSON, 2001; PROUDLOVE, 2006; TRAJANO; BICHUETTE; KAPOOR, 2010). Seguindo esse padrão, as espécies subterrâneas já descritas de *Ituglanis* apresentam diferentes graus de redução dos olhos, característica que as diferencia das demais do gênero (FERNÁNDEZ; BICHUETTE, 2002; BICHUETTE; TRAJANO, 2004, 2008). Enquanto as espécies de *Ituglanis* costumam apresentar o diâmetro orbital entre 8-14% do comprimento da cabeça (COSTA; BOCK-

MANN, 1993), nas espécies subterrâneas foram observados tamanhos significativamente menores. Bichuette e Trajano (2008, Tabela 2) descrevem as seguintes medições nas espécies já descritas: 7,8-10,1% HL em *I. mambai*; 3,9-5,2% HL em *I. passensis*; 3,4-6,1% HL em *I. bambui*; 3,7-4,7% HL em *I. ramiroi*; e 2,0 a 2,1% HL em *I. epikarsticus*.

A Tabela 5 apresenta os valores do coeficiente de proporcionalidade, do coeficiente de alometria e do coeficiente de regressão das curvas estimadas para cada espécie. Como observamos uma diferença significativa no diâmetro orbital entre os espécimes do Rio Bagagem e os dos demais lotes de *Ituglanis* sp. 3, optamos por estimar uma curva para essa localidade separadamente. Portanto, os dados identificados a seguir como *Ituglanis* sp. 3* referem-se aos lotes dessa espécie com exceção dos lotes do Rio Bagagem, mostrados separadamente (*Ituglanis* sp. 3 “Bg”).

Tabela 5. Valores dos coeficientes de proporcionalidade (b), alometria (α) e de determinação (R^2) das curvas de crescimento do diâmetro orbital em relação ao comprimento da cabeça, nas espécies analisadas. * Os valores para essa espécie não são significativos.

Espécie	b	α	R^2
<i>T. immaculatus</i>	0,43	0,59	0,89
<i>T. paolence</i>	0,25	0,72	0,97
<i>T. brasiliensis</i>	0,44	0,43	0,80
<i>I. amazonicus</i>	0,24	0,58	0,86
<i>I. ina</i>	0,38	0,36	0,93
<i>I. proops</i>	0,26	0,64	0,79
<i>Ituglanis</i> sp. 3*	0,28	0,63	0,85
<i>Ituglanis</i> sp. 3 “Bg”	0,31	0,49	0,44
<i>Ituglanis</i> sp. 1	0,17	0,77	0,68
<i>I. mambai</i>	0,19	0,73	0,95
<i>Ituglanis</i> sp. 2	0,25	0,51	0,83
<i>I. bambui</i>	0,21	0,51	0,23
<i>I. passensis</i>	0,11	0,62	0,76
<i>I. ramiroi</i> *	0,36	-0,13	0,01

Em *I. ramiroi*, alguns espécimes não apresentavam olhos visíveis externamente, apresentando portanto o valor do diâmetro orbital igual a zero. Como a curva alométrica (do tipo potência, $y = ax^b$), não pode ser estimada para séries com valores iguais a zero, esses valores foram descartados para a estimativa da curva. No entanto, a curva estimada para essa espécie apresenta um valor de coeficiente de regressão muito baixo ($R^2 = 0,01$), e portanto, os valores estimados dos coeficientes de proporcionalidade e alometria para essa espécie não são significativos. Optamos, no entanto, por representar a curva nos gráficos, mas com uma linha

tracejada, indicando que a curva representa um ajuste bastante fraco dos pontos, mas mostra a posição geral em que eles se distribuem.

O valor do coeficiente de regressão de *I. bambui* também é bastante baixo, 0,23 mas isso porque um dos pontos aparece como um *outlier* (fora da distribuição normal). Esse ponto representa um espécime cujos olhos estavam bastante afundados na pele (ver adiante), o que pode ter levado a uma medição subestimada do diâmetro orbital nessa espécie. Quando o valor desse espécime é descartado, o coeficiente de regressão adquire um valor bem mais alto, 0,62, mas a curva não se altera significativamente. Nos gráficos a seguir, optamos por apresentar a curva que inclui o *outlier*, uma vez que a variabilidade observada nesse espécime é parte da variabilidade geral observada na espécie (ver adiante).

Em todas as espécies analisadas, o diâmetro orbital apresenta crescimento alométrico negativo ($\alpha < 0$) em relação ao comprimento da cabeça. A espécie com o menor coeficiente de proporcionalidade foi a subterrânea *I. passensis*. As demais espécies subterrâneas apresentaram também valores baixos de coeficiente de proporcionalidade, bem como as epígeas *Trichomycterus paolence* e *I. amazonicus*. A espécie com o menor coeficiente de alometria foi *Ituglanis ina* e *T. brasiliensis*, e as com os maiores coeficientes de alometria foram as subterrâneas *Ituglanis* sp. 1 e *I. mambai* e a epígea *T. paolence*.

Por se tratar de uma estrutura que apresenta crescimento alométrico, a comparação entre as espécies é feita através da comparação das curvas de crescimento do diâmetro orbital em relação ao comprimento da cabeça. A Figura 37 apresenta as curvas.

As curvas de crescimento do diâmetro orbital em relação ao comprimento da cabeça para cada espécie se distribuem no gráfico de cima para baixo, seguindo um padrão claro: as espécies de *Trichomycterus* são as aparecem primeiro, com os maiores valores de diâmetro orbital, seguidas pelas espécies epígeas de *Ituglanis*, depois delas as subterrâneas de Mambai e Posse e, por último, as subterrâneas de São Domingos, com os menores valores de diâmetro orbital. Essa distribuição das curvas sugere algumas tendências. Em primeiro lugar, as espécies de *Ituglanis* apresentam em geral olhos menores que as de *Trichomycterus*. Em segundo lugar, observa-se uma tendência a uma maior redução dos olhos quanto mais troglomórfica a espécie, uma vez que as espécies de São Domingos, consideradas mais troglomórficas (BICHUETTE; TRAJANO, 2008), apresentam olhos menores.

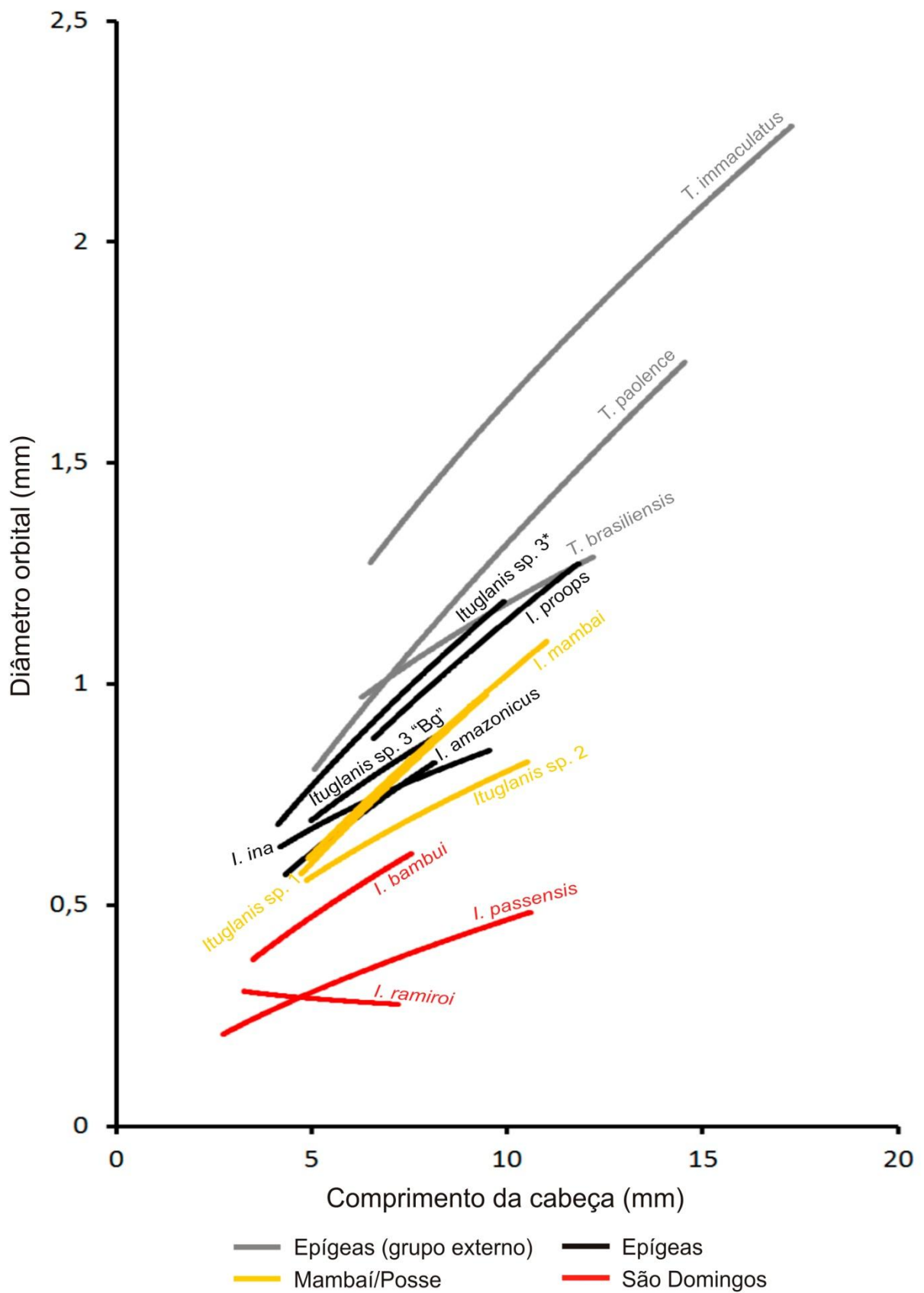


Figura 37. Curvas de crescimento do diâmetro orbital em função do comprimento da cabeça para as espécies analisadas.

Essas tendências se repetem quando as espécies são analisadas separadamente. Das espécies de *Trichomycterus* analisadas, a que apresenta os menores olhos, *T. brasiliensis*, ainda os apresenta em geral maiores que as espécies de *Ituglanis* com os maiores olhos, *Ituglanis* sp. 3 e *I. proops*, de forma que apenas nos indivíduos maiores de *T. brasiliensis* o tamanho dos olhos é comparável ao dessas espécies. As outras três espécies epígeas de *Ituglanis* apresentam olhos bem menores que os das espécies de *Trichomycterus*, em todas as faixas de tamanho. De fato, uma das características apontadas por Costa e Bockmann (1993) como típicas para as espécies de *Ituglanis* como um todo é o tamanho moderado dos olhos (8-14%), característica essa que poderia ser utilizada, em combinação com outras, para identificar o gênero. É possível que o tamanho reduzido dos olhos represente uma condição mais derivada compartilhada pelas espécies de *Ituglanis*.

A outra tendência que se repete é em relação à redução do tamanho do olho com o aumento do troglomorfismo. As espécies subterrâneas de Mambai e Posse, consideradas menos troglomórficas que as de São Domingos, apresentam olhos significativamente maiores. Os olhos de *I. mambai* e *Ituglanis* sp. 1 são praticamente do mesmo tamanho, e são comparáveis aos das espécies epígeas do gênero. Já *Ituglanis* sp. 2 apresenta olhos significativamente reduzidos quando comparadas às congêneres epígeas. Ainda assim os olhos nessa espécie são maiores que os das espécies subterrâneas de São Domingos. Dentre essas últimas, *I. bambui* apresenta os olhos maiores, seguida por *I. passensis* e, por último, *I. ramiroi*. Nessa última espécie, foram observados indivíduos sem olhos visíveis externamente, bem como no único espécime analisado de *I. epikarsticus*.

Esse mosaico de caracteres quanto ao grau de regressão do olho as espécies subterrâneas de *Ituglanis* (e também da pigmentação) foi observado por Bichuette e Trajano (2004, 2008). Segundo as autoras, o menor grau de regressão observado nas espécies *I. mambai* e *I. bambui* (e, a partir dos presentes dados, pode-se incluir também *Ituglanis* sp. 1 e *Ituglanis* sp. 2) podem ser uma evidência de isolamento no ambiente subterrâneo mais recente do que o de *I. passensis*, *I. ramiroi* e *I. epikarsticus*.

Por fim, realizamos também uma análise da assimetria no diâmetro orbital entre as espécies analisadas. Para tanto, calculamos a diferença no diâmetro orbital nos dois lados de cada espécime, e plotamos esses valores em um gráfico (Fig. 38). Quanto mais distante do zero, maior a assimetria entre os olhos direito e esquerdo de cada espécime. Como as espécies apresentam tamanhos diferentes, e o diâmetro orbital também varia de uma espécie para outra, os valores de cada espécie foram padronizados de acordo com o diâmetro orbital de *T. immaculatus*, para uma comparação equilibrada do grau de assimetria nas diferentes espécies.

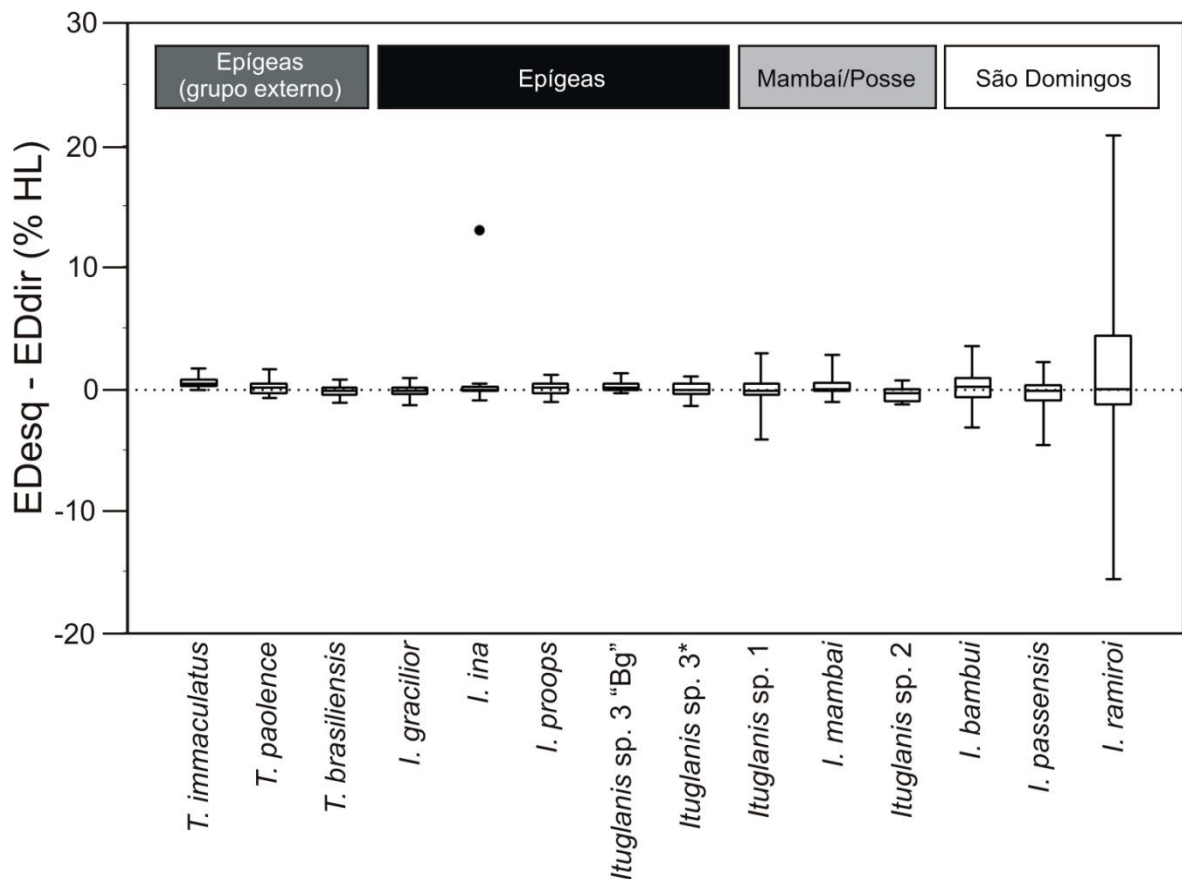


Figura 38. Assimetria bilateral do diâmetro orbital nas espécies analisadas. $EDesq - EDdir$ = diferença entre o diâmetro orbital esquerdo e direito. % HL = porcentagem do comprimento da cabeça. O ponto da espécie *Ituglanis ina* representa um *outlier*.

Nessa análise, observa-se uma distinção bastante clara entre as espécies epígeas e subterrâneas. As espécies epígeas apresentam um grau pequeno de assimetria nos olhos, como pode ser observado pela pequena largura das barras de cada uma das espécies. Um único *outlier* é observado em *I. ina*, na qual um dos espécimes apresentava o olho ausente no lado direito (esse *outlier* é representado no gráfico por um ponto bem acima da barra). Em contrapartida, todas as espécies subterrâneas, exceto *Ituglanis* sp. 2, apresentaram uma maior assimetria nos valores do diâmetro orbital (observada pela largura das barras) quando comparadas com as espécies epígeas. *Ituglanis ramiroi* se destaca pela grande assimetria no diâmetro orbital. Isso se deve ao fato de, em alguns espécimes, o olho de um dos lados estar presente, e do outro ausente ou não visível externamente.

Dentre as espécies subterrâneas de peixes conhecidas, vários graus de redução dos olhos foram reportados (WILKENS, 2005). Em um dos extremos, estão aquelas espécies subterrâneas cujos olhos são apenas levemente, mas estatisticamente, menores que os de suas congêneres epígeas; um exemplo desse caso é o bagre heptapterídeo *Pimelodella spelaea*

(TRAJANO; REIS; BICHUETTE, 2004). No outro extremo, estão as espécies totalmente anoftálmicas, cujos olhos não são visíveis externamente, como por exemplo, o caracídeo *Stygichthys typhlops* (MOREIRA *et al.*, 2010). Entre esses dois extremos, vários outros graus de redução dos olhos podem ser observados nas diferentes espécies de peixes subterrâneos, todos eles resultando em um fenótipo “reduzido” do olho. Considerando-se que, na espécie ancestral, o olho seria semelhante aos das congêneres epígeas, redução, nesse caso, tem o sentido filogenético de uma apomorfia.

Na expressão de um estado de caráter “reduzido”, diferentes processos podem estar envolvidos. Na Figura 39, a ideia é esquematizada, neste caso, o desenvolvimento de um determinado caráter (por exemplo, o olho) ao longo da ontogenia de um indivíduo. À medida que o indivíduo cresce, ou seja, ao longo de sua ontogenia (eixo das abscissas), o caráter desenvolve-se de acordo com o seu programa de desenvolvimento, de forma que sua trajetória pode ser descrita pela curva “desenvolvimento normal”. Ao fim desse processo, temos a formação de um fenótipo “normal”, que representaria o estado ancestral do caráter.

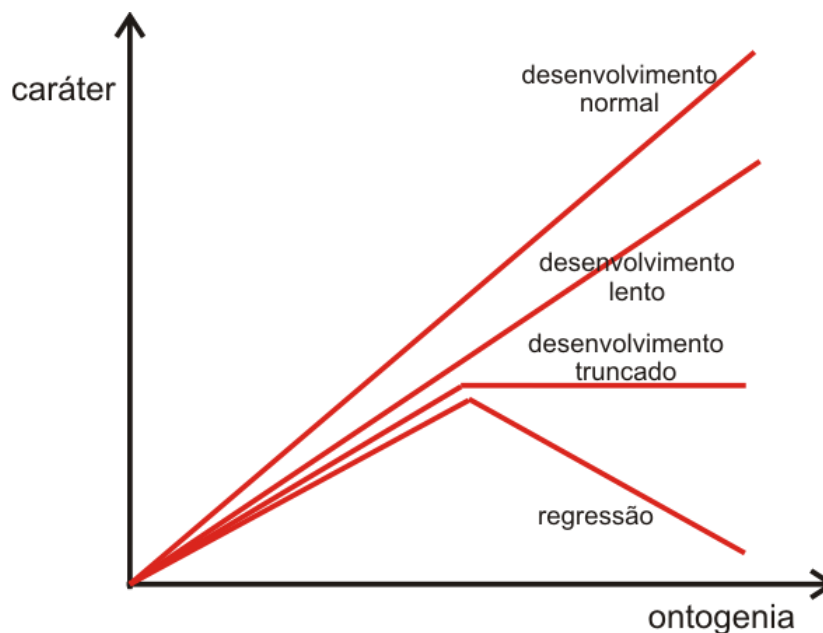


Figura 39. Esquema mostrando os possíveis processos ontogenéticos envolvidos na formação de um estado de caráter “reduzido”.

A partir desse processo de desenvolvimento, três possíveis modificações podem ocorrer que resultam em um fenótipo reduzido daquele caráter. A primeira delas seria um retardamento do desenvolvimento do caráter, exemplificado pela curva “desenvolvimento lento”. Nesse caso, a única diferença entre o estado reduzido e o estado ancestral é a taxa de desenvolvimento do caráter ao longo da ontogenia, a qual se reflete em uma maior inclinação da

curva em comparação com a curva ancestral. Uma segunda modificação possível é uma interrupção do desenvolvimento, exemplificado pela curva “desenvolvimento truncado”. Nesse caso, após uma fase inicial de formação do caráter, seu desenvolvimento é interrompido, de forma que o indivíduo continua se desenvolvendo, mas o caráter não. Por fim, um último processo que leva a formação de um estado de caráter reduzido é a regressão. Nesse caso, o caráter em questão se forma, mas a partir de um determinado momento da ontogenia, ele regride, ou seja, seu tamanho diminui até seu eventual desaparecimento. Este é o único caso em que se poderia usar o termo “regressão do olho”, uma vez que nesse caso ele realmente regride, sofrendo um processo de desorganização estrutural ao longo da ontogenia.

O primeiro processo, de retardamento do desenvolvimento, parece ser a maneira mais comum de se produzir um fenótipo reduzido: basta uma alteração na taxa de desenvolvimento do caráter em questão para que o desenvolvimento se torne mais lento, levando a formação de indivíduos com um estado de caráter comparativamente menor do que os de seus ancestrais ou de seu grupo-irmão. Esse pode ser o caso mais comum para várias espécies subterrâneas, como *Pimelodella spelaea* (TRAJANO; REIS; BICHUETTE, 2004) e *Poecilia mexicana* (WILKENS, 2005), nas quais os olhos são apenas estatisticamente menores que os de suas congêneres, mas ainda são bem formados e, aparentemente, funcionais.

A interrupção do desenvolvimento pode ocorrer, embora tenha sido raras vezes reportado. Um exemplo é na população hipógea da espécie *Garra barreimiae*, na qual o olho se forma inicialmente, mas permanece em um estado embrionário à medida que o indivíduo se desenvolve (BANISTER, 1984). Bockmann e Castro (2010) sugerem também que a ausência dos olhos no bagre heptapterídeo *Rhamdiopsis krugi* seja devido à interrupção do desenvolvimento.

A regressão em si, isto é, a degeneração do olho ao longo da ontogenia, após um estágio inicial de formação, é um fenômeno bem mais avançado e foi registrado para as seguintes espécies: *Astyanax mexicanus* (DURAND, 1979; WILKENS, 1987, 1988; JEFFERY; MARTASIAN, 1998; JEFFERY; STRICKLER; YAMAMOTO, 2003; JEFFERY; STRICKLER, 2010); *Phreatichthys andruzzi* (BERTI *et al.*, 2001; BERTI; MESSANA, 2010); *Ancistrus cryptophthalmus* (SECUTTI; TRAJANO, 2009), *Rhamdia reddeli* e *R. zongolicensis* (WILKENS, 2001). Em todos esses casos, é possível identificar um estágio inicial de formação do olho até um certo ponto, a partir do qual o olho começa a regredir (veja por exemplo Jeffery e Strickler, 2010).

Além desses processos, que estão envolvidos com o desenvolvimento da estrutura básica do olho (isto é, a órbita), existem ainda pelo menos dois fatores que podem interferir na

formação do fenótipo reduzido do olho nas espécies subterrâneas. O primeiro deles é a má-formação das estruturas do olho em si. Em várias espécies de peixes subterrâneos estudadas, a formação das partes do olho (basicamente, a lente e a retina) pode variar, de forma que em muitos casos a formação de uma ou outra, ou mesmo de ambas as partes do olho, pode se dar de maneira incompleta, levando à formação de um olho defeituoso (veja por exemplo Wilkens, 1988, 2001, 2005). Esse olho defeituoso é, na grande maioria dos casos, menor do que um olho normal, como consequência da má formação das suas estruturas e de sua desorganização interna. O outro fator é o afundamento da órbita na pele, também registrado em algumas espécies subterrâneas de peixes estudadas, nas quais o desenvolvimento da órbita a princípio não é necessariamente comprometido, mas o posterior afundamento da mesma na pele leva à formação final de um olho que é, aparentemente, menor do que um olho normal (Trajano e Souza, 2004, ver adiante; WILKENS, 2001, 2005; SECUTTI; TRAJANO, 2009).

Combinando os processos descritos acima com esses dois fatores, é possível compreender a maioria dos casos observados de diferentes estágios de reedução dos olhos nas espécies subterrâneas de peixes estudadas até então. Portanto, para entender a presença do fenótipo reduzido do olho nas espécies analisadas, é preciso primeiro distinguir quais dos três processos, retardamento, interrupção do desenvolvimento ou regressão, está envolvido no desenvolvimento ontogenético da órbita. A seguir, é possível também identificar se os fatores má-formação estrutural e afundamento da órbita na pele estão também presentes na formação do fenótipo reduzido.

Dentre as espécies subterrâneas de *Ituglanis*, a julgar pela análise das curvas de crescimento do diâmetro orbital obtidas, aparentemente em quase todas a formação do fenótipo reduzido do olho se deve a um retardamento do desenvolvimento. Nas espécies que apresentam olhos reduzidos (com exceção de *I. ramiroi*, ver adiante), as curvas do diâmetro orbital continuam crescendo à medida que o indivíduo cresce (como verificado pelo crescimento do comprimento da cabeça), mas a uma taxa menor do que a de suas congêneres epígeas. Isso é evidenciado pela inclinação das curvas, que é levemente menor nas espécies que apresentam maior redução do olho, *Ituglanis* sp. 2, de Mambaí e Posse, e *I. bambui* e *I. passensis* de São Domingos. A menor inclinação das curvas dessas espécies reflete uma menor taxa de crescimento do diâmetro orbital em relação ao comprimento da cabeça. Portanto, para essas espécies, a redução do olho, associada ao modo de vida subterrâneo, é resultado de um processo de retardamento do desenvolvimento do olho, e não se deve à interrupção do desenvolvimento ou à regressão desse caráter.

Em relação aos outros dois fatores envolvidos na formação do fenótipo reduzido, eles estão presentes em graus variáveis nas espécies. A má-formação do olho foi observada em alguns espécimes das espécies subterrâneas *Ituglanis* sp. 1 e *Ituglanis* sp. 2, de Mambai e Posse, e nas de São Domingos, *I. bambui*, *I. epikarsticus*, *I. ramiroi* e *I. passensis*. Em nenhum dos espécimes analisados de *I. mambai* foi identificado algum tipo de má-formação. Já o afundamento da órbita foi observado apenas nas espécies de São Domingos, *I. bambui*, *I. epikarsticus*, *I. ramiroi* e *I. passensis*. É importante notar que Trajano e Souza (1994), ao estudarem o desenvolvimento de indivíduos de *Ituglanis passensis* (citados naquele trabalho como *Trichomycterus* sp.), relataram a ocorrência de regressão ontogenética dos olhos nessa espécie. No entanto, o que as autoras observaram, segundo sua descrição, foi que: “the eyes had been covered with skin, apparently beginning to sink into the head.” No entanto, elas observam que ao longo desse processo, “the structure [of the eye] remained normal”. A partir dessa descrição das autoras, bem como de nossas próprias análises, concluímos que o que elas observaram foi apenas o afundamento da órbita na pele, e não a regressão da estrutura do olho em si.

O caso de *Ituglanis ramiroi*, por sua vez, é bastante peculiar. A partir das medições do diâmetro orbital obtidas nos espécimes analisados no presente trabalho, não foi possível estimar uma curva de crescimento como para as demais espécies. Isso porque alguns exemplares não apresentavam olhos visíveis externamente, de forma que o valor do diâmetro orbital nesses espécimes é zero. Isso impossibilita a estimativa de uma curva do tipo potência para esses dados. Além disso, mesmo quando esses espécimes anoftálmicos são excluídos, a curva assim estimada apresenta um valor de coeficiente de regressão não significativo ($R^2 < 0.05$). Portanto, a partir desses dados é impossível estimar o comportamento do desenvolvimento desse caráter na ontogenia dos indivíduos dessa espécie.

No decorrer das análises, especialmente nas dissecções, foram observados vários estados distintos do olho nos indivíduos de *I. ramiroi*. Alguns apresentavam o olho presente e bem desenvolvido, aparentemente normal, embora em tamanho inferior ao das demais espécies analisadas. Em outros, a má formação das estruturas do olho era nítida, e havia ainda espécimes nos quais a órbita não estava presente abaixo da pele. Além disso, foi observada muita assimetria nos olhos dos indivíduos dessa espécie, de forma que alguns apresentavam um olho desenvolvido de um lado e ausente do outro. É possível que, em *I. ramiroi*, um outro processo de redução do caráter esteja atuando, quer seja a interrupção do desenvolvimento, quer seja a regressão. Para verificar isso, a forma mais confiável é acompanhar o desenvolvimento de um mesmo indivíduo e o crescimento do olho ao longo da ontogenia. No entanto, a forma mais

adequada para fazer isso seria através da reprodução em cativeiro, algo até hoje não realizado para essa espécie.

Por fim, é importante destacar também a grande assimetria nos olhos observada nas espécies subterrâneas quando comparadas as epígeas. Maior assimetria em determinados caracteres é uma tendência bastante recorrente entre as espécies subterrâneas, e em relação ao olho, foi reportada, por exemplo, para espécies subterrâneas dos gêneros *Rhamdia* (*R. reddeli* e *R. zongolicensis*, WILKENS, 2001; *R. enfunada*, BICHUETTE; TRAJANO, 2005; *Rhamdia* sp., CORDEIRO; BORGHEZAN; TRAJANO, 2013), *Lucifuga* (WILKENS, 1988) e *Trichomycterus* (*T. itacarambiensis*, TRAJANO; DE PINNA, 1996; *T. rubbioli*, RIZZATO; BICHUETTE, 2011), para várias populações de *Astyanax* sp. no México (ESPINASA, 2001; WILKENS, 2010), e para as espécies *Pimelodela kroni* (TRAJANO; BICHUETTE, 2010), *Ancistrus cryptophthalmus* (SECUTTI; TRAJANO, 2009) e *Ancistrus* sp. (CORDEIRO; BORGHEZAN; TRAJANO, 2013). Essa mesma condição é observada em algumas espécies não subterrâneas, mas que também vivem em ambientes permanentemente afóticos, como fundo de calhas de rios (por exemplo, *Orthosternarchus tamandua*, HILTON *et al.*, 2007: Fig. 7). A maior assimetria no olho em espécies subterrâneas e em outras espécies que vivem em ambientes afóticos, acompanhada de uma maior variabilidade em geral na formação desse caráter, oferece suporte para a teoria neutralista de redução do olho em espécies subterrâneas (WILKENS, 1988, 2010, 2012).

3.6 Barbilhões

Os barbilhões, estruturas típicas dos Siluriformes, são projeções corporais que portam estruturas quimio- e mecanossensoriais envolvidas principalmente com a detecção do alimento, mas que também estão envolvidos com a evitação de obstáculos, reação de alerta, agressão e mesmo atração sexual (DIOGO; CHARDON; VANDEWALLE, 2003). Por se tratar de uma estrutura envolvida em modalidades sensoriais não-visuais, vários autores apontam sua importância para as espécies noturnas ou que vivem em ambientes disfóticos ou afóticos (ALEXANDER, 1965; DIOGO; CHARDON; VANDEWALLE 2003), incluindo os habitats hipógeos (WEBER; WILKENS, 1998; WEBER, 2000; POULSON, 2001; WILKENS, 2001; DONASCIMIENTO; VILLARREAL; PROVENZANO 2001; CHEN *et al.*, 2001; BICHUETTE; TRAJANO, 2005; PROUDLOVE, 2006; CHEN *et al.*, 2010; RIZZATO *et al.*, 2011; BICHUETTE; RIZZATO, 2012).

A Tabela 6 apresenta os valores do coeficiente de proporcionalidade, do coeficiente de alometria e do coeficiente de determinação das curvas estimadas para cada espécie. Os coeficientes de determinação das curvas são relativamente altos, exceto para *T. immaculatus*.

Os barbilhões raramente apresentam crescimento isométrico em relação ao comprimento da cabeça: em *T. brasiliensis*, os maxilares e rictais; em *I. mambai*, os maxilares, e em *Ituglanis* sp. 2, os nasais. O crescimento dos barbilhões é alométrico negativo (*i. e.*, cresce mais lentamente que a cabeça) em: *T. immaculatus*, os três pares; em *T. paolence*, os rictais; em *I. proops*, os maxilares; e em *Ituglanis* sp. 3 e *I. mambai*, os nasais. Em todas as demais espécies, os barbilhões apresentaram crescimento alométrico positivo, ou seja, crescem mais rapidamente que a cabeça. As espécies que apresentaram os maiores coeficientes de alometria para os barbilhões foram as subterrâneas de São Domingos: acima de 1,4 para os maxilares e rictais e acima de 1,3 para os nasais. As epígeas *T. paolence* e *I. ina* também apresentaram coeficientes de alometria altos para os barbilhões nasais, 1,5 e 1,3, respectivamente.

Tabela 6. Valores dos coeficientes de proporcionalidade (b), alometria (α) e de determinação das curvas de crescimento dos barbilhões em relação ao comprimento da cabeça, nas espécies analisadas.

Espécie	Barbilhões maxilares			Barbilhões rictais			Barbilhões nasais		
	b	α	R ²	b	α	R ²	b	α	R ²
<i>T. immaculatus</i>	1,28	0,64	0,55	0,88	0,68	0,55	0,74	0,87	0,52
<i>T. paolence</i>	0,47	1,19	0,97	0,75	0,94	0,73	0,18	1,53	0,97
<i>T. brasiliensis</i>	1,10	0,98	0,82	0,95	0,97	0,88	0,82	1,10	0,85
<i>I. amazonicus</i>	0,89	1,19	0,91	0,62	1,15	0,76	0,64	1,21	0,69
<i>I. ina</i>	0,80	1,13	0,94	0,57	1,16	0,80	0,48	1,29	0,96
<i>I. proops</i>	1,17	0,85	0,70	0,51	1,21	0,81	0,77	1,08	0,72
<i>Ituglanis</i> sp. 3	0,82	1,10	0,77	0,59	1,24	0,84	1,23	0,76	0,69
<i>Ituglanis</i> sp. 1	0,74	1,18	0,67	0,43	1,24	0,94	0,59	1,23	0,77
<i>I. mambai</i>	1,03	1,00	0,92	0,46	1,28	0,82	1,33	0,83	0,84
<i>Ituglanis</i> sp. 2	0,93	1,14	0,83	0,41	1,32	0,84	1,02	1,05	0,73
<i>I. bambui</i>	0,47	1,45	0,63	0,20	1,43	0,97	0,35	1,53	0,77
<i>I. passensis</i>	0,46	1,47	0,99	0,28	1,47	0,98	0,47	1,34	0,98
<i>I. ramiroi</i>	0,57	1,39	0,88	0,20	1,70	0,89	0,52	1,33	0,88

As figuras 40 e 41 apresentam as curvas de crescimento dos barbilhões em relação ao comprimento da cabeça. A Figura 40 apresenta as curvas dos barbilhões maxilares, discriminadas em cores de acordo com o grupo a que pertence cada espécie. A Figura 41 apresenta as curvas para os barbilhões rictais e nasais

O comprimento de cada barbilhão difere dentro de uma mesma espécie, sendo que os barbilhões maxilares costumam ser os maiores, seguidos pelos nasais e, por último, os rictais.

De forma geral, espécies que apresentam um dos tipos de barbilhão mais longo, também apresentará os outros dois mais longos.

Os resultados para os três barbilhões foram bastante semelhantes entre si. As espécies que apresentam os barbilhões mais curtos são as que aparecem na região mais inferior do gráfico. Em primeiro lugar aparece *T. immaculatus*, seguida de *T. paolence* e *I. proops*, as três espécies com os barbilhões mais curtos. Em seguida, as curvas das espécies *T. brasiliensis* e das epígeas e subterrâneas de *Ituglanis* aparecem bastante sobrepostas, sendo que na porção mais superior do gráfico se destacam as espécies que apresentam os maiores barbilhões, a epígea *I. amazonicus* e a subterrânea *Ituglanis* sp. 2. *Ituglanis amazonicus* é a espécie com os maiores barbilhões maxilares e rictais, e *Ituglanis* sp. 2 a que apresenta os maiores barbilhões nasais. Além disso, *T. brasiliensis* destaca-se pelo comprimento dos barbilhões rictais.

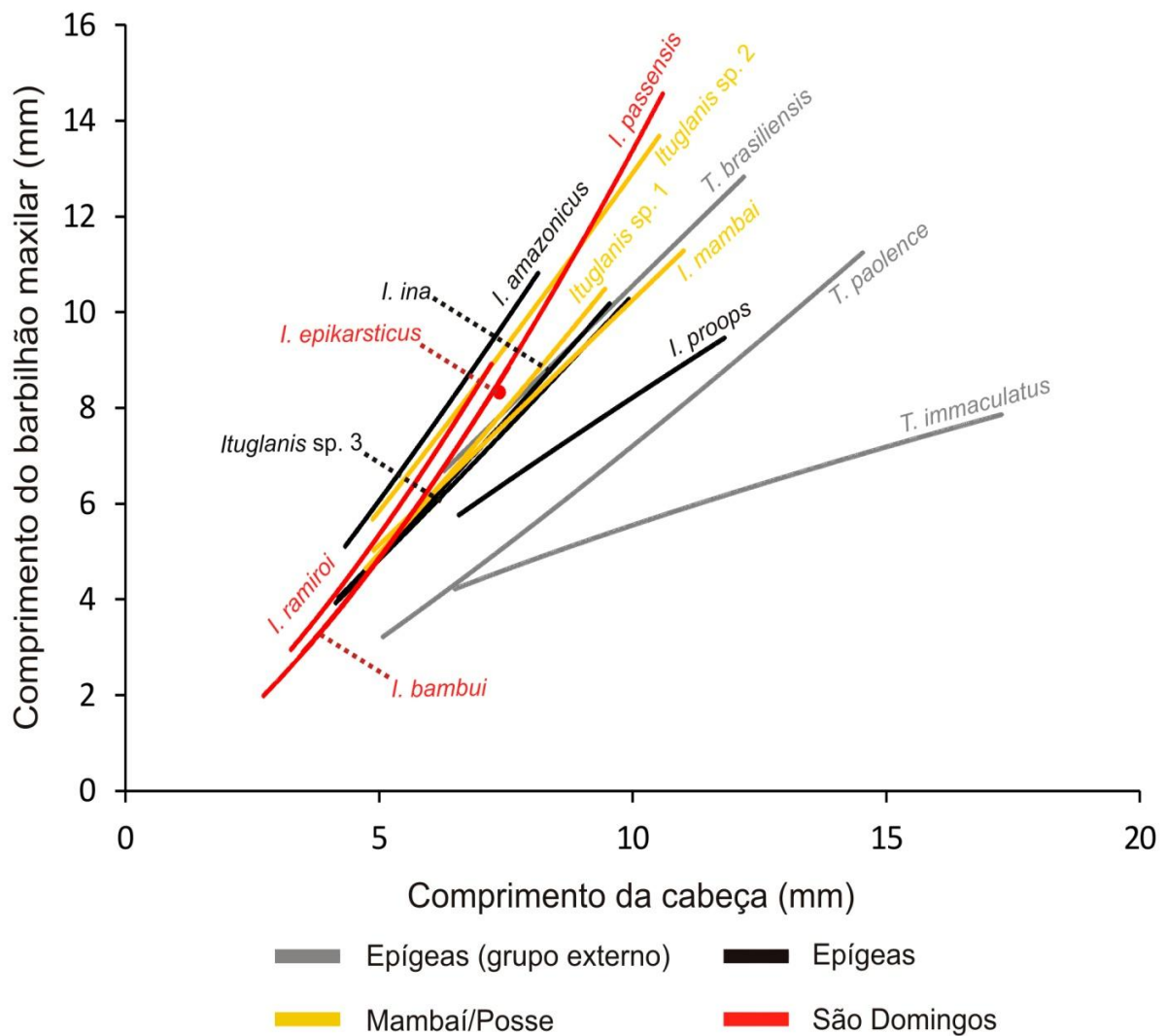


Figura 40. Curvas de crescimento do barbilhão maxilar em função do comprimento da cabeça. O valor do único espécime de *I. epikarsticus* medido é mostrado como um ponto.

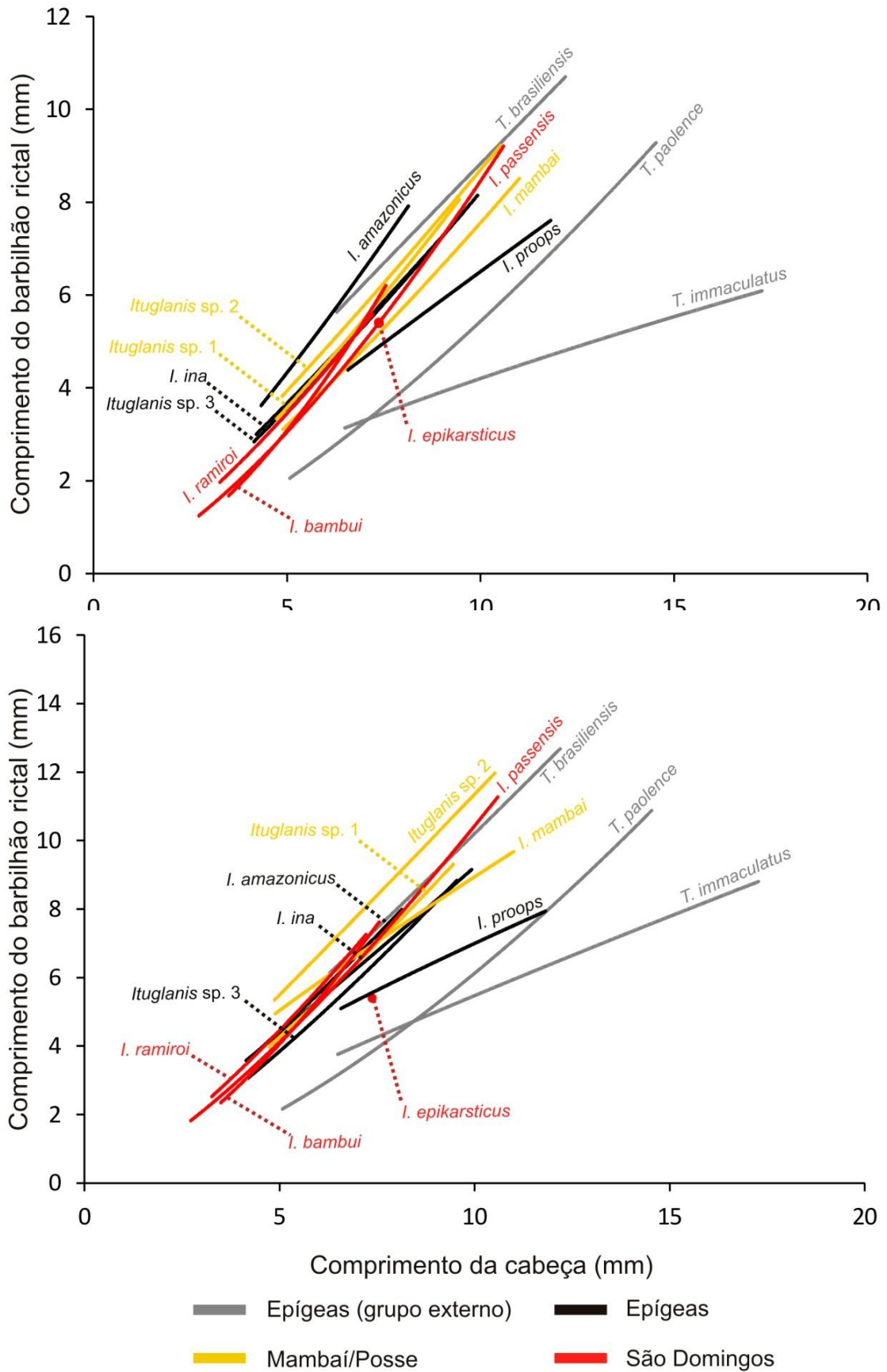


Figura 41. Curvas de crescimento dos barbilhões rictal e nasal em função do comprimento da cabeça. O valor do único espécime de *I. epikarsticus* medido é mostrado como um ponto.

Em relação aos barbilhões rictais e nasais, as espécies subterrâneas em geral apresentam tamanhos comparáveis aos das epígeas, exceto apenas por *Ituglanis* sp. 2. Em relação aos barbilhões maxilares, no entanto, é possível observar uma sutil diferença. As espécies menos troglomórficas, *Ituglanis* sp. 1 e *I. mambai*, apresentam barbilhões maxilares do mesmo tamanho das espécies epígeas de *Ituglanis*. Já as demais espécies subterrâneas, mais troglomórficas, apresentam barbilhões maxilares levemente mais longos que os das epígeas, principalmente os espécimes maiores. O espécime de *I. epikarsticus* analisado apresentava também os barbilhões maxilares maiores que os das epígeas, e os demais de tamanhos similares.

A presença de barbilhões relativamente curtos, raramente ultrapassando o comprimento da cabeça (nesse caso, quase sempre apenas os maxilares), parece ser uma condição plesiomórfica para Trichomycterinae. Essa condição ocorre em *Trichomycterus immaculatus*, considerada uma espécie basal dentro do gênero, e também em outros gêneros de Trichomycterinae: *Bullockia*, (ARRATIA, 1978), *Hatcheria* (ARRATIA; MENU-MARQUE, 1981); *Rhizosomichthys* (SCHAEFER; FERNÁNDEZ, 2009), *Scleronema* (CASCIOтта; ALMIRÓN, 1996) e *Silvinichthys* (ARRATIA, 1998; FERNÁNDEZ; DE PINNA, 2005; FERNÁNDEZ *et al.*, 2011; FERNÁNDEZ; SANABRIA; QUIROGA, 2013). No entanto, várias espécies apresentam barbilhões mais longos, o que pode ser interpretado como uma condição mais derivada desse caráter na subfamília.

Em *Ituglanis*, uma das espécies mais basais, *I. proops*, apresenta barbilhões mais curtos que os das demais congêneres. Todas as outras espécies epígeas de *Ituglanis* analisadas apresentam barbilhões maiores, mas de tamanhos bastante semelhantes. Isso sugere que o alongamento dos barbilhões seja uma condição comum nas espécies de *Ituglanis*. Dentre as subterrâneas, observa-se uma tendência ao alongamento dos barbilhões nas espécies mais troglomórficas. Enquanto que as espécies menos troglomórficas, *Ituglanis* sp. 1 e *I. mambai*, apresentam barbilhões de tamanho semelhante ao das epígeas, as espécies mais troglomórficas, *Ituglanis* sp. 2 de Mambaí e Posse e as espécies de São Domingos, apresentam barbilhões significativamente mais longos, especialmente os maxilares. As espécies de São Domingos destacam-se pela alta taxa de crescimento dos barbilhões, e *Ituglanis* sp. 2 por possuir barbilhões bastante longos em relação às demais espécies de *Ituglanis*, tanto epígeas quanto subterrâneas.

Vários autores observaram barbilhões mais longos nas espécies subterrâneas quando comparadas às suas congêneres epígeas, argumentando que o alongamento dos barbilhões representaria um mecanismo de compensação sensorial na ausência da informação sensorial visual. Chen e colaboradores (2010) observaram essa condição e várias espécies subterrâneas de Cyprinidae da China, e Bockmann e Castro (2010) no bagre heptapterídeo *Rhamdiopsis*

krugi. Nas espécies subterrâneas do gênero *Rhamdia*, barbilhões significativamente mais longos que os das espécies epígeas aparentadas foram observados em *Rhamdia reddeni*, *R. zongolicensis*, *R. laluchensis* e *R. macuspanensis* (WEBER; WILKENS, 1998; WEBER, 2000; WILKENS, 2001). Na espécie subterrânea brasileira *R. enfurnada*, no entanto, os barbilhões apresentam-se menores que os da epígea *Rhamdia* cf. *quelen*, bem como na subterrânea *Pimelodella kronei*, cujos barbilhões são menores que os de *P. transitoria*, espécie considerada como seu possível grupo-irmão epígeo (BICHUETTE; TRAJANO, 2005). Neste último caso, os autores argumentam que o comportamento agonístico acentuado observado entre os indivíduos de *P. kronei* poderia causar lesões nos barbilhões, o que poderia explicar o grande número de indivíduos com barbilhões menores, em regeneração (TRAJANO; BRITSKI, 1992).

Dentre as espécies de *Trichomycterus*, as que apresentam os barbilhões mais longos são todas subterrâneas: *T. spelaeus*, *T. sandovali*, *T. sketi*, *T. dali* e *T. rubbioli* (DONASCI-MIENTO; VILLARREAL; PROVENZANO, 2001; ARDILLA-RODRÍGUEZ, 2006; CASTELLANOS-MORALES, 2010; RIZZATO *et al.*, 2011; BICHUETTE; RIZZATO, 2012). O tamanho dos barbilhões nessas espécies difere significativamente do da maioria das espécies epígeas de *Trichomycterus*. No entanto, ao compararem a espécie subterrânea *T. chaberti* com a epígea *T. cf. barboursi*, Pouilly e Miranda (2003) não encontraram diferença no tamanho dos barbilhões. Similarmente, em *Ituglanis*, os barbilhões das espécies subterrâneas não difere tanto do das epígeas, e apenas os barbilhões maxilares das espécies mais troglomórficas, *Ituglanis* sp. 2, *I. bambui*, *I. passensis*, *I. ramiroi* e *I. epikarsticus*, são significativamente maiores que os das epígeas.

Uma vez que nas espécies de *Ituglanis* os barbilhões já são significativamente mais longos que os das espécies de *Trichomycterus*, é possível que o fato de os barbilhões das espécies subterrâneas de *Ituglanis* não serem tão mais longos que os das epígeas como o são os das subterrâneas de *Trichomycterus* em comparação com os de suas congêneres epígeas, seja explicado pelo comprimento já acentuado dos barbilhões nas espécies de *Ituglanis* em geral. Dessa forma, sendo já mais longos nas espécies epígeas, os barbilhões seriam suficientemente bem desenvolvidos para permitir a sobrevivência dessas espécies no ambiente subterrâneo, de maneira que apenas nas espécies mais troglomórficas teria ocorrido de fato algum alongamento adicional nos barbilhões. Ou seja, os barbilhões longos podem ser interpretados, em *Ituglanis*, como preaptações que permitem sua sobrevivência no ambiente hipógeo (WEBER, 2000; POULSON, 2001; POUILLY; MIRANDA, 2003), sendo que apenas nas espécies subterrâneas mais troglomórficas esse caráter sofre modificação adicional no sentido de um maior alongamento.

3.7 Sistema látero-sensorial

O sistema látero-sensorial consiste de linhas de estruturas sensoriais, os neuromastos, capazes de reagir a estímulos mecânicos produzidos pelo deslocamento da água (DIJKGRAAF, 1962; MONTGOMERY; COOMBS; HALSTEAD, 1995; ENGELMANN *et al.*, 2000, 2002). Tais estruturas podem se apresentar em fossas rasas ou em sulcos na superfície da pele, ou ainda no interior de ductos ou canais subepidérmicos, muitas vezes trespassando ossos dérmicos ou sendo envolvidos por tubos ósseos, e abrindo-se na superfície através de poros (NORTHCUTT, 1989; MONTGOMERY; COOMBS; HALSTEAD, 1995; ARRATIA; HUAQUIN, 1995; ADRIAENS; VERRAES; TAVERNE, 1997; ENGELMANN *et al.*, 2000). No presente trabalho, analisamos os canais do sistema látero-sensorial, quanto à posição e percurso abaixo da superfície da pele, e quanto ao número e posição de poros na superfície cutânea.

Analisamos a presença, posição e percurso dos canais do sistema látero-sensorial nas espécies subterrâneas de São Domingos e de Mambá/Posse e nas quatro espécies epígeas de *Ituglanis* analisadas, *Ituglanis* sp. 3, *I. proops*, *I. ina* e *I. amazonicus*, além de outras espécies da subfamília Trichomycterinae, nesse caso a partir de dados disponíveis em literatura.

Arratia e Huaquin (1995) descreveram os canais látero-sensoriais em Siluriformes e Trichomycterinae, mas não analisaram os canais em *Ituglanis*, os quais foram posteriormente descritos para as seguintes espécies: *I. macunaima* (DATOVO; LANDIM, 2005); *I. cahyensis*, *I. proops* e *I. parahybae* (SARMENTO-SOARES *et al.*, 2006); *I. paraguassuensis* (CAMPOS-PAIVA; COSTA, 2007); *I. amazonicus*, *I. parkoi* e quatro novas espécies da bacia amazônica (CANTO, 2009); *I. ina* (WOSIACKI; DUTRA; MENDONÇA, 2012); *I. agreste* (LIMA; NEVES; CAMPOS-PAIVA, 2013); e *I. australis* (DATOVO; DE PINNA, 2014).

Segundo Arratia e Gayet (1995) e Arratia e Huaquin (1995), em Siluriformes estão presentes na região cefálica os canais supraorbital, infraorbital, ótico, pós-ótico, pré-opercular e mandibular, e na região do tronco o canal corporal. Em Trichomycterinae: o canal supraorbital pode ser contínuo, ou interrompido formando dois segmentos, anterior e posterior; o canal infraorbital é interrompido, podendo estar presentes os segmentos anterior e/ou posterior; os canais ótico e pós-ótico são completos e contínuos entre si; e o canal corporal é geralmente curto, restrito à sua porção mais anterior, e abre-se em um número reduzido de poros (ARRATIA; HUAQUIN, 1995). Estão ainda presentes: o ramo epifiseal do supraorbital, que pode ser contínuo com um poro único no meio, ou interrompido em dois ramos curtos contralaterais com um poro terminal cada (poro s6); o ramo pré-opérculo-mandibular do canal pós-ótico,

curto e com um poro terminal (poro po1); e o ramo pterótico do canal pós-ótico, curto e com um poro terminal (poro po2) (ARRATIA; HUAQUIN, 1995; SCHAEFFER; AQUINO, 2000).

As Figuras 42-48 ilustram o padrão de cada uma das espécies subterrâneas de *Ituglanis*, e a Figura 49 ilustra o padrão de diferentes espécies de Trichomycterinae *lato sensu* (ARRATIA, 1990, 1998; DATOVO; BOCKMANN, 2010), bem como em *Nematogenys inermis*, única espécie da família Nematogenyidae, considerada táxon-irmão de Trichomycteridae (DE PINNA, 1992, 1998; DIOGO, 2005; DATOVO; BOCKMANN, 2010). A Tabela 7 mostra o padrão de canais presente em cada espécie de *Ituglanis* dentre as analisadas.

As espécies de *Ituglanis* analisadas apresentam o padrão de canais do sistema látero-sensorial descrito para Trichomycterinae, porém, existe uma grande variabilidade intraespecífica. O canal pós-ótico não varia entre as espécies, exceto em *I. epikarsticus*, no qual é reduzido. Os canais ótico e corporal praticamente não variam, exceto: em *I. passensis* e *I. epikarsticus*, no qual o canal ótico é reduzido; em *I. passensis*, *I. epikarsticus* e *I. ramiroi*, onde o canal corporal é reduzido; e em *Ituglanis* sp. n. “morena”, onde é alongado. Já os canais infraorbital e supraorbital apresentam importante variabilidade, que pode ser útil para separação de espécies (SARMENTO-SOARES *et al.*, 2006) e mesmo para inferências filogenéticas.

Por exemplo, a condição plesiomórfica dos canais do sistema látero-sensorial aparentemente é o apresentado por *I. proops*, em que está presente o segmento anterior do canal infraorbital. Essa condição é observada também em outros membros de Trichomycterinae: *Bullockia*, *Hatcheria*, *Eremophilus*, *Rhizosomichthys*, *Silvinichthys* e *Trichomycterus* (Fig. 49; ARRATIA; HUAQUIN, 1995; ARRATIA, 1998). Apenas quatro outras espécies do gênero apresentam o segmento anterior do canal infraorbital: *I. paraguassuensis* e *I. agreste* e *I. australis*, consideradas mais basais dentro do gênero (CAMPOS-PAIVA; COSTA, 2007; LIMA; NEVES; CAMPOS-PAIVA, 2013; DATOVO; DE PINNA, 2014); e a espécie subterrânea de Mambai/Posse, *Ituglanis* sp. 2. Em alguns indivíduos de *I. mambai* e *Ituglanis* sp. 1, ambas também subterrâneas de Mambai/Posse, e em um único indivíduo da epígea *Ituglanis* sp. 3, também está presente, sugerindo que esse segmento do canal foi ou está sendo perdido nessas espécies. A ausência do segmento anterior do canal infraorbital pode ser considerada uma condição apomórfica, observada nas demais espécies analisadas, incluindo as subterrâneas de São Domingos (Tab. 7 e 8; Figs. 42 e 48).

O segmento posterior do canal infraorbital está invariavelmente presente nas espécies de *Ituglanis*, com duas únicas exceções nas espécies subterrâneas de São Domingos *I. passensis* e *I. epikarsticus*, nas quais está ausente. No entanto, nas outras duas espécies subterrâneas de São Domingos, *I. bambui* e *I. ramiroi*, e na espécie epígea *I. ina*, não é incomum que o

canal esteja reduzido (Fig. 51). A redução ou ausência do segmento posterior do canal infraorbital deve ser considerada uma condição apomórfica.

Em relação ao canal supraorbital, a condição observada em duas das espécies consideradas mais basais, *I. proops* e *I. paraguassuensis*, é a de interrupção do canal com a presença dos segmentos anterior e posterior. Considerando-se essa a condição plesiomórfica, nas demais espécies podem ser observadas diferentes modificações. Dentre as epígeas, o segmento anterior está ausente em *I. macunaima*, *I. cahyensis* e *I. australis*, e nas demais, os dois segmentos estão fundidos entre si pelos poros s2 e s3 (s2+s3, tabela 8) de forma que o canal é contínuo. Em *I. agreste*, o segmento anterior é fundido ao posterior estando presentes o canal s2 e s3, e ausente o poro s1 (Tab. 8, LIMA; NEVES; CAMPOS-PAIVA, 2013). Nossa interpretação, nesse caso, é que o poro denominado s2 por Lima, Neves e Campos-Paiva (2013) corresponda na verdade ao poro s1 deslocado posteriormente, e que o denominado s3 seja uma fusão dos poros s2 e s3 (s2+s3), como nas demais espécies.

Nas três espécies subterrâneas de Mambai/Posse: *I. mambai*, *Ituglanis* sp. 1 e *Ituglanis* sp. 2, está presente a condição plesiomórfica na qual o canal é interrompido estando presentes os segmentos anterior e posterior, embora alguns espécimes apresentem fusão dos segmentos. Nas subterrâneas de São Domingos, ocorre uma tendência a perda de ambos os segmentos, estando ausentes em *I. passensis*, *I. epikarsticus* e *I. bambui*; essa mesma condição é observada apenas na espécie epígea *I. parahybae*. Em *I. ramiroi*, o segmento posterior é reduzido à sua porção mais posterior, e o anterior está presente em mais da metade dos espécimes do lado direito e em menos da metade do lado esquerdo.

Uma notável condição observada em espécies subterrâneas é a assimetria na presença de canais. Essa assimetria é variável entre os diferentes espécimes, mas sempre em menos da metade deles, ou seja, não fazendo parte do padrão da espécie. Em *I. passensis* e *I. ramiroi*, no entanto, a assimetria é parte do padrão dos canais. Em *I. passensis*, o canal corporal é reduzido em mais da metade dos espécimes do lado esquerdo (Figs. 42). Em *I. ramiroi*, o canal corporal é reduzido em mais da metade dos espécimes do lado direito, e o segmento anterior do canal supraorbital está presente em mais da metade dos espécimes do lado direito (Figs. 45).

Em resumo, as espécies subterrâneas de *Ituglanis*, especialmente as de São Domingos, são caracterizadas por reduções e perdas de canais do sistema látero-sensorial, as quais ocorrem principalmente nos canais corporal, infraorbital e supraorbital, mas em *I. passensis* e *I. epikarsticus* afetam também o canal ótico, e nessa última o canal pós-ótico. São ainda caracterizadas por maior assimetria na presença dos canais, especialmente *I. passensis* e *I. ramiroi*, ambas da região de São Domingos

Tabela 7. Padrão dos canais do sistema látero-sensorial para cada uma das espécies analisadas nesse projeto (dados disponíveis em literatura e/ou do presente trabalho), bem como de outras espécies do gênero *Ituglanis* (dados disponíveis em literatura). A presença de um canal é considerada padrão quando ocorre em metade ou mais dos espécimes analisados. P = presente. As = canal com presença assimétrica, ou seja, presente em mais da metade dos espécimes em um dos lados do corpo e em menos da metade do outro lado. R = canal reduzido. Al = canal alongado.

Espécie	Canal infraorbital		Canal supraorbital		Canal ótico	Canal pós-ótico	Canal corporal
	Segm. Ant.	Segm. Post.	Segm. Ant.	Segm. Post.			
<i>I. passensis</i>					P(As)	P	P(R)
<i>I. bambui</i>		P			P	P	P
<i>I. epikarsticus</i>					P(R)	P(R)	P(R)
<i>I. ramiroi</i>		P	P(As)	P(R)	P	P	P(As)
<i>I. mambai</i>		P	P	P	P	P	P
<i>Ituglanis</i> sp. 1		P	P	P	P	P	P
<i>Ituglanis</i> sp. 2	P	P	P	P	P	P	P
<i>Ituglanis</i> sp. 3		P		P	P	P	P
<i>I. parahybae</i>		P			P	P	P
<i>I. cahyensis</i>		P		P	P	P	P
<i>Ituglanis</i> sp. “dardanelos”		P		P	P	P	P
<i>I. australis</i>	P	P		P	P	P	P
<i>I. agreste</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>I. paraguassuensis</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>I. proops</i>	P	P	P	P	P	P	P
<i>I. macunaima</i>		P		P	P	P	P
<i>I. ina</i>		P		P	P	P	P
<i>I. parkoi</i>		P		P	P	P	P
<i>I. amazonicus</i>		P		P	P	P	P
<i>Ituglanis</i> sp. “tapajós”		P		P	P	P	P
<i>Ituglanis</i> sp. “xingu”		P		P	P	P	P
<i>Ituglanis</i> sp. “morena”		P		P	P	P	P(Al)

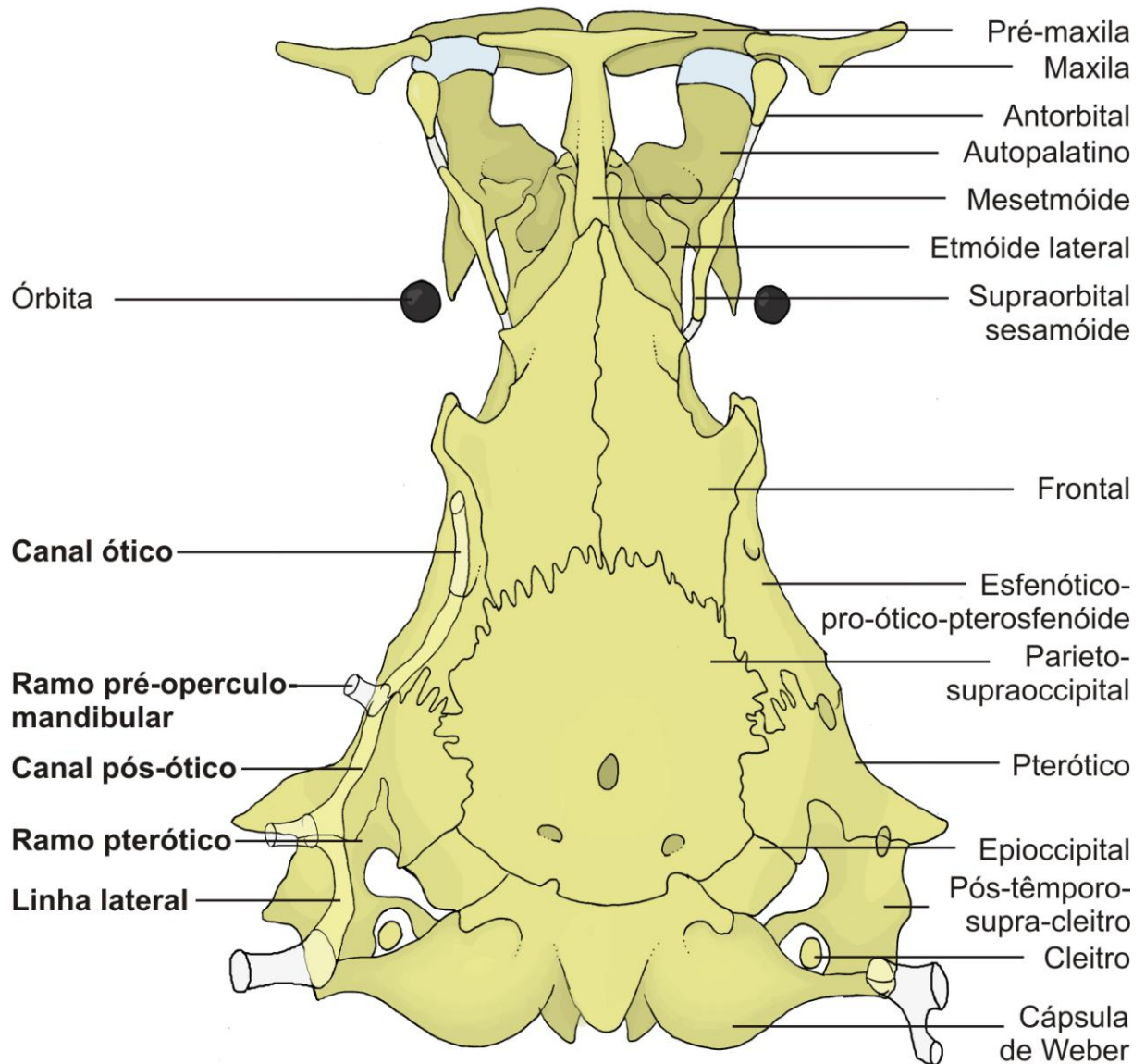


Figura 42. Neurocrânio, aparato de Weber e porção anterior dorsal do esqueleto hiomandibular de *Ituglanis passensis*, mostrando do lado esquerdo os canais da linha lateral (nomes em negrito).

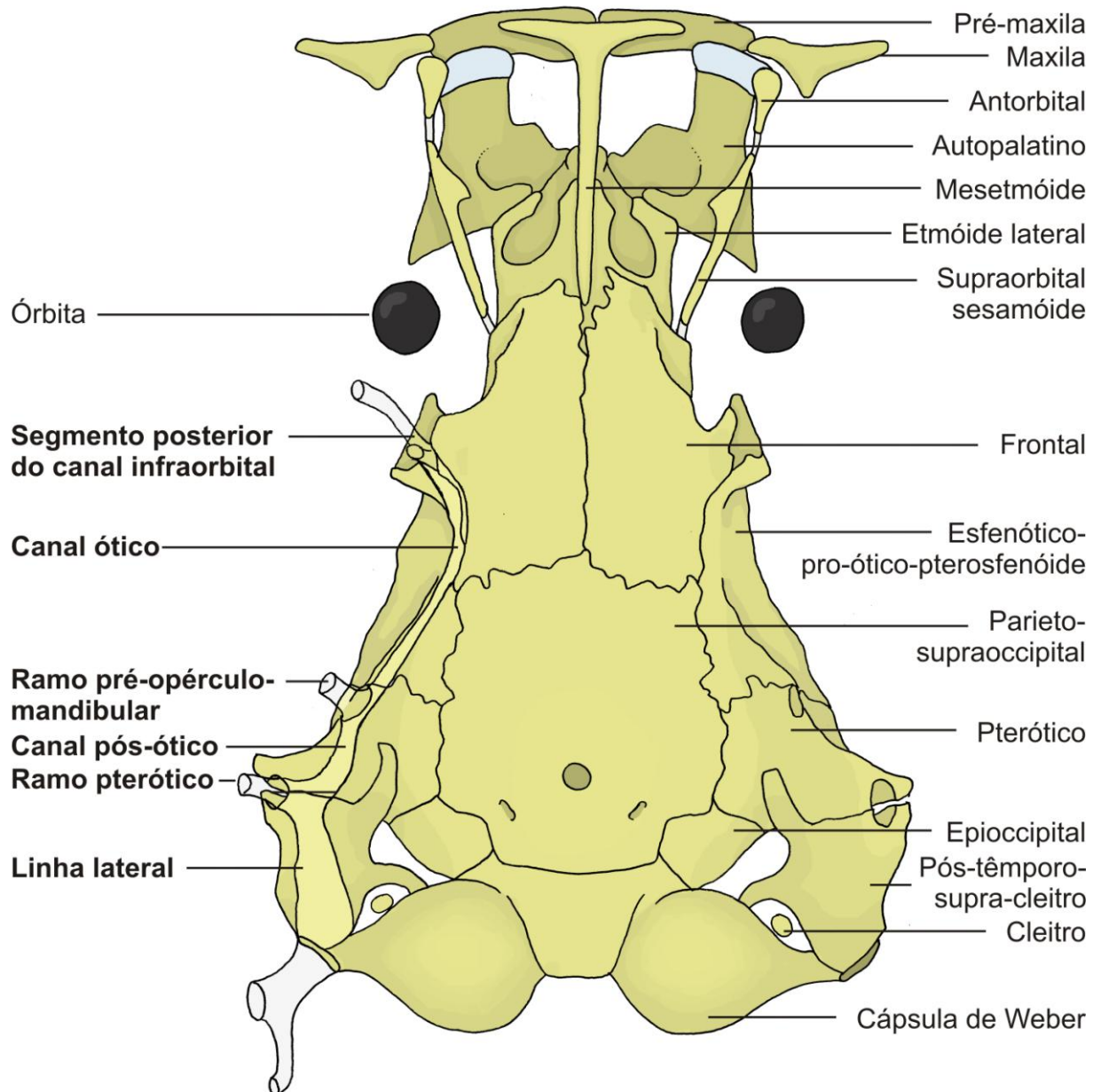


Figura 43. Neurocrânio, aparato de Weber e porção anterior dorsal do esqueleto hiomandibular de *Ituglanis bambui*, mostrando do lado esquerdo os canais da linha lateral (nomes em negrito).

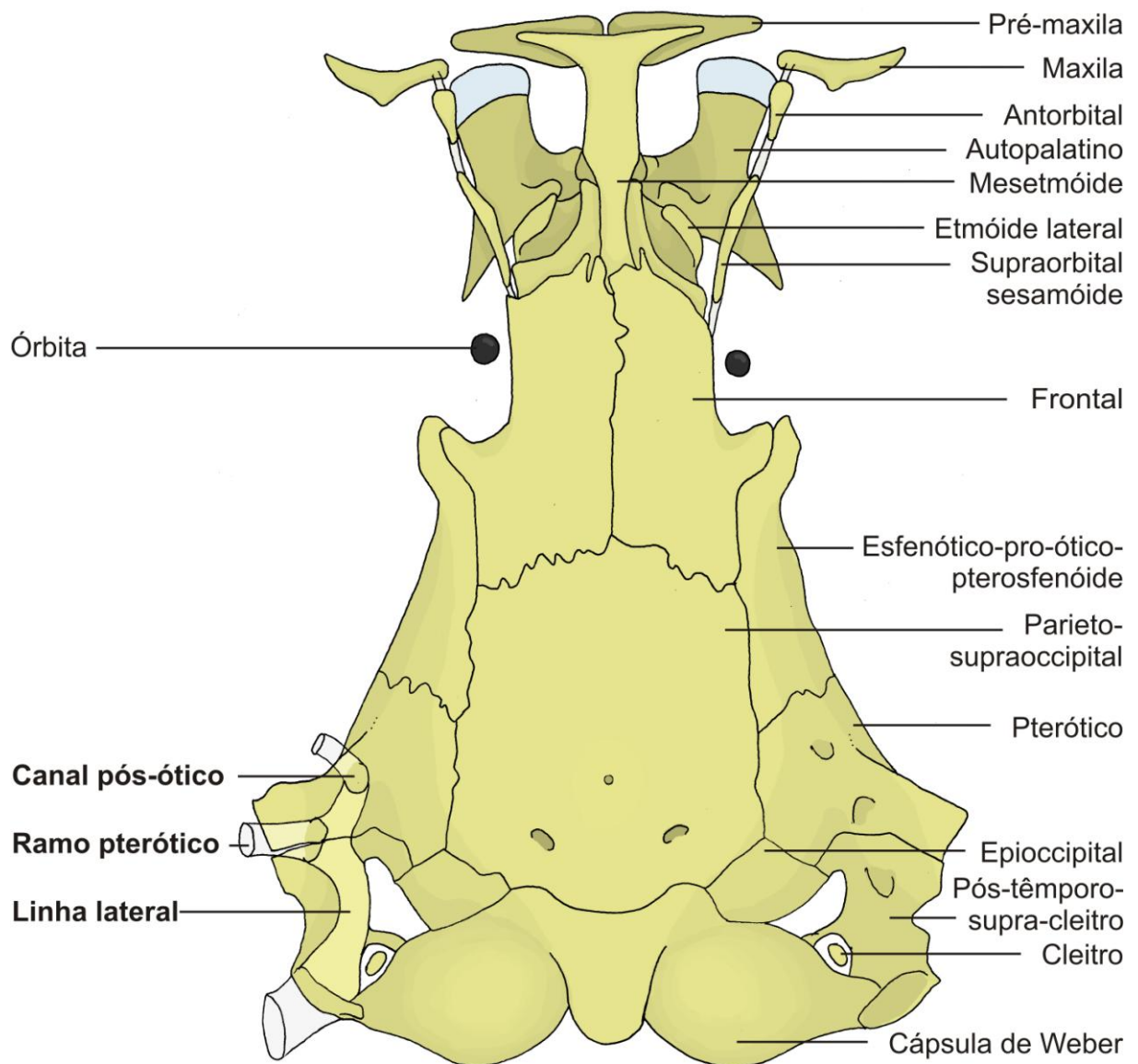


Figura 44. Neurocrânio, aparato de Weber e porção anterior dorsal do esqueleto hiomandibular de *Ituglanis epikarsticus*, mostrando do lado esquerdo os canais da linha lateral (nomes em negrito).

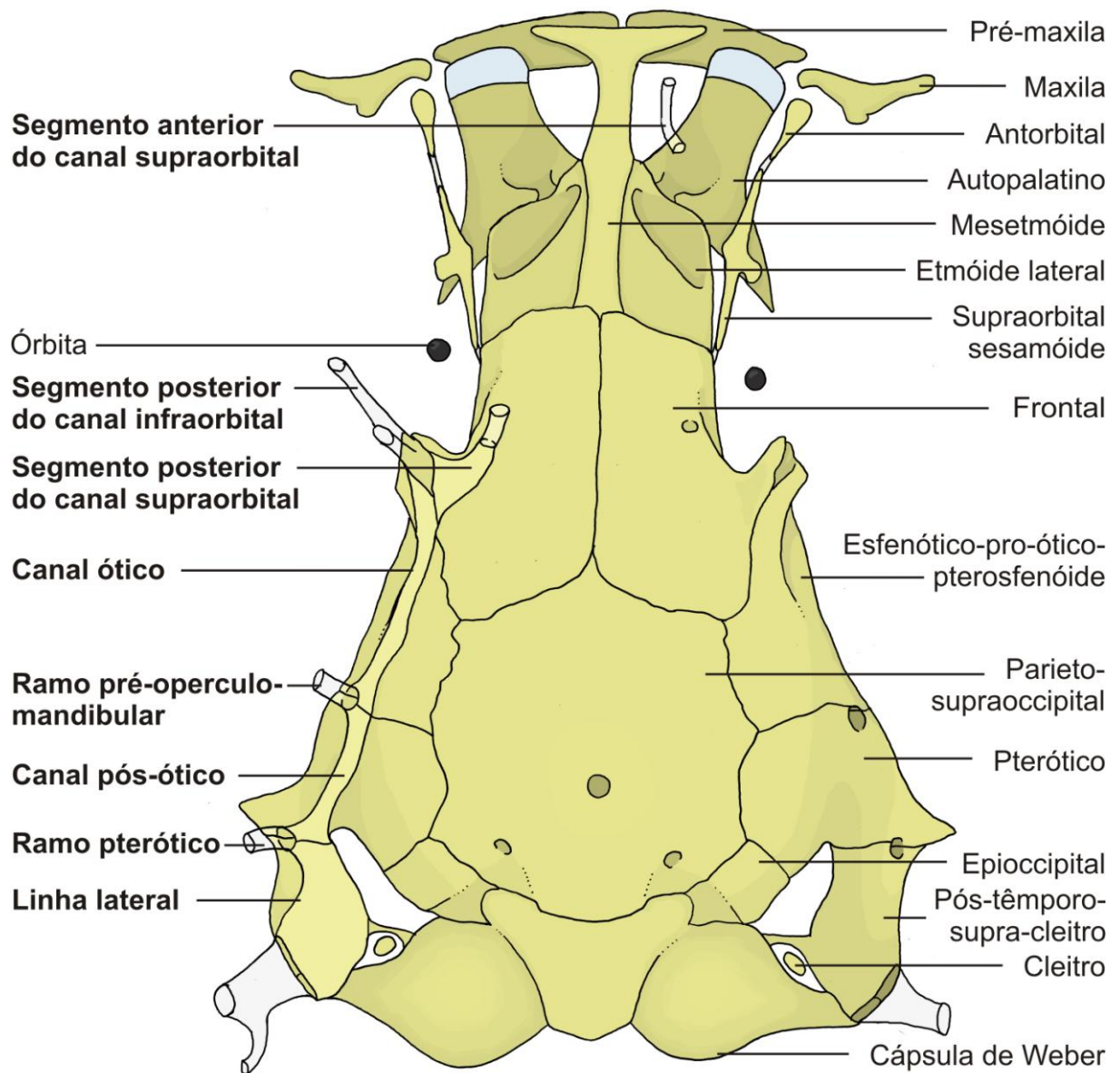


Figura 45. Neurocrânio, aparato de Weber e porção anterior dorsal do esqueleto hiomandibular de *Ituglanis ramiroi*, mostrando do lado esquerdo os canais da linha lateral (nomes em negrito).

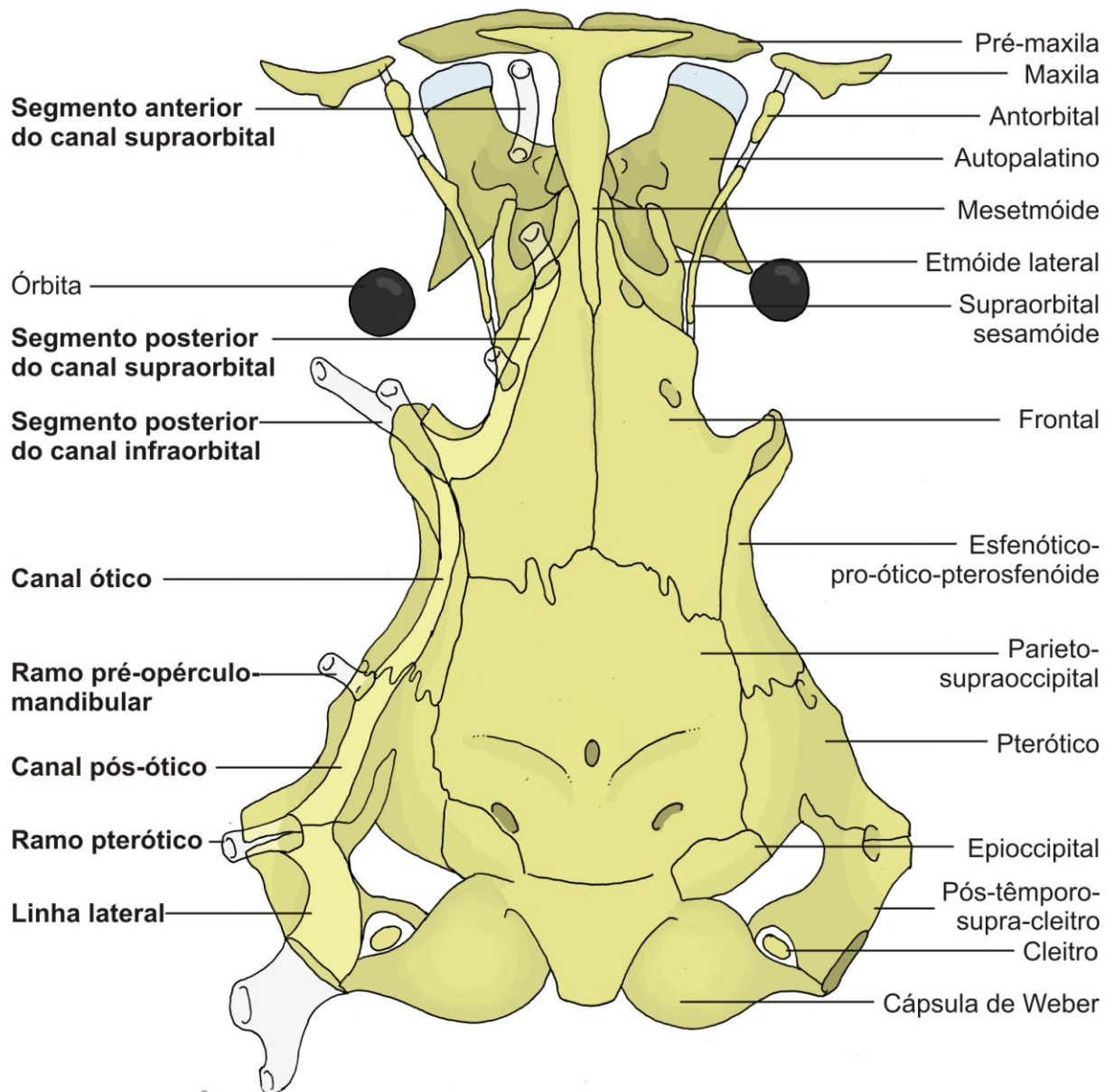


Figura 46. Neurocrânio, aparato de Weber e porção anterior dorsal do esqueleto hiomandibular de *Ituglanis mambai*, mostrando do lado esquerdo os canais da linha lateral (nomes em negrito).

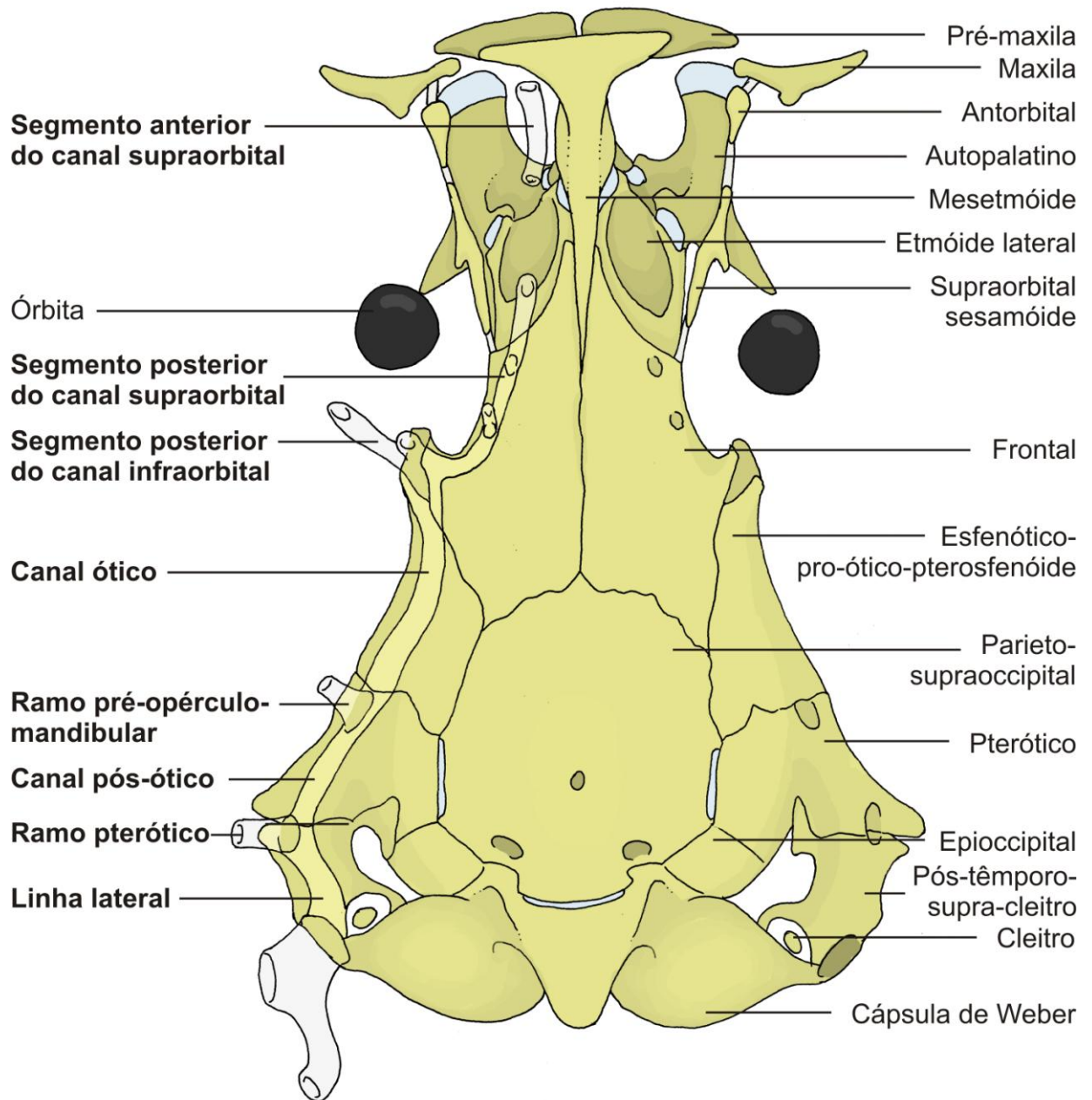


Figura 47. Neurocrânio, aparato de Weber e porção anterior dorsal do esqueleto hiomandibular de *Ituglanis sp. 1*, mostrando do lado esquerdo os canais da linha lateral (nomes em negrito).

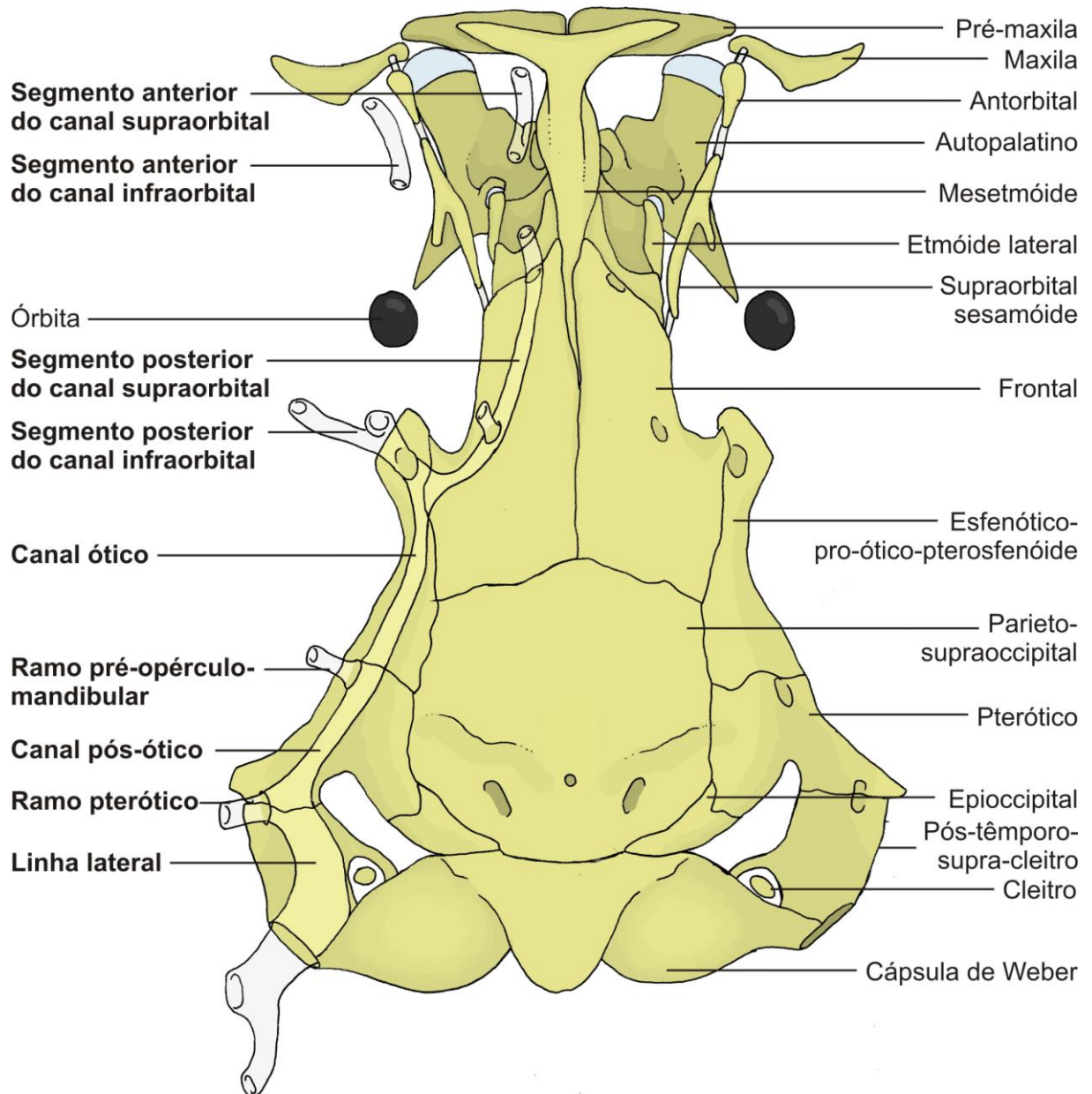
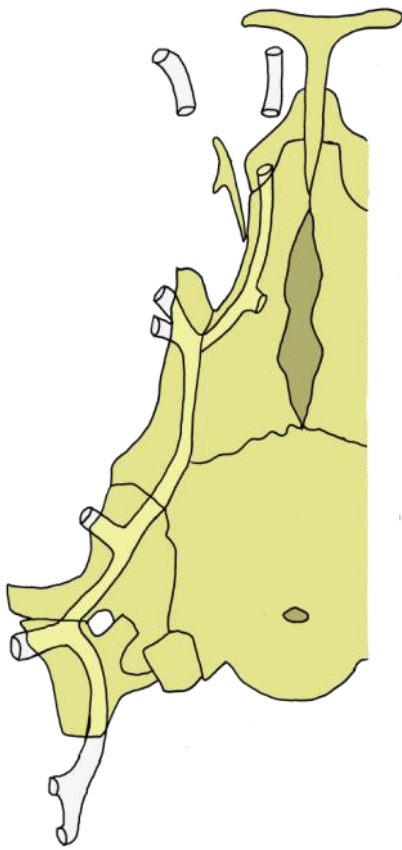


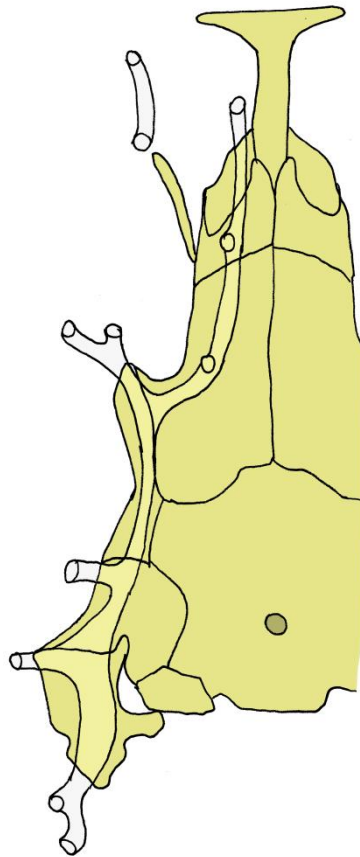
Figura 48. Neurocrânio, aparato de Weber e porção anterior dorsal do esqueleto hiomandibular de *Ituglanis* sp. 2, mostrando do lado esquerdo os canais da linha lateral (nomes em negrito).



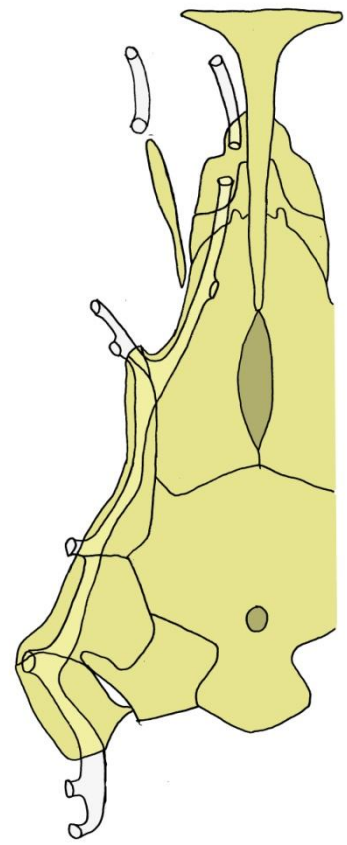
Figura 49. Diversidade do sistema látero-sensorial em Trichomycterinae l.s. (Arratia, 1990, 1998; Datovo & Bockmann, 2010) e em *Nematogenys inermis*, que pertence à família Nematogenyidae, considerada grupo-irmão de Trichomycteridae (de Pinna 1992, 1998; Diogo, 2005; Datovo & Bockmann, 2010). 1: Arratia, 1998. 2: Sarmiento-Soares *et al.*, 2006. 3: Lima *et al.*, 2013. 4: Langeani-Neto & Datovo, com. Pess. 5: Campos-Paiva & Costa, 2007. 6: Canto, 2009. 7: Wosiacki *et al.* 2012. 8: Datovo & Landim, 2005. Demais: Arratia & Huaquin, 1995.



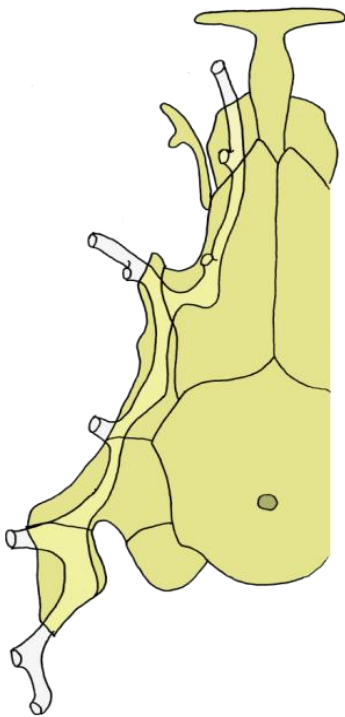
*Ituglanis proops*²



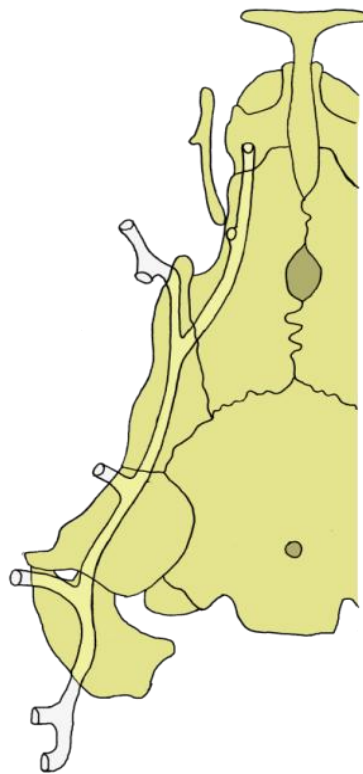
*Ituglanis agreste*³



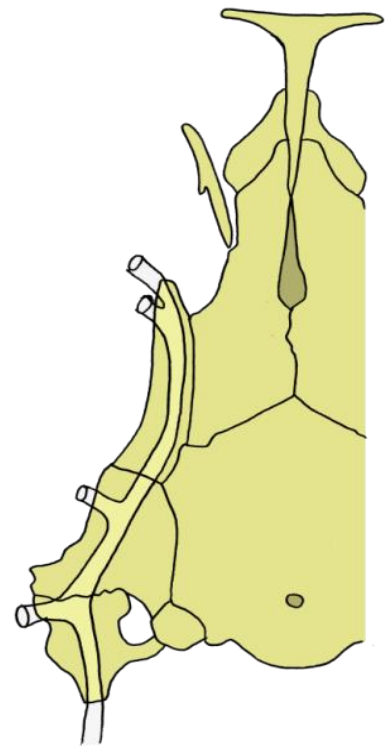
*Ituglanis paraguassuensis*⁵



Ituglanis sp. 3⁴

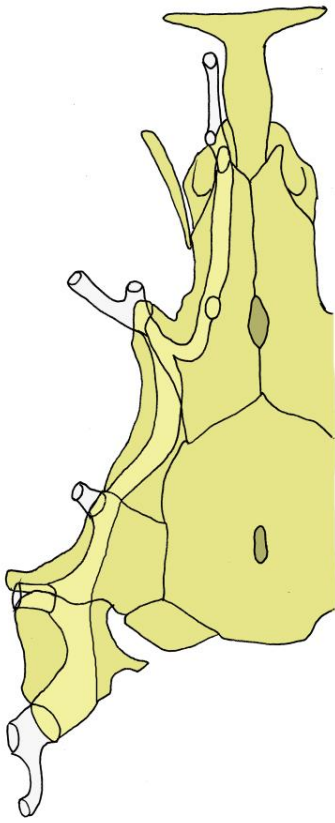


*Ituglanis cahyensis*²

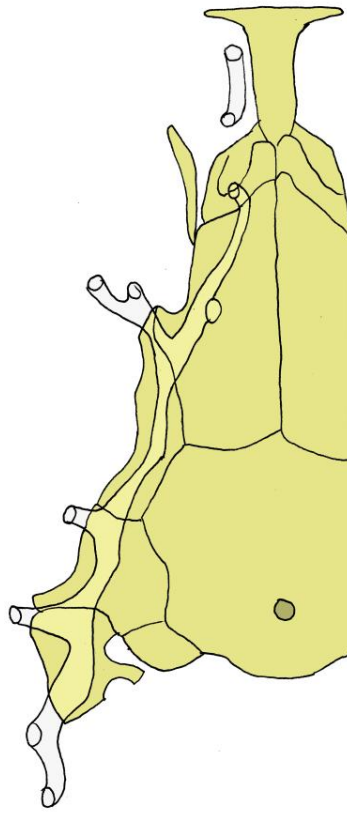


*Ituglanis parahybae*²

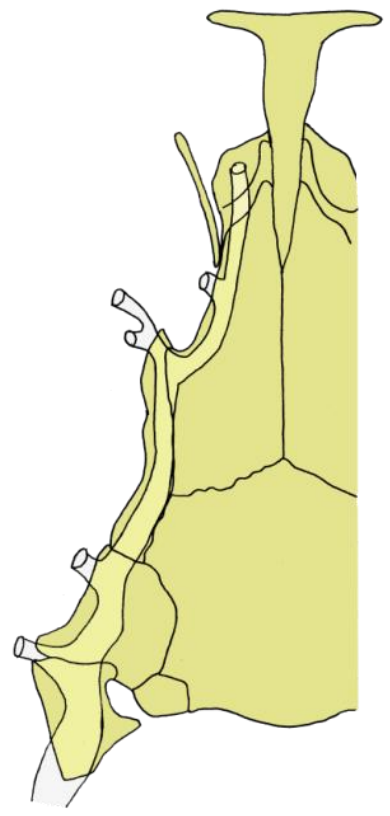
Continuação da Figura 49.



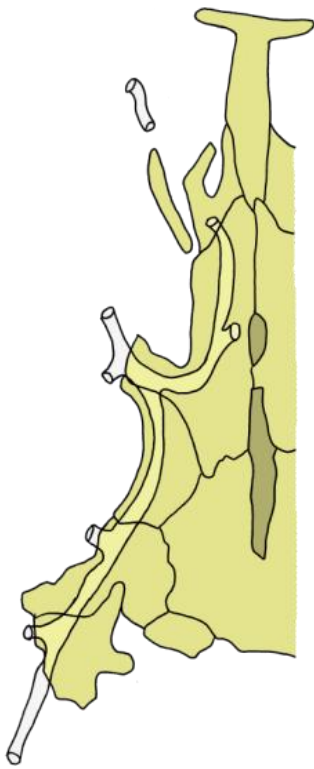
*Ituglanis amazonicus*⁶



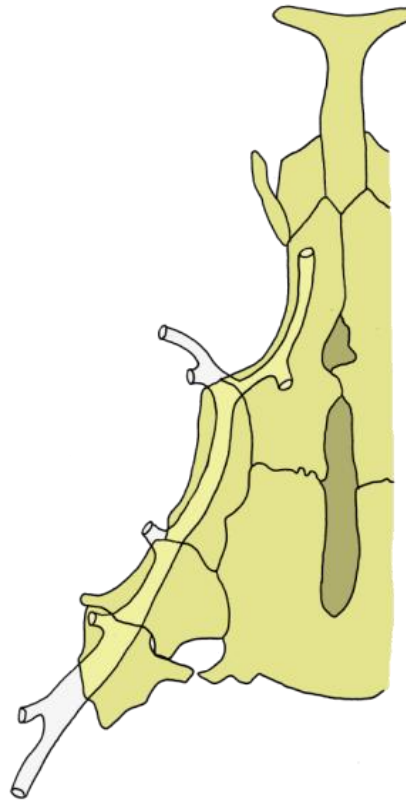
*Ituglanis ina*⁷



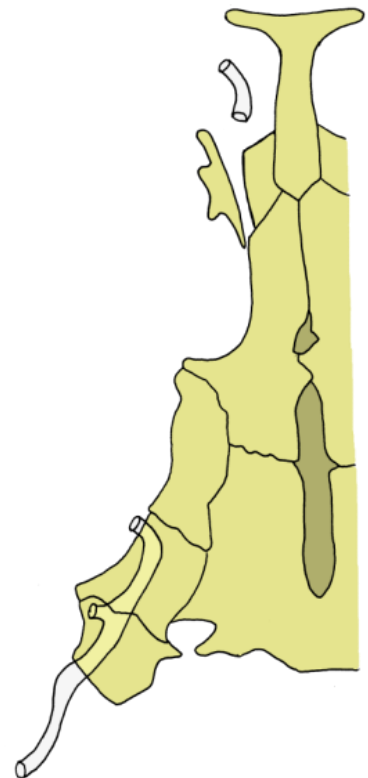
*Ituglanis macunaima*⁸



Eremophilus mutisii
Continuação da Figura 49.



Scleronema sp.



Silvinichthys mendozensis

Analisamos o número e posição dos poros do sistema látero-sensorial em três das espécies subterrâneas de São Domingos (exceto *I. epikarsticus*) e nas de Mambáí/Posse, e nas quatro espécies epígeas de *Ituglanis* analisadas nesse projeto. *I. epikarsticus* não foi analisada porque em apenas um dos espécimes foi possível observar os poros. A Figura 50 a seguir apresenta gráficos da frequência (em número de espécimes) da contagem do número de poros de cada lado dos espécimes, para cada uma das espécies analisadas. A Figura 51 apresenta os resultados quanto à posição dos poros (na região cefálica e anterior do tronco, em vista dorsal) e quanto ao número de poros observados em cada posição nos diferentes espécimes, e a Tabela 8 mostra o padrão do número de poros para cada espécie dentre as analisadas.

Observa-se uma variabilidade no número de poros do sistema látero-sensorial em todas as espécies analisadas, mas cada espécie apresenta um número padrão de poros, os quais se encontram em posições específicas na superfície da pele. Consideramos os poros padrão aqueles que estão presentes em metade ou mais dos espécimes analisados. A variabilidade refere-se a poros do padrão da espécie que estão ausentes, e/ou poros a mais em relação ao padrão, os quais podem estar presentes em diferentes posições (Fig. 51). Tal variabilidade não está relacionada com o tamanho dos espécimes.

No entanto, quando se compara as espécies subterrâneas e epígeas, observa-se que as espécies subterrâneas tendem a apresentar maior variabilidade nos poros do que as epígeas. Essa variabilidade se expressa tanto no número de poros (Fig. 50) quanto em sua posição (Fig. 51). As espécies que apresentaram maior variabilidade quanto ao número e posição foram *Ituglanis bambui* e *I. ramiroi*, ambas de São Domingos, os quais apresentam uma variabilidade de até 9 poros entre o espécime com mais e menos poros. Em seguida, *Ituglanis* sp. 1 e *Ituglanis* sp. 2, de Mambáí/Posse, ambas com variabilidade de até 7 poros, e *I. passensis* e *I. mambai*, com variabilidade de até 6 poros. As demais espécies, todas epígeas, tem variabilidade de no máximo 5 poros.

As espécies subterrâneas são também caracterizadas por maior assimetria no número de poros, sendo que para algumas delas, existem poros que estão presentes em mais da metade dos espécimes de um dos lados (considerados portanto como parte do padrão da espécie) e em menos da metade dos espécimes no outro lado, como por exemplo o segundo poro do canal corporal (Fig. 51, Tab. 8) em *I. passensis* e *I. ramiroi* e os poros do segmento anterior do canal supraorbital (Fig. 51, Tab. 8) em *I. ramiroi*.

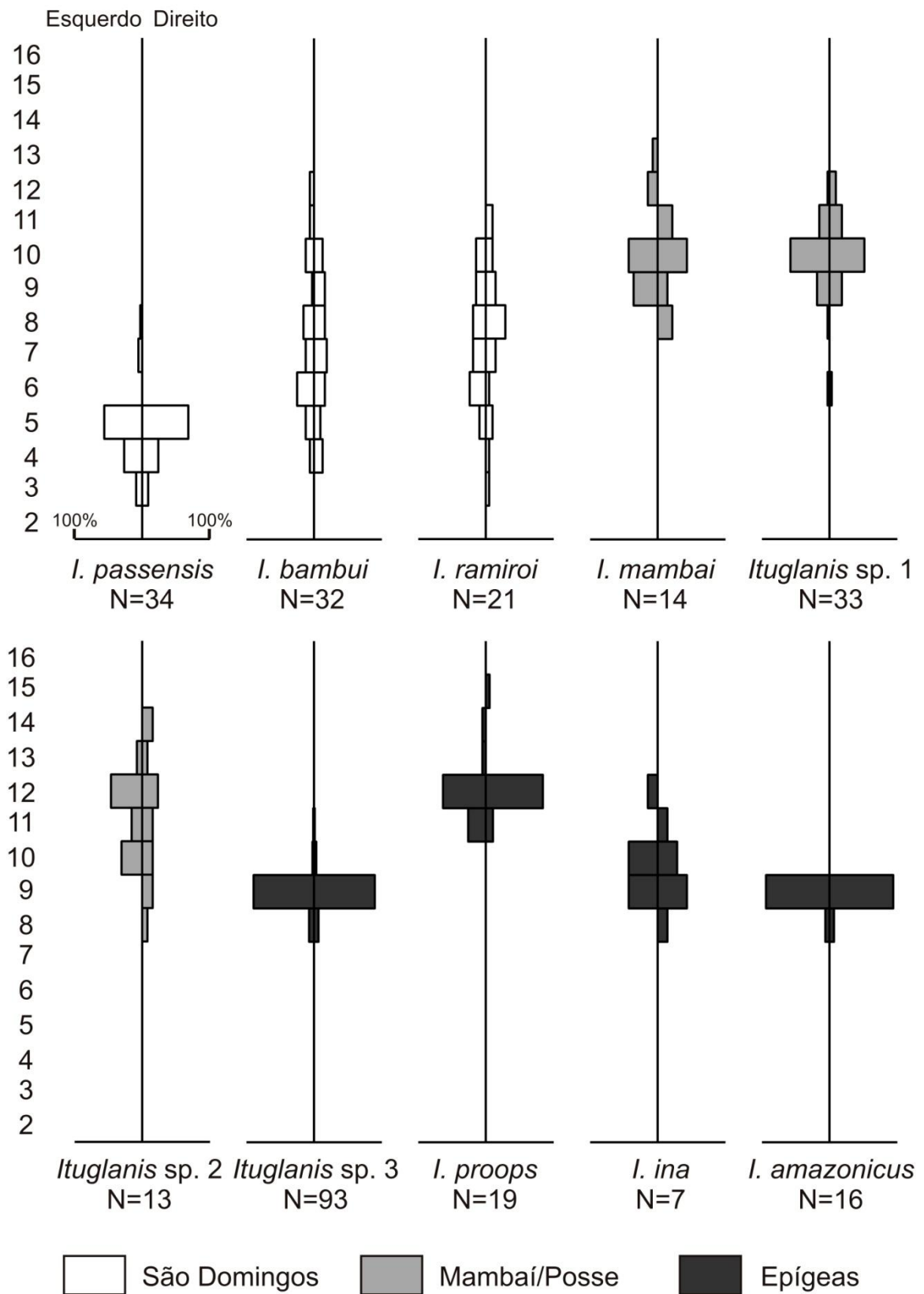


Figura 50. Gráficos da frequência (porcentagem do número de espécimes analisados) das contagens do número de poros do sistema látero-sensorial para cada uma das espécies de *Ituglanis* analisadas. Os números no eixo vertical se referem ao número de poros de cada lado do espécime. N= número de espécimes analisados.

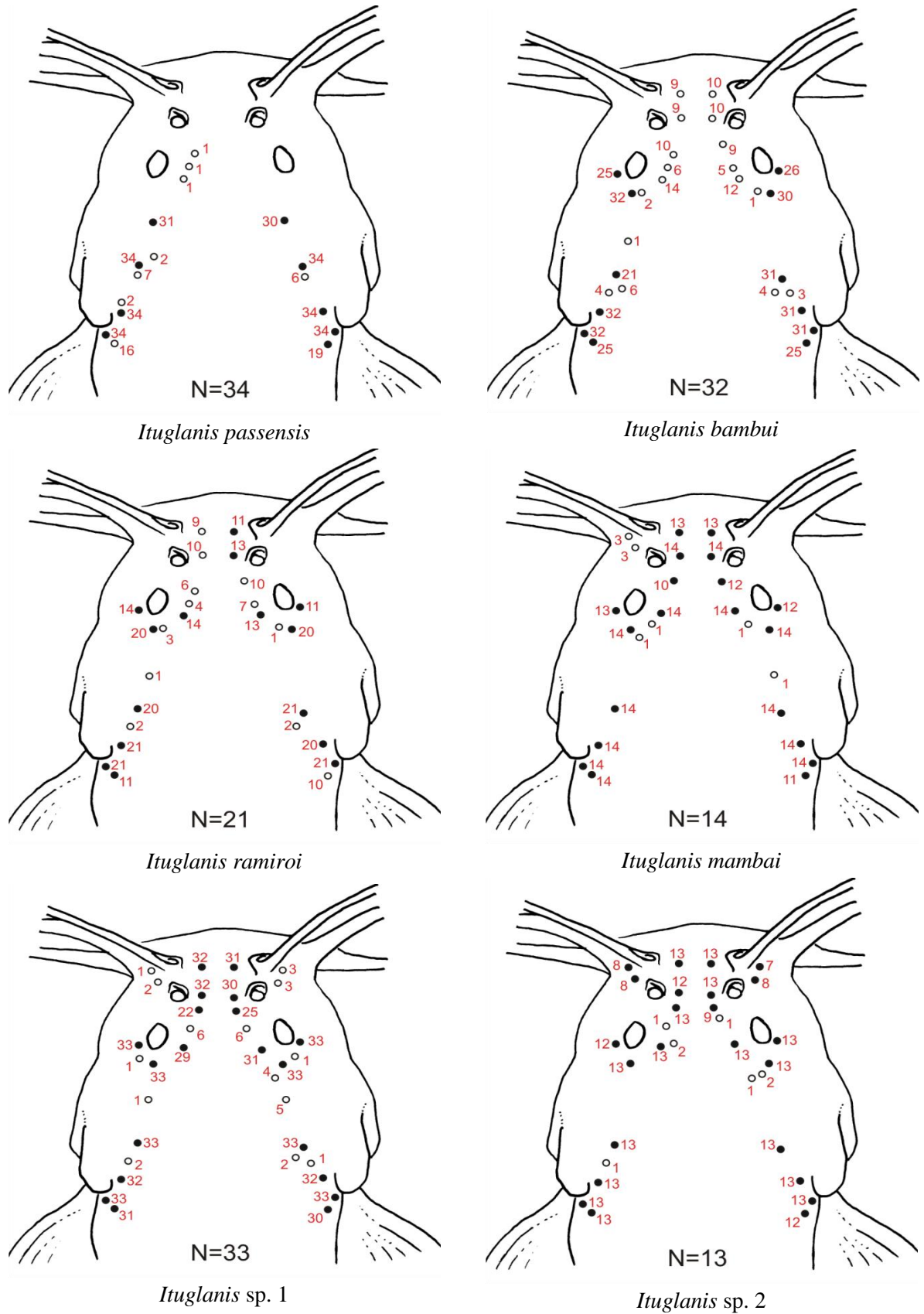
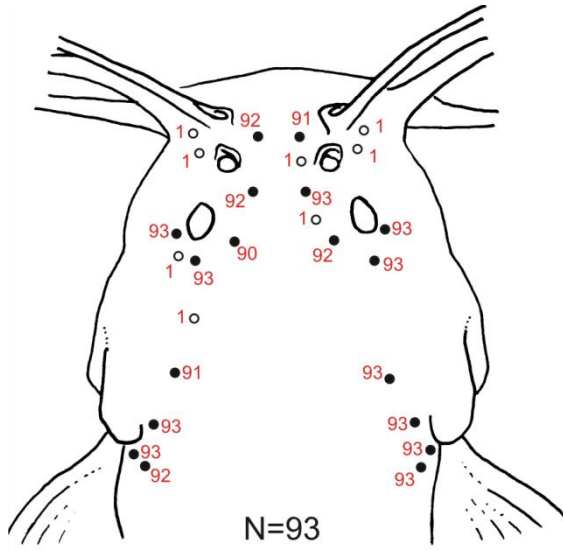
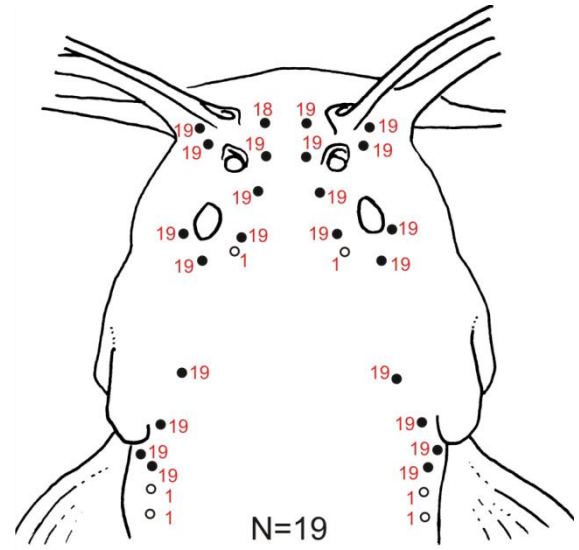


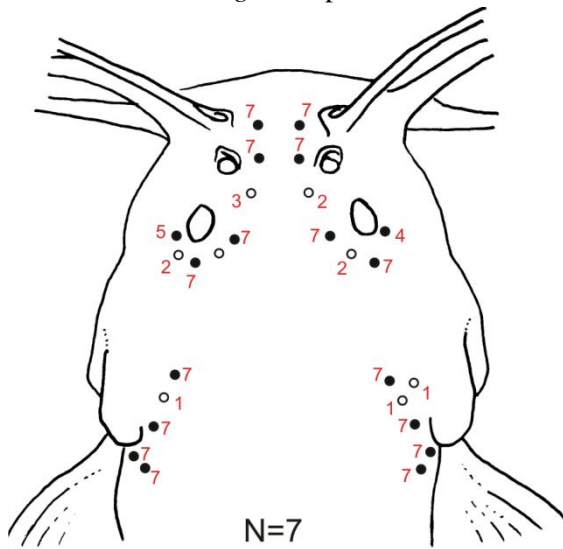
Figura 51. Número e posição dos poros da linha lateral nos indivíduos de cada espécie. Os números ao lado dos poros representam o número de espécimes em que aquele poro está presente. Círculos pretos são poros que ocorrem em mais da metade dos espécimes analisados (padrão), e círculos brancos ocorrem em menos da metade. N = número de espécimes analisados.



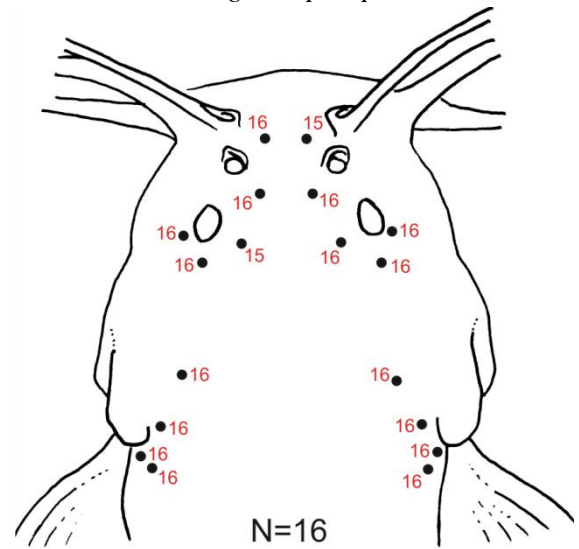
Ituglanis sp. 3



Ituglanis proops



Ituglanis ina



Ituglanis amazonicus

Continuação da Figura 51.

Tabela 8. Padrão do número de poros nos canais do sistema látero-sensorial para cada uma das espécies analisadas nesse projeto (dados disponíveis em literatura e/ou do presente trabalho), bem como de outras espécies do gênero *Ituglanis* (dados disponíveis em literatura). A presença de um poro é considerada padrão quando ocorre em metade ou mais dos espécimes analisados. * = poro com presença assimétrica, ou seja, presente em mais da metade dos espécimes em um dos lados do corpo e em menos da metade do outro lado. s2+s3 = fusão dos segmentos anterior e posterior do canal supraorbital, com apenas um poro presente.

Espécie	Canal infraorbital				Canal supraorbital				Canal ótico	Canal pós-ótico		Canal corporal		
	Segmento anterior		Segmento posterior		Segmento anterior		Segmento posterior							
<i>I. passensis</i>									o1	po1	po2	ll1	ll2*	
<i>I. bambui</i>			i10	i11						po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. ramiroi</i>			i10	i11	s1*	s2*				po1	po2	ll1	ll2*	
<i>I. mambai</i>			i10	i11	s1	s2	s3	s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>Ituglanis</i> sp. 1			i10	i11	s1	s2	s3	s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>Ituglanis</i> sp. 2	i1	i3	i10	i11	s1	s2	s3	s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>Ituglanis</i> sp. 3			i10	i11	s1	s2+s3		s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. parahybae</i>			i10	i11						po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. cahyensis</i>			i10	i11			s3	s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>Ituglanis</i> sp. “dardanelos”			i10	i11	s1	s2+s3		s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. australis</i>	i1	i3	i10	i11			s3	s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. agreste</i>	i1	i3	i10	i11	s1	s2+s3		s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. paraguassuensis</i>	i1	i3	i10	i11	s1	s2	s3	s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. proops</i>	i1	i3	i10	i11	s1	s2	s3	s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. macunaima</i>			i10	i11			s3	s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. ina</i>			i10	i11	s1	s2+s3		s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. parkoi</i>			i10	i11	s1	s2+s3		s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>I. amazonicus</i>			i10	i11	s1	s2+s3		s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>Ituglanis</i> sp. “tapajós”			i10	i11	s1	s2+s3		s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>Ituglanis</i> sp. “xingu”			i10	i11	s1	s2+s3		s6		po1	po2	ll1	ll2	
<i>Ituglanis</i> sp. “morena”			i10	i11	s1	s2+s3		s6		po1	po2	ll1	ll2	ll3

Comparando o sistema látero-sensorial cefálico em espécies subterrâneas e epígeas, observa-se nas subterrâneas maior variabilidade intraespecífica na presença dos canais e no número e posição de poros, e também maior assimetria. Essa maior variabilidade no sistema látero-sensorial cefálico já foi registrada em outras espécies de peixes subterrâneos. Em *Bostrychus microphthalmus* (Perciformes: Gobiidae), Hoese e Kottelat (2005) reportam grande variabilidade no desenvolvimento dos poros do sistema látero-sensorial. Em *Rhamdiopsis krugi* (Siluriformes: Heptapteridae), Bockmann e Castro (2010) encontraram grande variabilidade no número de poros e no padrão de ramificação dos canais. Nas espécies troglóbias *Trichomycterus itaracambiensis* e *T. dali* (Siluriformes: Trichomycteridae), observamos também variabilidade no número e posição dos poros e na presença dos canais, mais acentuada na segunda espécie, que é considerada mais especializada para o modo de vida subterrâneo. É ainda possível que essa variabilidade esteja presente em outras espécies subterrâneas, mas essa informação é raramente reportada em trabalhos.

Outra tendência observada nas espécies subterrâneas em relação ao sistema látero-sensorial é a redução ou perda de alguns canais ou segmentos de canais. No entanto, na família Trichomycteridae como um todo, há uma grande diversidade de padrões de canais do sistema látero-sensorial, e a redução e/ou perda dos canais em algumas linhagens, especialmente as mais derivadas, são consideradas uma tendência geral (DE PINNA, 1989; ARRATIA; HUAQUIN, 1995; Fig. 49). As principais reduções envolvem os canais infraorbital, supraorbital e os da linha lateral (ARRATIA; HUAQUIN, 1995; SARMENTO-SOARES *et al.*, 2006). Em alguns táxons, ocorre também redução dos canais ótico e pós-ótico, como em *Silvinichthys* (Trichomycterinae; ARRATIA; HUAQUIN, 1995; ARRATIA, 1998; FERNÁNDEZ; DE PINNA, 2005), *Listrura* e *Typhlobelus* (Glanapteryginae; DE PINNA, 1989; ARRATIA; HUAQUIN, 1995; DE PINNA; WOSIACKI, 2002; DE PINNA; ZUANON, 2013). A redução do sistema látero-sensorial cefálico é considerada uma sinapomorfia de Glanapteryginae (BASKIN, 1973; DE PINNA, 1988, 1989), e todo o sistema látero-sensorial está ausente, em *Typhlobelus auriculatus* (DE PINNA; ZUANON, 2013).

Portanto, a condição observada nas espécies subterrâneas de *Ituglanis* pode representar apenas mais casos de uma tendência que é geral para a família a que pertence; por outro lado, pode estar também relacionada com o modo de vida subterrâneo. Para investigar se a tendência à redução dos canais do sistema látero-sensorial nas espécies subterrâneas de *Ituglanis* pode também estar relacionada ao modo de vida subterrâneo, é preciso analisar a condição desse caráter em espécies subterrâneas e epígeas de outros grupos de peixes.

O sistema latero-sensorial é considerado uma dos principais sistemas de percepção sensorial que podem ser explorados no ambiente subterrâneo pelos peixes (e também anfíbios) na ausência da luz (MONTGOMERY; COOMBS; BAKER, 2001; DEZFULI *et al.*, 2009; NIEMILLER; POULSON, 2010), e por essa razão o grau de desenvolvimento desse sistema nas espécies subterrâneas é várias vezes citado na literatura (ver abaixo). Entretanto, algumas vezes os autores não fazem distinção clara entre o sistema de canais e o sistema de neuromastos superficiais. Essa distinção é de extrema importância, visto que já se demonstrou que esses sistemas desempenham funções distintas (KROESE; SCHELLART, 1992; ENGELMANN *et al.*, 2000; MONTGOMERY; COOMBS; BAKER, 2001; ENGELMANN; HANKE; BLECKMANN, 2002), podendo, portanto, apresentar tendências opostas. Estudando a função de cada sistema em peixes, Engelmann e colaboradores (2000) e Montgomery, Coombs e Baker (2001; nesse caso, usando peixes subterrâneos do gênero *Astyanax*, do México) demonstraram que o sistema de neuromastos superficiais está mais envolvido na percepção de padrões de fluxo na superfície do corpo, comportamento reotático e detecção de pequenas fontes vibrantes, enquanto que o sistema de canais está mais relacionado à detecção de pequenas presas planctônicas e à percepção do ambiente.

Langecker e Longley (1993) encontraram canais e poros da linha lateral mais largos nas espécies subterrâneas *Satan eurystomus* e *Trogloglanis pattersoni*, sendo os canais geralmente interrompidos e fragmentados, e discutem que a fragmentação e redução dos canais da linha lateral observadas nessas espécies poderiam estar sendo compensados por maior desenvolvimento ou exposição do sistema de neuromastos superficiais. Segundo Montgomery, Coombs e Baker (2001), não há distinção no número de neuromastos superficiais na maioria das espécies de peixes subterrâneos analisados em relação aos seus parentes epígeos. No entanto, Teyke (1990) demonstrou que as cúpulas dos neuromastos superficiais são mais longas nas formas subterrâneas de *Astyanax* do México do que nas epígeas, e Poulson (1963) demonstrou que as espécies troglóbias de Amblyopsidae apresentam neuromastos superficiais hiperdesenvolvidos e arranjados em cristas, enquanto que os canais da linha lateral cefálica são reduzidos e os do tronco estão ausentes (NIEMILLER; POULSON, 2010).

É possível, portanto, que mesmo que não haja necessariamente aumento no número de neuromastos superficiais, mudanças estruturais como as observadas nessas espécies sejam responsáveis por aumentar a sensibilidade desse sistema, tornando-o um bom substituto para a visão no ambiente subterrâneo (TEYKE, 1990). De fato, Yoshizawa e colaboradores (2010) demonstraram que o sistema de neuromastos superficiais especificamente, mas não o de canais, estaria envolvido com uma maior percepção de pequenas fontes vibrantes em indivíduos

troglofórficos de *Astyanax*, aumentando sua eficiência em encontrar alimento. Essa tendência à redução dos canais e hiperdesenvolvimento do sistema de neuromastos superficiais seria vantajosa em ambientes de água mais lenta e menos turbulenta (DIJKGRAAF, 1962; LANGECKER; LONGLEY, 1993), ou para peixes de natação mais lenta ou mais sedentários (ENGELMANN *et al.*, 2000; ENGELMANN; HANKE; BLECKMANN, 2002).

Outras espécies de peixes subterrâneos apresentam condições semelhantes de redução e/ou fragmentação dos canais da linha lateral, especialmente o da linha lateral corpórea, e maior exposição dos neuromastos superficiais. Nas populações subterrâneas de *Astyanax*, existe grande variabilidade inter- e intraindividual devida a fragmentação dos canais (WILKENS, 1988). Populações cavernícolas de *Poecilia mexicana* apresentam o sistema da linha lateral cefálico hiperdesenvolvido mas fragmentado, com neuromastos de canais expostos (WALTERS; WALTERS 1965; PARZEFALL, 2001, PLATH; TOBLER, 2010). Berti e Messana (2010) reportam a redução do canal da linha lateral no corpo em *Phreatichthys andruzzii*, com várias interrupções ao longo do canal. Chen e colaboradores (2010) reportam um menor número de escamas da linha lateral e conseqüentemente redução do canal da linha lateral corpórea em espécies subterrâneas de *Sinocyclocheilus* (Cypriniformes: Cyprinidae).

Em *Protocobitis typhlops* (Cypriniformes: Cobitidae), todo o sistema látero-sensorial de canais está ausente (YANG; CHEN; LAN, 1994). *Bostrychus microphthalmus* (Perciformes: Gobiidae) apresenta redução dos canais cefálico e corporal (HOESE; KOTTELAT, 2005). Trajano e Bichuette (2010) citam algumas espécies de peixes subterrâneos que apresentam redução da linha lateral no corpo: *Stygichthys typhlops* (Characiformes: Characidae; MOREIRA *et al.*, 2010), as espécies de *Phreatobius* (Siluriformes: Phreatobiidae, MURIEL-CUNHA; DE PINNA, 2005; SHIBATTA; MURIEL-CUNHA; DE PINNA, 2007; FERNANDEZ *et al.*, 2007) e *Rhamdiopsis krugi* (BOCKMANN; CASTRO, 2010), e nessa lista devem ser incluídas pelo menos as espécies *Trichomycterus itacarambiensis* e *T. dali* (P. P. Rizzato, obs. pessoal). Lundberg (1982) considera a redução do canal da linha lateral corpórea uma adaptação das espécies subterrâneas de Ictaluridae (Siluriformes), compartilhada pelas espécies *Trogloglanis pattersoni*, *Satan eurystomus*, *Prietella phreatophila* e *P. lundbergi*.

Portanto, como observado, o sistema látero-sensorial de espécies subterrâneas sofre importantes modificações, que podem ser relacionadas a mecanismos de compensação sensorial pela ausência da informação sensorial visual nesses ambientes (BARR, 1967, 1968; LANGECKER, 2000; MONTGOMERY; COOMBS; BAKER, 2001; CULVER; WHITE, 2005; DEZFULI *et al.*, 2009; POULSON, 2010). Em geral, como discutido acima, essas modificações se refletem na redução dos canais e hiperdesenvolvimento dos neuromastos super-

ficiais. Curiosamente, mesmo em espécies não consideradas subterrâneas, mas que vivem em ambientes confinados, como fendas ou fissuras, padrões semelhantes em relação ao sistema látero-sensorial podem ser observados. Em *Typhlogobius californiensis* (Perciformes: Gobiidae), por exemplo, os canais são reduzidos e fragmentados, podendo ser substituídos por neuromastos superficiais, e há inclusive variabilidade no padrão de poros (AHNELT; SCATTO-LIN, 2003).

As espécies subterrâneas de *Ituglanis* parecem seguir essa tendência, visto que apresentam redução e interrupção dos canais do sistema látero-sensorial cefálico. No entanto, ainda não foi possível comprovar se essa condição está associada a uma maior exposição de neuromastos superficiais. Interessantemente, a redução dos canais é maior nas espécies mais troglomórficas de *Ituglanis*, as de São Domingos, um paralelo também observado pelo menos em duas espécies subterrâneas de *Trichomycterus*, *T. itacarambiensis*, menos troglomórfica, e *T. dali*, mais troglomórfica e com maior redução dos canais (RIZZATO *et al.*, 2010, P. P. Rizzato, obs. pessoal). Portanto, aparentemente as modificações nesse sistema são mais acentuadas quanto mais especializada para o modo de vida subterrâneo a espécie se torna.

Quanto ao fato de a redução dos canais ser uma tendência para a família Trichomycteridae, é importante destacar que as espécies que apresentam maior redução apresentam um modo de vida críptobiótico e em ambientes confinados, quer seja sob rochas (*Silvinichthys*, ARRATIA, 1998), em meio ao folhiço e à areia (*Sarcoglanis* e *Malacoglanis*, MYERS; WEITZMANN, 1966; *Listrura* e *Glanapteryx*, SCHAEFER *et al.*, 2005; DE PINNA; WOSIACKI, 2003), em ambientes freáticos (*Silvinichtys bortayro*, FERNÁNDEZ; DE PINNA, 2005) ou intersticiais (*Pygidianops* e *Typhlobelus*, SCHAEFER *et al.*, 2005; DE PINNA; WOSIACKI, 2003). Mesmo o denominado “clado C” de Trichomycteridae, que incluiria Trichomycterinae e demais subfamílias mais derivadas do clado TSVSG (DE PINNA, 1992, 1998; BOCKMANN; CASATTI; DE PINNA, 2004; DATOVO; BOCKMANN, 2010) e cujas espécies são mais associadas a um modo de vida mais críptico em meio à rocha ou folhiço ou mesmo enterrados no substrato, apresentam reduções significativas do sistema látero-sensorial cefálico (como a interrupção do canal infraorbital, DE PINNA, 1992; DATOVO; BOCKMANN, 2010), quando comparados com as espécies mais basais das subfamílias Trichogeninae e Copionodontinae, que costumam nadar mais na coluna d’água (DE PINNA; WOSIACKI, 2003; SAZIMA, 2004; DE PINNA *et al.*, 2010; ZANATA; PRIMITIVO, 2013).

Portanto, a redução dos canais do sistema látero-sensorial cefálico parece estar envolvido não apenas com o modo de vida subterrâneo, mas sim com modos de vida mais crípticos e em ambientes confinados, e a redução mais acentuada observada em espécies subterrâneas

ou intersticiais seria uma condição mais avançada dessa tendência. Além disso, o fato de essa tendência estar presente em espécies epígeas aparentadas às subterrâneas, sugere que esse caráter seria mais uma pré-adaptação do grupo ao modo de vida em ambientes hipógeos.

3.8 Encéfalo

O encéfalo das espécies de *Ituglanis* segue o padrão geral descrito por Kotrschal, Van Staaden, Huber (1998) para os peixes actinoptérgios: o cordão espinhal se funde rostralmente ao tronco cerebral (mielencéfalo) e ao *tegumentum* do mesencéfalo e diencéfalo; o cerebelo forma-se no teto dorsal do encéfalo, e um par de lobos ópticos cobrem o mesencéfalo; o telencéfalo consiste de hemisférios pareados; e os bulbos ou lobos olfatórios se conectam ao telencéfalo rostralmente (Fig. 52).

A região mais anterior (rostral) é formada pelos lobos olfatórios, que não são distanciados do telencéfalo como é comum em bagres (KAPOOR *et al.*, 2003; CAPRIO; FINGER, 2003), mas se encontram adjacentes a ele (*i. e.*, são sésseis), unidos por trato olfatórios curtos e largos. Apenas nos espécimes maiores, ocorre separação entre os lobos olfatórios e o telencéfalo, com a formação de um trato olfatório alongado, o que sugere que esse alongamento nessas espécies ocorre ao longo do desenvolvimento ontogenético (Fig. 53). Os lobos nasais são protegidos dorsalmente pelos ossos etmoides laterais, pela porção anterior dos frontais, e por uma membrana de tecido conectivo que une as margens dorsais dos laterais etmoides e a margem anterior dos frontais. Anteriormente a cada lobo olfatório prolonga-se o nervo olfatório, que sai por uma abertura anterior no etmoide lateral e percorre ventralmente a cavidade nasal, ramificando-se em uma série de nervos que se dirigem às lamelas da narina.

Posterior aos lobos olfatórios está o telencéfalo, formado por dois hemisférios bem desenvolvidos e alongados rostro-caudalmente, sendo protegidos dorsalmente pelos frontais. O telencéfalo é contínuo ao diencéfalo posterior e ventralmente, mas pouco dessa estrutura é visível em vista dorsal. O diencéfalo é contínuo, dorso-lateralmente, aos lobos ópticos, estruturas pouco desenvolvidas, de formato arredondado, posicionadas nas bordas ântero-laterais do cerebelo. Os lobos ópticos consistem do teto óptico (*tectum opticum*), que forma uma capa dorsal sobre o lobo óptico, e do *torus semicircularis*, não visível dorsalmente, mas que ocupa grande parte do volume interno dos lobos ópticos em bagres (NIEUWENHUYTS, 1982).

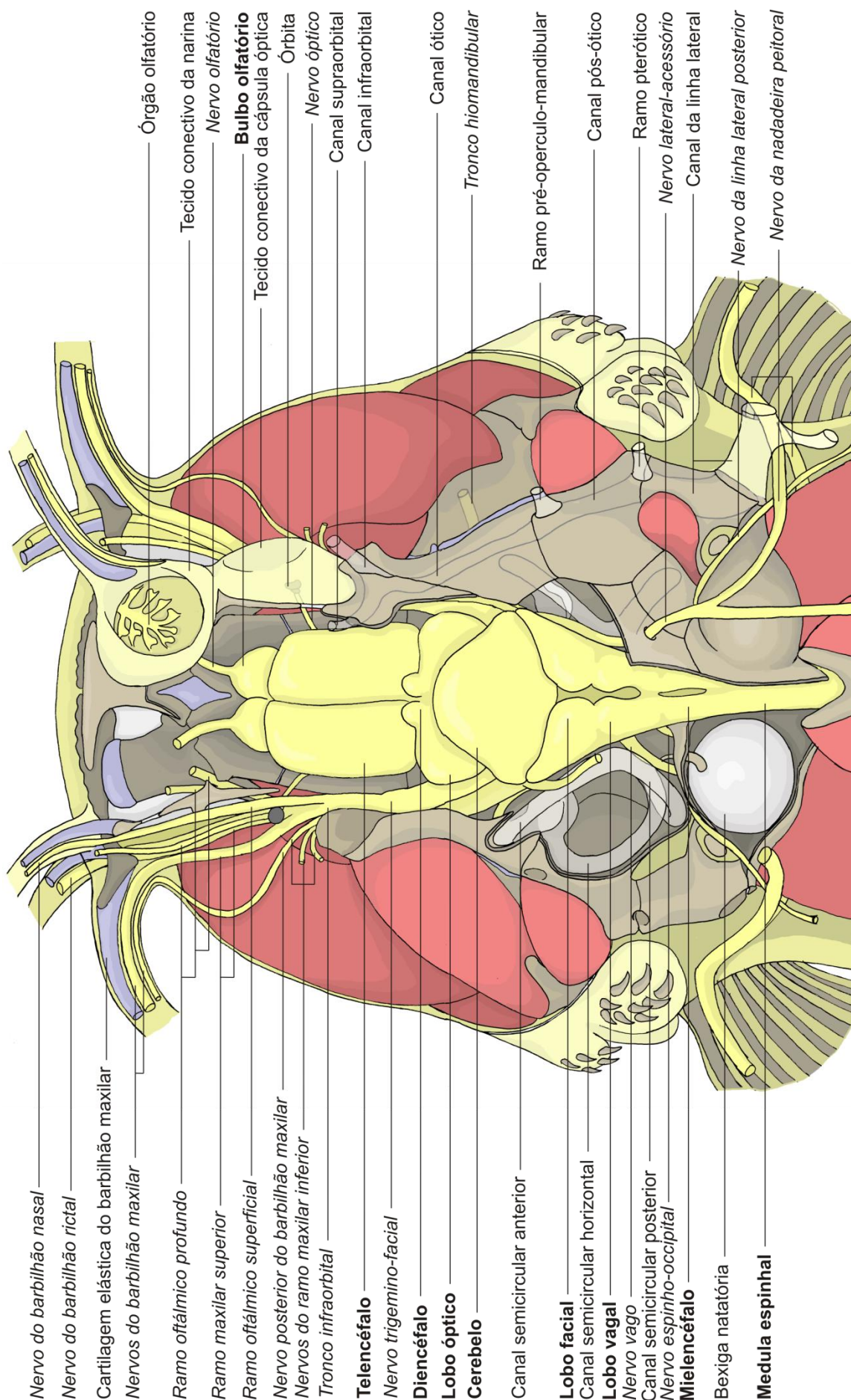
O cerebelo, em geral a parte mais conspícua do encéfalo, é uma estrutura ímpar e mediana, arredondada, e que está envolvida pelos lobos ópticos, lateral e anteriormente, e pelos lobos faciais, lateral e posteriormente. O cerebelo apresenta-se dobrado anteriormente, cobrin-

do parte dos lobos ópticos. Embora indistinguíveis nas espécies analisadas, três partes principais formam o cerebelo: o *corpus cerebelli*, que consiste na estrutura mediana principal, a *valvula cerebelli*, uma estrutura ventral encoberta pela região anterior dobrada do *corpus cerebelli* e não visível dorsalmente, e os *lobi vestibulolateralis*, que nos teleósteos formam uma estrutura compacta denominada *eminentia granulares*, e que nos *Ituglanis* ocupa as regiões mais laterais do cerebelo, unindo-o lateralmente aos lobos faciais. O cerebelo, os lobos ópticos e faciais são protegidos dorsalmente pelos ossos frontais e parieto-supraoccipital.

Posteriores ao cerebelo se encontram os lobos faciais e vagais, bem desenvolvidos, sendo este contínuo ao mielencéfalo, que sai pelo crânio através do forâme magno e é contínua ao tubo nervoso. Os lobos faciais são estruturas pares muito desenvolvidas, posicionadas posteriormente ao cerebelo e chegando a encobrir parcialmente a margem posterior deste. Em alguns espécimes, as margens internas dos lobos faciais tocam-se medialmente. Os lobos vagais são posteriores e contínuos aos faciais, e são também bastante desenvolvidos, tocando-se medialmente em sua porção anterior e posterior. Caudalmente, os lobos vagais são contínuos ao mielencéfalo e ao tubo nervoso.

Os canais semicirculares do ouvido interno situam-se lateralmente aos lobos faciais e vagais. Posteriormente a cada ouvido interno estão as bexigas natatórias, de forma aproximadamente arredondada, encobertas pela cápsula óssea de weber. Os ossículos do aparato de Weber conectam a bexiga natatória ao ouvido interno, permitindo a transmissão de estímulos sonoros (WEBER, 1820; LECHNER; LADICH, 2008).

Figura 52 (página seguinte). Vista dorsal da região cefálica de *Ituglanis ramiroi*, mostrando os principais nervos e regiões do encéfalo, e demais estruturas cefálicas analisadas no presente projeto. A pele, alguns músculos, outros tecidos moles, e ossos foram removidos ou parcialmente removidos. Nomes em negrito se referem a partes do Sistema Nervoso Central (encéfalo e medula espinhal) e nomes em itálico, a partes do Sistema Nervoso Periférico (nervos).



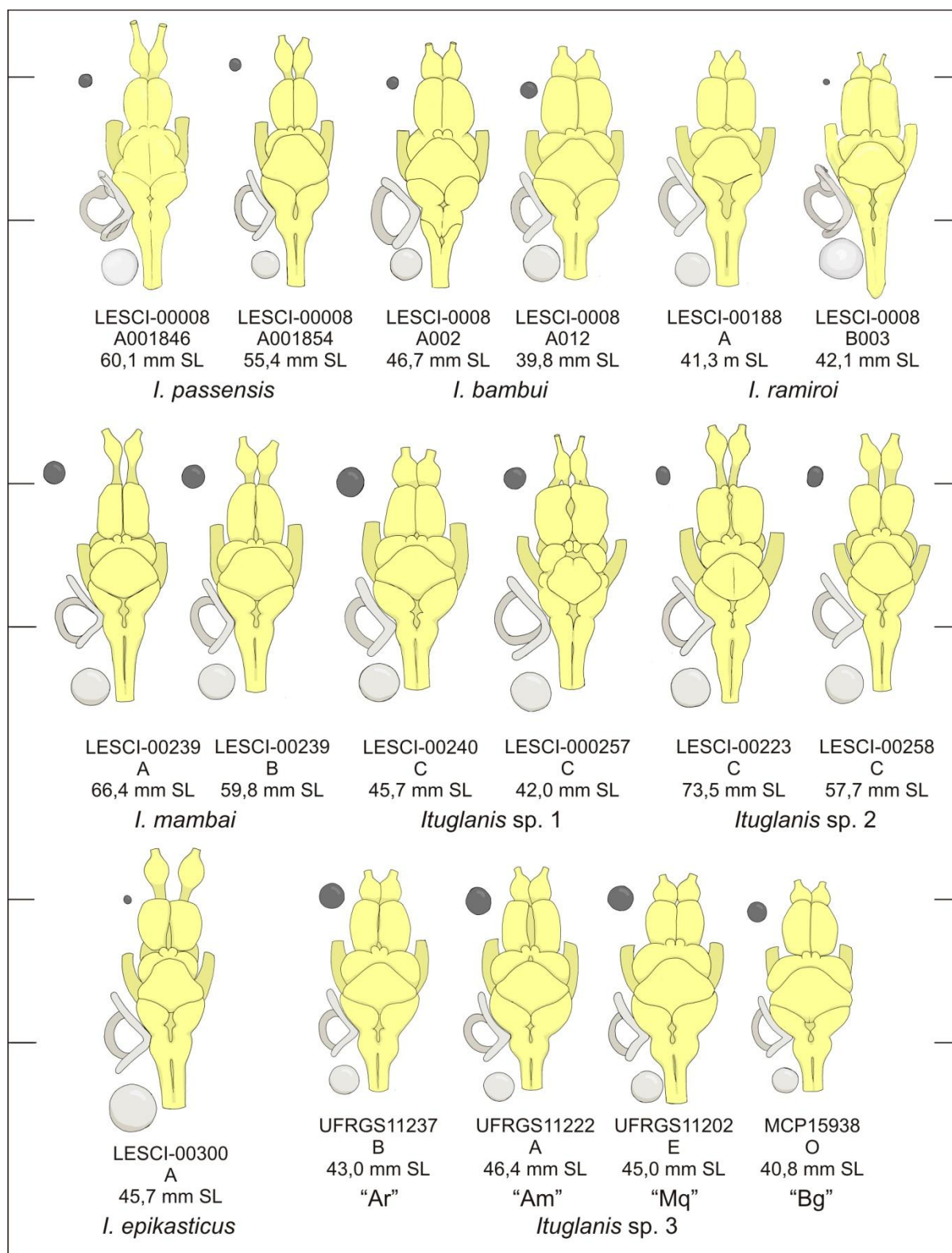


Figura 53. Desenhos esquemáticos simplificados, em vista dorsal, do encéfalo e estruturas sensoriais adjacentes (do lado esquerdo) das espécies subterrâneas de *Ituglanis* e de quatro espécimes da epígea *Ituglanis* sp. 3. São mostrados para cada espécime, o lote a que pertence, a identificação do espécime no lote e seu comprimento padrão em milímetros (mm SL). Para a identificação das diferentes regiões do encéfalo, referir-se à Figura 52.

O padrão geral do encéfalo nas espécies de *Ituglanis* analisadas é bastante semelhante, e a existência de grande variabilidade intraespecífica dificulta as comparações. Ao menos parte dessa variabilidade observada deve-se a artefatos produzidos pela fixação e preservação do espécime. Outra fonte de variabilidade em potencial é o fato de várias regiões do encéfalo apresentarem crescimento alométrico de acordo com o desenvolvimento ontogenético (KOTESHCHAL; VAN STAADEN; HUBER, 1998). Por essa razão, foram selecionados espécimes com mais de 40 mm SL, mas mesmo assim ainda observamos variabilidade em espécimes da mesma espécie, mas de diferentes tamanhos (compare, por exemplo, o comprimento do trato olfativo entre os dois espécimes de *I. mambai*, Fig. 53). A glândula pineal, posicionada anteriormente ao cerebelo, em posição mediana em relação à porção posterior do telencéfalo, apresenta-se intimamente relacionada à porção interna dos ossos frontais, sendo muitas vezes perdida na dissecação. Por essa razão, essa estrutura não foi analisada no presente trabalho. No entanto, aparentemente essa estrutura apresenta-se mais desenvolvida nas espécies epígeas.

De forma geral, pela análise dos tamanhos relativos das diferentes regiões do encéfalo nas espécies de *Ituglanis*, é possível inferir algumas informações sobre a importância relativa das diferentes modalidades sensoriais. Os lobos ópticos pouco desenvolvidos, condição comum em bagres quando comparados a outros teleósteos, especialmente os diurnos (KAPOOR *et al.*, 2003), sugerem menor dependência de informações sensoriais visuais, o que se encaixa com o menor desenvolvimento dos olhos nas espécies do gênero. Em *Trichogenes longipinnis* (Trichogeninae) e *Copionodon orthiocarinatus* (Copionodontinae), que apresentam olhos mais desenvolvidos, os lobos ópticos são igualmente mais desenvolvidos (F. Pupo e M. Brito, inform. pessoal), sugerindo maior dependência visual nessas espécies. Nas espécies de Trichomycterinae, os lobos ópticos são menos desenvolvidos, especialmente nas espécies com olhos menores, por exemplo, *T. brasiliensis* (mas com exceções nas espécies que apresentam olhos maiores, como *Bullockia maldonadoi*, F. Pupo e M. Brito, inform. pessoal). Isso sugere que, nas espécies de Trichomycterinae, especialmente em *Ituglanis*, há uma tendência a uma diminuição da importância relativa da informação sensorial visual, com consequente redução do tamanho dos olhos acompanhada de redução dos lobos ópticos no encéfalo.

A redução dos lobos ópticos foi reportada para várias espécies subterrâneas. Em Amblyopsidae, o volume do lobo óptico reduz com o aumento do troglomorfo, mesmo considerando que a espécie epígea, *Chologaster cornuta*, já apresenta olhos e lobos ópticos reduzidos, relacionados ao seu modo de vida noturno (POULSON, 1963; NIEMILLER; POULSON, 2010). Em Ictaluridae, os lobos ópticos das espécies subterrâneas *Trogloglanis pattersoni* e *Satan eurystomus*, são bastante reduzidos quando comparados aos das espécies epígeas, sendo

que as camadas do *tectum opticum*, especialmente as mais externas, são as mais reduzidas (LUNDBERG, 1982; LANGECKER; LONGLEY, 1993). Na espécie subterrânea *Astyanax hubbsi*, os lobos e nervos ópticos são consideravelmente menores do que os da espécie epígea (RIEDEL, 1997). Em *Typhlogarra widdowsoni* os lobos ópticos são bastante reduzidos quando comparados à epígea *Garra rufa*, com reduções nas diferentes camadas (MARSHALL; THINÉS, 1958). Lundberg (1982) cita a redução nos lobos ópticos também em *Phreatobius* e *Caecobarbus*.

Em *Astroblepus pholeter*, em contrapartida, os lobos ópticos apresentam tamanho similar ao da epígea *A. grixalvii* (KAPOOR *et. al.*, 2003). Trajano (1994), ao comparar a espécie subterrânea *Pimelodella kronei* com sua possível espécie-irmã epígea, *P. transitoria*, observou uma redução menos acentuada dos lobos ópticos (= mesencéfalo) do que nas demais espécies subterrâneas, e argumenta que a razão para isso reside no fato de a visão já ser uma modalidade sensorial de importância secundária para *P. transitoria*. A função secundária da visão seria, segundo ela, consistente com uma hipótese de preadaptação à vida cavernícola em bagres em geral, e *Pimelodella* em particular.

Em relação às espécies subterrâneas de Trichomycteridae, em espécimes de uma população subterrânea de *Trichomycterus guianense*, Nalbant e Linares (1987) observaram lobos ópticos bastante desenvolvidos. Na também subterrânea *T. chaberti*, no entanto, os lobos ópticos são pouco desenvolvidos, similares aos de *Ituglanis* e marcadamente menores que os da espécie epígea que ocorre na região, *T. cf. barbouri* (POUILLY; MIRANDA, 2003: Fig. 4b). Nas espécies analisadas no presente trabalho, observamos uma sutil diferença no tamanho dos lobos ópticos nas espécies subterrâneas em relação às epígeas (Fig. 53). Essa diferença apenas sutil sugere que, assim como ocorre em *P. kronei* e *A. pholeter*, a informação sensorial visual provavelmente já apresenta, de fato, uma importância secundária para as espécies de *Ituglanis*, de forma que a redução dos lobos ópticos observada nas espécies subterrâneas não contrastasse tanto com a condição dessa estrutura nas espécies epígeas. A redução dos olhos e dos lobos ópticos em Trichomycterinae, e principalmente em *Ituglanis*, corrobora essa ideia e sugere que a menor dependência visual nesses grupos constituiria, assim como em *Pimelodella* e nos bagres em geral, uma preadaptação para o modo de vida subterrâneo.

Por outro lado, destaca-se no encéfalo das espécies de *Ituglanis* analisadas o grande desenvolvimento do mielencéfalo, mais especificamente dos lobos vagais e, principalmente, dos faciais. Os lobos faciais e vagais costumam ser bastante desenvolvidos nos bagres em geral (NIEUWENHUYIS, 1982), e isso se relaciona com o grande número de papilas gustativas presentes nesses peixes, especialmente nos barbilhões (HERRICK, 1906; EVANS, 1931; A-

TEMA, 1971; ERAM; MICHEL, 2005). Atema (1971) demonstrou que existem dois grupos funcionais de papilas gustativas em bagres: as papilas gustativas inervadas pelo nervo facial, que se distribuem por toda a superfície externa desses peixes, especialmente concentrados nos barbilhões, lábios e região anterior da boca, e as papilas inervadas pelo nervo vago, as quais se distribuem na porção posterior da boca e nos arcos branquiais. Esses dois grupos estão relacionados com diferentes respostas funcionais e comportamentais: as papilas inervadas pelo nervo facial estariam mais relacionados com a localização do alimento, enquanto que as inervadas pelo vago estariam relacionadas com a seleção das partículas alimentares na boca e subsequente deglutição ou rejeição (EVANS, 1940; ATEMA, 1971; ERAM; MICHEL 2005).

De acordo com a importância relativa de cada tipo de papilas, há maior desenvolvimento de cada um desses lobos no encéfalo. Por exemplo, Miller e Evans (1965) observaram que, nas espécies de *Catostomidae* (Cypriniformes) que apresentam mais papilas distribuídas nos lábios, os lobos faciais são mais desenvolvidos que os vagais, enquanto que nas espécies com órgãos palatais bem desenvolvidos, ocorre o inverso. Segundo Evans (1931), os Siluriformes apresentariam os lobos vagais similares aos dos outros peixes, mas os faciais seriam muito desenvolvidos em consequência do hiperdesenvolvimento das papilas superficiais, especialmente as presentes nos barbilhões. Curiosamente, em espécies de Cypriniformes que apresentam barbilhões desenvolvidos, Evans (1931) observou também lobos faciais mais desenvolvidos. Isso evidencia a relação íntima entre o hiperdesenvolvimento dos lobos faciais e a maior dependência da gustação como uma modalidade sensorial de localização de alimento, através das papilas gustativas superficiais, especialmente as distribuídas nos barbilhões.

F. Pupo e M. Brito (inform. pessoal) observaram que as espécies de *Trichomycterinae*, de uma forma geral, são caracterizadas por um hiperdesenvolvimento dos lobos faciais (identificados pelos autores como “cristas cerebelares”). Isso sugere que nessas espécies, a gustação é uma importante fonte de informação sensorial, sendo utilizada para localização de alimento, na qual os barbilhões desempenham uma importante função. De fato, observações comportamentais dessas espécies evidenciam essa condição: os indivíduos costumam forragear passando seus barbilhões e boca pelo substrato, às vezes enterrando o focinho com movimentos ondulatórios do corpo, na busca por partículas alimentares; quando parados, enterrados ou entocados, costumam deixar seus barbilhões bastante estendidos, de forma a capturar possíveis estímulos sensoriais gustativos (e também mecânicos; Fig. 54).

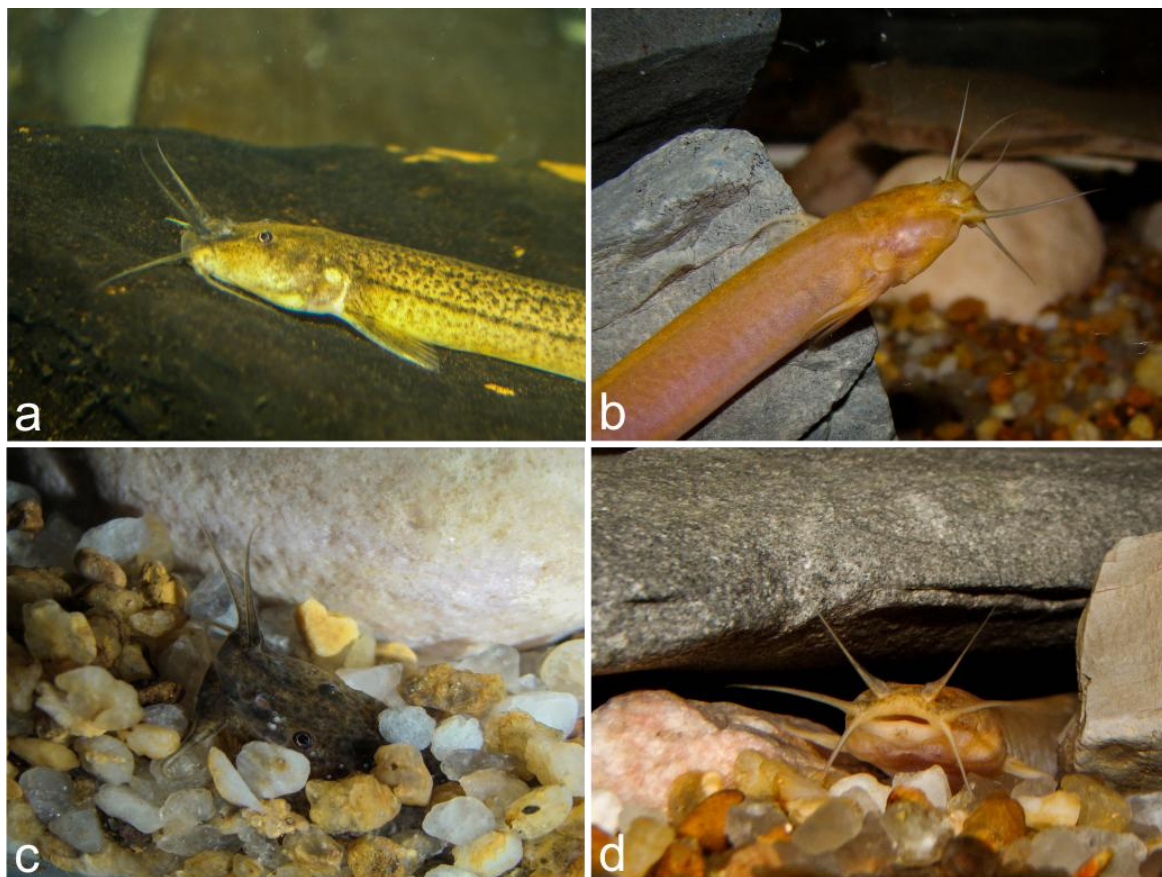


Figura 54. Indivíduos de *Trichomycterus* sp (a e c) e de *Ituglanis passensis* (b e d) mantidos em cativeiro, mostrando como as espécies de Trichomycterinae costumam estender os barbilhões quando em repouso, a fim de captar estímulos gustativos e mecânicos. a: indivíduo repousado sobre uma lasca de pedra, com os barbilhões nasais e maxilares estendidos e os rictais repousados sobre a pedra. b: indivíduo repousado sobre um fundo rochoso, com a cabeça livre e os três pares de barbilhões estendidos. c: indivíduo enterrado no substrato, os barbilhões nasais e maxilares estendidos acima do substrato. d: indivíduo entocado, os três pares de barbilhões estendidos para fora da toca. Fotos: P. P. Rizzato©.

Quando comparamos, no entanto, as espécies subterrâneas de *Ituglanis* com a epígea, não observamos diferença significativa no grau de desenvolvimento dos lobos faciais e vagais. Na verdade, algumas das espécies subterrâneas (*e. g.*, *I. ramiroi*) apresentam essas estruturas menos desenvolvidas que as da espécie epígea analisada. Em um ambiente caracterizado de forma geral por ausência de luz e restrições alimentares, a capacidade de encontrar alimento utilizando outras modalidades sensoriais seria uma característica altamente vantajosa, e seria de se esperar uma forte seleção no sentido de um hiperdesenvolvimento de outras modalidades sensoriais, sendo a gustação uma provável candidata. No entanto, nas espécies subterrâneas analisadas até então, os lobos faciais e vagais não apresentam modificações significativas.

Segundo Niemiller e Poulson (2010), em Amblyopsidae a gustação não constitui uma importante modalidade sensorial, e os lobos faciais e vagais são muito pouco desenvolvidos, sendo dificilmente reconhecidos no encéfalo. Lundberg (1982) e Langecker e Longley (1993)

observaram uma redução dos lobos faciais e vagais nas espécies subterrâneas *Trogloglanis pattersoni* e *Satan eurystomus* (Ictaluridae), sugerindo, contrariamente ao esperado, uma redução da importância dessa modalidade sensorial em relação às epígeas. Em *Pimelodella kronei*, Trajano (1994) também observou os lobos faciais e vagais (= mielencéfalo) reduzidos em comparação com *P. transitoria*. Marshall e Thinés (1958) observaram que os lobos faciais e vagais de *Typhlogarra widdowsoni* não são marcadamente mais desenvolvidos do que os de *Garra rufa* ou das demais espécies Cyprinidae, e relacionam isso com o pouco desenvolvimento das papilas gustativas nessa espécie. Finalmente, em *Trichomycterus chaberti*, Pouilly e Miranda (2003) observaram apenas uma sutil redução dos lobos faciais e vagais (= rombencéfalo) em comparação com a epígea *T. cf. barbouri*.

O fato de as regiões do encéfalo relacionadas à gustação não serem mais desenvolvidas nas espécies subterrâneas acima citadas não significa que essa modalidade seja de importância secundária para essas espécies. Na verdade, à exceção dos ambliopsídeos, todas as espécies acima pertencem a dois grupos, Siluriformes e Cypriniformes, nos quais a gustação já é bastante desenvolvida, especialmente pela presença dos barbilhões, e portanto pode constituir uma preadaptação para a sobrevivência no ambiente subterrâneo. Isso justificaria a ausência de modificações adicionais no sentido de um hiperdesenvolvimento dessa modalidade sensorial nas espécies subterrâneas. Dois contra-exemplos interessantes são as espécies *Poecilia mexicana* (Cyprinodontiformes) e *Astyanax mexicanus* (Characiformes), que pertencem a grupos predominantemente visualmente orientados, e nesses casos, a gustação é mais desenvolvida nas espécies subterrâneas, pelo aumento do número de papilas gustativas principalmente na região da boca (SCHEMMEL, 1967; PARZEFALL, 2001; BOUDRIOT; REUTTER, 2001).

O cerebelo, área relacionada com a orientação espacial, propriocepção, coordenação motora e movimentação dos olhos (KOTRSCHAL; VAN STAADEN; HUBER, 1998), é relativamente reduzido nas espécies de *Ituglanis* em geral, o que se relaciona com seu modo de vida mais bentônico. Em *Trichogenes longipinnis* (Trichogeninae) e *Copionodon orthiocarinatus* (Copionodontinae), espécies que exploram mais a coluna d'água, o cerebelo é ligeiramente mais desenvolvido, enquanto que em *Listrura camposi* (Glanapteryginae) e *Stauroglanis gouldingi* (Sarcoglanidinae), espécies fortemente bentônicas e que vivem em meio ao folhoso ou areia, o cerebelo é bastante reduzido (F. Pupo e M. Brito, inform. pessoal). Comparando as espécies subterrâneas de *Ituglanis*, observa-se um sutil aumento da área do cerebelo, o qual chega a cobrir dorsalmente uma região maior do diencéfalo (Fig. 53). Esse ligeiro incremento no tamanho do cerebelo pode estar relacionado com uma maior exploração da coluna d'água pelas espécies subterrâneas de *Ituglanis* (BICHUETTE, 2003; ver abaixo). Em Am-

blyopsidae, Poulson (1963) e Niemiller e Poulson (2010) observaram um aumento significativo do tamanho do cerebelo nas espécies subterrâneas em relação à epígea. Em Ictaluridae, Langecker e Longley (1993) observaram hipertrofia do cerebelo nas subterrâneas *Trogloglanis pattersoni* e *Satan eurystomus*. Em *Trichomycterus chaberti*, o cerebelo é gradualmente maior que na epígea *T. cf. barbouri*. Em *Pimelodella kronei*, porém, o cerebelo (metencéfalo) é menor que em *P. transitoria*.

Não foi observada diferença significativa no telencéfalo das espécies subterrâneas de *Ituglanis* quando comparadas às epígeas. O telencéfalo é responsável por integrar as informações sensoriais de virtualmente todas as modalidades, especialmente da olfação (KOTRSCHAL; VAN STAADEN; HUBER, 1998), e também pela expressão de alguns comportamentos espécie-específicos e de aprendizado (TRAJANO, 1994). Essa região é bastante hipertrofiada nas espécies subterrâneas de Amblyopsidae (POULSON, 1963; NIEMILLER; POULSON, 2010) e de Ictaluridae (LUNDBERG, 1982; LANGECKER; LONGLEY, 1993), e também em *Typhlogarra widdowsoni* (MARSHALL; THINÉS, 1958), *Trichomycterus chaberti* (POUILLY; MIRANDA, 2003) e *Pimelodella kronei* (TRAJANO, 1994). Trajano (1994) cita ainda a hipertrofia do telencéfalo nas espécies subterrâneas *Uegitglanis zammaranoi* (Clariidae) e *Phreatichthys andruzzi* (Cyprinidae).

Similarmente, os lobos olfatórios das espécies subterrâneas de *Ituglanis* não diferem dos das espécies epígeas. Na verdade, a análise da estrutura interna dos órgãos olfatórios mostra que as espécies subterrâneas costumam apresentar um número menor de lamelas do que as epígeas (Fig. 55 e 56). Além disso, a região do encéfalo relacionada com a interpretação da informação sensorial olfativa, o telencéfalo, não apresenta hiperdesenvolvimento nas espécies subterrâneas de *Ituglanis* (ver acima). Esses dados sugerem que, aparentemente, não há nenhum incremento da capacidade olfativa nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*.

Nas demais espécies subterrâneas, a importância da olfação varia, bem como a condição dos órgãos olfatórios e dos centros olfativos no encéfalo. Nas espécies subterrâneas de Amblyopsidae, por exemplo, Niemiller e Poulson (2010) reportam um aumento no número de lamelas olfatórias e da área superficial das rosetas olfatórias da narina, embora sem diferença no tamanho dos lobos olfatórios. No entanto, os mesmos autores argumentam que, a despeito dessas modificações, aparentemente não há aumento da capacidade olfatória nessas espécies, e que a principal modalidade sensorial nos ambliopsídeos subterrâneos seria o sistema látero-sensorial. Nas formas subterrâneas de *Astyanax*, Borowsky (2010) e Jeffery e Strickler (2010) citam uma maior sensibilidade olfatória, embora apresentem um menor número de lamelas que as formas epígeas (WILKENS, 1988; TRAJANO, 1994). Langecker e Longley (1993)

observaram uma ligeira redução dos lobos olfatórios em *Satan eurystomus*, sugerindo uma reduzida importância da olfação, mas em *Trogloglanis pattersoni*, observaram aumento da narina e do telencéfalo, argumentando que isso estaria relacionado com um incremento da olfação nessa espécie, mesmo sem nenhuma modificação visível nas rosetas olfatórias (LUNDBERG, 1982).

Em *Phreatichthys andruzzi* e *Uegitglanis zammaranoi*, nenhuma modificação relacionada a olfação foi detectada, segundo Berti e Messana (2010), apesar do hiperdesenvolvimento do telencéfalo (TRAJANO, 1994), sugerindo que esse hiperdesenvolvimento está relacionado a outras funções dessa região do encéfalo. Em *Clarias cavernicola*, Berti e Messana (2010) observaram uma sutil redução do aparato olfatório. Segundo Marshall e Thinés (1958), em *Typhlogarra widdowsoni*, os órgãos olfatórios são normalmente desenvolvidos, e comparando *Pimelodella kronei* e *P. transitoria*, Trajano (1994) não observou nenhuma modificação estrutural no órgão olfatório, à exceção do número de lamelas, que é menor na espécie subterrânea. Em *Trichomycterus chaberti*, Pouilly e Miranda (2003) não analisaram os lobos olfatórios ou a estrutura interna da narina, mas sugerem que a olfação possa ser mais desenvolvida uma vez que o telencéfalo é hipertrofiado.

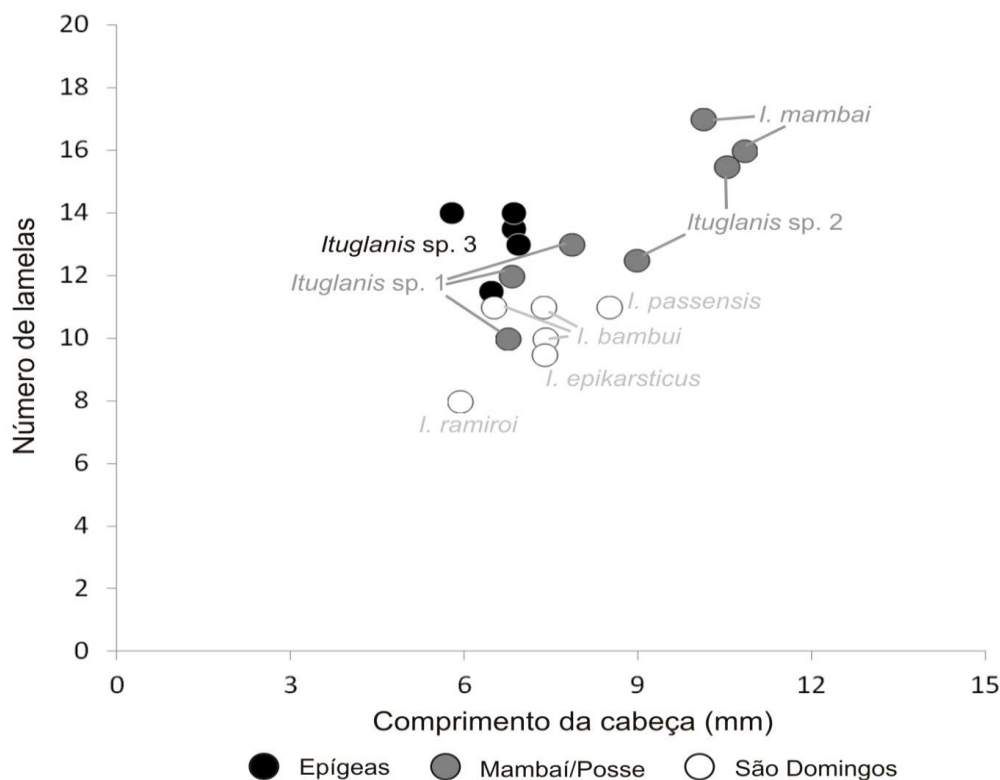


Figura 55. Gráfico do número de lamelas (expresso como a média bilateral de cada espécime) nos órgãos nasais das espécies analisadas, em relação ao comprimento da cabeça (em milímetros). Os espécimes são identificados pelas cores do grupo de espécies a que pertencem.

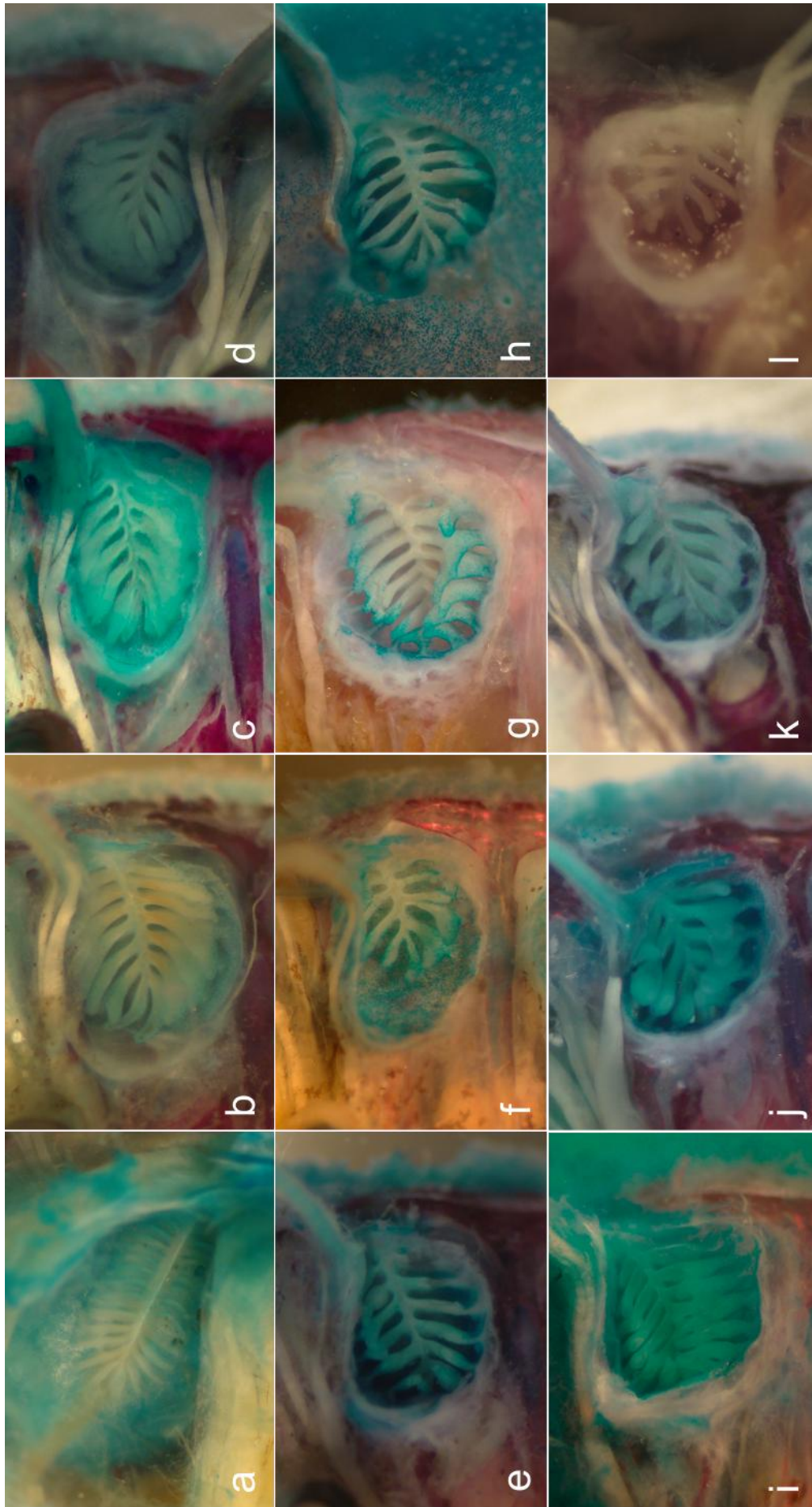


Figura 56. Órgãos nasais parcialmente dissecados de alguns espécimes das espécies analisadas. a: *Glaphyropoma spinosum*, LESCI-00239, B. b-d: *Ituglanis* sp. 3; b: “Cav1”, UFRGS-11222, A, 46,4 mm SL; c: “NRom”, UFRGS-11237, B, 43,0 mm SL; d: “Cav2”, UFRGS-11202, E, 45,0 mm SL. e-f: *Ituglanis* sp. 1; e: LESCI-00240, C, 45,7 mm SL; f: LESCI-00257, C, 42,0 mm SL. g-h: *Ituglanis* sp. 2; g: LESCI-00223, C, 73,5 mm SL; h: LESCI-00258, C, 57,5 mm SL. i: *I. mambai*, LESCI-00239, A, 66,4 mm SL. j: *I. bambui*, LESCI-00151, A002, 46,7 mm SL. k: *I. epikarsiticus*, LESCI-00300, A, 45,7 mm SL. l: *I. ra-miroi*, LESCI-00150, B003, 42,1 mm SL. a, d, l: lado direito; demais: lado esquerdo. Fotos: P. P. Rizzato©.

Existem ainda duas importantes estruturas, relacionadas ao encéfalo e às capacidades sensoriais das espécies subterrâneas de *Ituglanis*, que apresentam modificações significativas quando comparadas às epígeas: os canais semicirculares do ouvido interno e a bexiga natatória. A bexiga natatória (ou bexiga de gás) tem como principal função, na maioria dos peixes, o controle da flutuabilidade na água, mas em alguns grupos, denominados “especialistas” (= “*hearing specialists*”), desempenha também um papel importante na audição, através de conexões, via estruturas acessórias, entre a bexiga e o ouvido interno (LECHNER; LADICH, 2008). Em Otophysi, essa conexão é feita através de um conjunto de ossículos e ligamentos, denominado aparato de Weber, o qual permite a transmissão de sons entre a bexiga natatória (que funcionaria como uma caixa amplificadora) e o ouvido interno, ampliando a capacidade auditiva nas espécies desse grupo (WEBER, 1820; CHARDON; PARMENTIER; VANDEWALLE, 2003; LECHNER; LADICH, 2008).

Em vários grupos de Siluriformes, a bexiga natatória é reduzida, e isso está relacionado com um modo de vida mais bentônico (CHARDON; PARMENTIER; VANDEWALLE, 2003; LECHNER; LADICH, 2008). No entanto, diferentemente de outros grupos de peixes bentônicos, nos quais a bexiga natatória é perdida completamente (*e. g.*, Scorpaeniformes, Gobiidae), nos siluriformes bentônicos ela nunca é perdida, o que sugere que sua retenção deve-se à sua participação na função auditiva (CHARDON; PARMENTIER; VANDEWALLE, 2003; LECHNER; LADICH, 2008). Lechner e Leidich (2008) demonstraram que, apesar de a redução do tamanho da bexiga natatória estar relacionada com uma redução da sensibilidade para frequências mais altas, a capacidade auditiva dessas espécies é ainda muito superior que a de peixes não-“especialistas”. Além disso, o encapsulamento da bexiga natatória e sua aproximação em relação ao ouvido interno, como observado em Loricarioidea, compensam a perda de sensibilidade auditiva para altas frequências devida à redução do volume da bexiga (LECHNER; LADICH, 2008).

As espécies de Trichomycteridae apresentam bexigas natatórias bastante reduzidas, envoltas por uma cápsula óssea (cápsula de Weber) e bem próximas do ouvido interno, quase fundidas ao neurocrânio (AQUINO; SCHAEFER, 2002; DATOVO; BOCKMANN, 2010, veja Figura 52). Essa condição se relaciona com o modo de vida predominantemente bentônico das espécies, principalmente as mais derivadas. As espécies de *Ituglanis* em geral apresentam essa condição, mas ao comparar as espécies subterrâneas de *Ituglanis* com as epígeas, observamos um aumento no volume da bexiga natatória, acompanhado de um aumento também nos canais semicirculares do ouvido (Fig. 53). Essas modificações podem estar relacionadas a duas diferentes modificações nessas espécies em relação ao seu hábito subterrâneo.

A primeira delas seria um incremento na capacidade auditiva dessas espécies. Essa condição seria esperada, como um mecanismo de compensação sensorial pela ausência da informação sensorial visual no habitat subterrâneo; no entanto, pouco ainda se sabe sobre a importância da audição para os peixes subterrâneos (SOARES; NIEMILLER, 2013). Embora a capacidade auditiva das espécies subterrâneas de *Ituglanis* nunca tenha sido testada experimentalmente, observações em campo e em laboratório sugerem que essas espécies apresentam uma maior sensibilidade a estímulos sonoros (M. E. Bichuette e P. P. Rizzato, obs. pess.).

A segunda delas se relaciona com uma maior exploração da coluna d'água. Pela escassez alimentar em geral no ambiente subterrâneo, com o alimento comumente espalhado pelo ambiente, e pela ausência ou escassez de predadores e competidores em seu ambiente aquático, as espécies subterrâneas teriam a possibilidade de explorar mais a coluna d'água, o que poderia resultar em um incremento da bexiga natatória. Essa hipótese é suportada por observações em campo e em laboratório, que demonstram que as espécies subterrâneas passam menos tempo entocadas ou apoiadas no substrato e costumam explorar mais a coluna d'água (Bichuette, 2003; M. E. Bichuette e P. P. Rizzato, obs. pess.).

Poucos autores investigaram a condição da bexiga natatória em peixes subterrâneos. As exceções são Lundberg (1982) e Langecker e Longley (1993), que notaram que nas espécies subterrâneas de Ictaluridae, *Trogloglanis pattersoni* e *Satan eurystomus*, a bexiga natatória é extremamente reduzida e sua posição é ocupada por depósitos de gordura. Langecker e Longley (1993) argumentam que o aumento da deposição de gordura nessas espécies poderia ter causado um relaxamento de pressão seletiva na função de fluotabilidade da bexiga natatória, em combinação com os efeitos das altas pressões hidrostáticas no ambiente dessas espécies, que levou em última instância à redução dessa estrutura. O outro único caso reportado de redução da bexiga natatória em peixes subterrâneos é o de *Astyanax mexicanus*, e segundo Huppopp (1988), estaria relacionado também com maior deposição de gordura nos indivíduos.

Em resumo, pela análise do encéfalo das espécies subterrâneas de *Ituglanis* e comparação com as espécies epígeas aparentadas e com espécies subterrâneas de outros grupos, é possível fazer inferências sobre a importância relativa de algumas das modalidades sensoriais e sua possível relação com o modo de vida subterrâneo. A ausência de informação sensorial visual resulta na redução dos olhos e na redução dos lobos ópticos, embora não seja tão acentuada, uma vez que nas epígeas a visão já não representa uma modalidade sensorial muito desenvolvida. A olfação, contrariamente ao esperado, não apresenta sinais de hiperdesenvolvimento nas espécies subterrâneas, e o sistema látero-sensorial reduzido sugere uma menor importância dessa modalidade mecanossensorial. A principal modalidade sensorial disponível

para as espécies subterrânea parece ser a gustação, como nas espécies epígeas, embora não tenham sido identificadas evidências claras de hiperdesenvolvimento desse sistema. A audição parece desempenhar também um papel importante, como evidenciado pelo incremento do tamanho da bexiga natatória e dos canais semicirculares do ouvido. O maior desenvolvimento da bexiga natatória e o sutil incremento no tamanho do cerebelo se relacionam com uma maior utilização da coluna d'água, que pode estar relacionada com a ausência de predadores e competidores importantes no ambiente aquático e uma maior exploração na busca por alimento. De uma forma geral, portanto, as espécies de *Ituglanis* apresenta características sensoriais preaptativas para o modo de vida subterrâneo, de forma que apenas sutis modificações são observadas nas subterrâneas quando comparadas às suas congêneres epígeas.

3.9 Assimetrias

Já discutimos, anteriormente, a questão da maior assimetria observada no tamanho dos olhos (seção 3.5, “Olhos”) e no número e posição dos poros (seção 3.7, “Sistema látero-sensorial”) nas espécies subterrâneas. Analisamos ainda outros três caracteres bilaterais que poderiam estar sujeitos à maior assimetria nas espécies subterrâneas: o número de raios nas nadadeiras peitorais e pélvicas e o número de costelas. Para essa análise, calculamos a frequência de espécimes assimétricos em relação ao total de espécimes analisados para esses três caracteres em cada espécie. Os gráficos da Figura 57 apresentam os resultados.

Em relação à contagem de raios das nadadeiras peitorais, a subterrânea *I. bambui* se destaca, uma vez que mais da metade dos indivíduos dessa espécie são assimétricos em relação ao número de raios. À exceção dessa espécie, não existe uma diferença marcante na frequência de indivíduos assimétricos entre as espécies subterrâneas e epígeas, nas quais esse número fica em torno de 30 a 40% dos exemplares. Em *I. passensis*, a frequência de indivíduos assimétricos fica em torno de 10%, assim como para as epígeas *I. proops* e *I. ina*, e nos exemplares de *Ituglanis* sp. 3 das localidades de Rio das Almas e Rio Maquiné (*Ituglanis* sp. 3 “Am” e “Mq”).

Quanto ao número de raios das nadadeiras pélvicas, a subterrânea *I. ramiroi* se destaca, uma vez que cerca de 70% dos espécimes apresenta assimetria. Esse dado é interessante, visto que nessa espécie existe tendência à redução das nadadeiras pélvicas, com redução do número de raios e até perda das nadadeiras em alguns exemplares (ver “Nadadeiras pares”, acima). A subterrânea *I. bambui* também apresenta uma alta frequência de espécimes assimétricos, cerca de metade dos exemplares. Nas demais subterrâneas, a frequência de indivíduos

assimétricos também não difere do das epígeas, em torno de 30 a 40%, chegando a cerca de 20% na subterrânea *Ituglanis* sp. n 2 e a cerca de 10% em lotes de *Ituglanis* sp. 3 de três localidades: Rio Maquiné, Rio Bagagem e Rio dos Couros. Não observamos indivíduos assimétricos dentre os seis exemplares de *Ituglanis* sp. 3 do Ribeirão Areias

Por fim, em relação ao número de costelas, na espécie subterrânea que apresenta maior frequência de indivíduos assimétricos, *I. passensis* (cerca de 60%), a frequência é menor do que nos lotes de espécimes de *Ituglanis* sp. 3 das localidades de Rio das Almas e Rio Bezerra. Nas demais espécies subterrâneas, a frequência de indivíduos assimétricos quanto ao número de costelas é de cerca de 50%, exceto em *Ituglanis* sp. 2 na qual a frequência é ainda menor, cerca de 30%.

Os dados sobre a assimetria das espécies subterrâneas mostra uma relação interessante. Para os caracteres que estão sofrendo processo acentuado de redução nas espécies subterrâneas, os olhos e a linha lateral, a assimetria nos indivíduos é maior do que nas espécie epígeas (ver acima). No caso dessas outras características, número de raios das nadadeiras pares e número de costelas, não existe uma diferença na frequência de espécimes assimétricos em comparação com as espécies epígeas. De fato, maior grau de assimetrias, bem como anormalidades e maior variabilidade, é uma condição comum em vários caracteres sofrendo processo de redução, para os quais o relaxamento de pressões seletivas explicaria a alta variabilidade e plasticidade dos caracteres (WILKENS, 2010). Interessantemente, a subterrânea *I. ramiroi*, na qual aparentemente as nadadeiras pélvicas estariam sendo reduzidas (ver “Nadadeiras pares”, acima), foi a que apresentou maior assimetria no número de raios. Para os demais caracteres, nos quais presumivelmente não ocorre redução, a variabilidade não é mais acentuada do que nas epígeas.

Maior plasticidade fenotípica, incluindo maior variabilidade e assimetria em certos caracteres e maior número de anormalidades, é uma condição comumente reportada para espécies subterrâneas de peixes (WILKENS, 1988, 2001, 2010, 2011; POUILLY; MIRANDA, 2003; BOCKMANN; CASTRO, 2010), mesmo para as não troglóbias (POLY; BOUCHER, 1996). Segundo Wilkens (1988, 2010), a maior variabilidade nos caracteres regressivos estaria relacionada com um relaxamento das pressões seletivas para esses caracteres, resultando em um acúmulo de mutações neutras que passam a se manifestar por não serem eliminadas ativamente por força da seleção natural agindo para garantir a funcionalidade do caráter (ver abaixo).

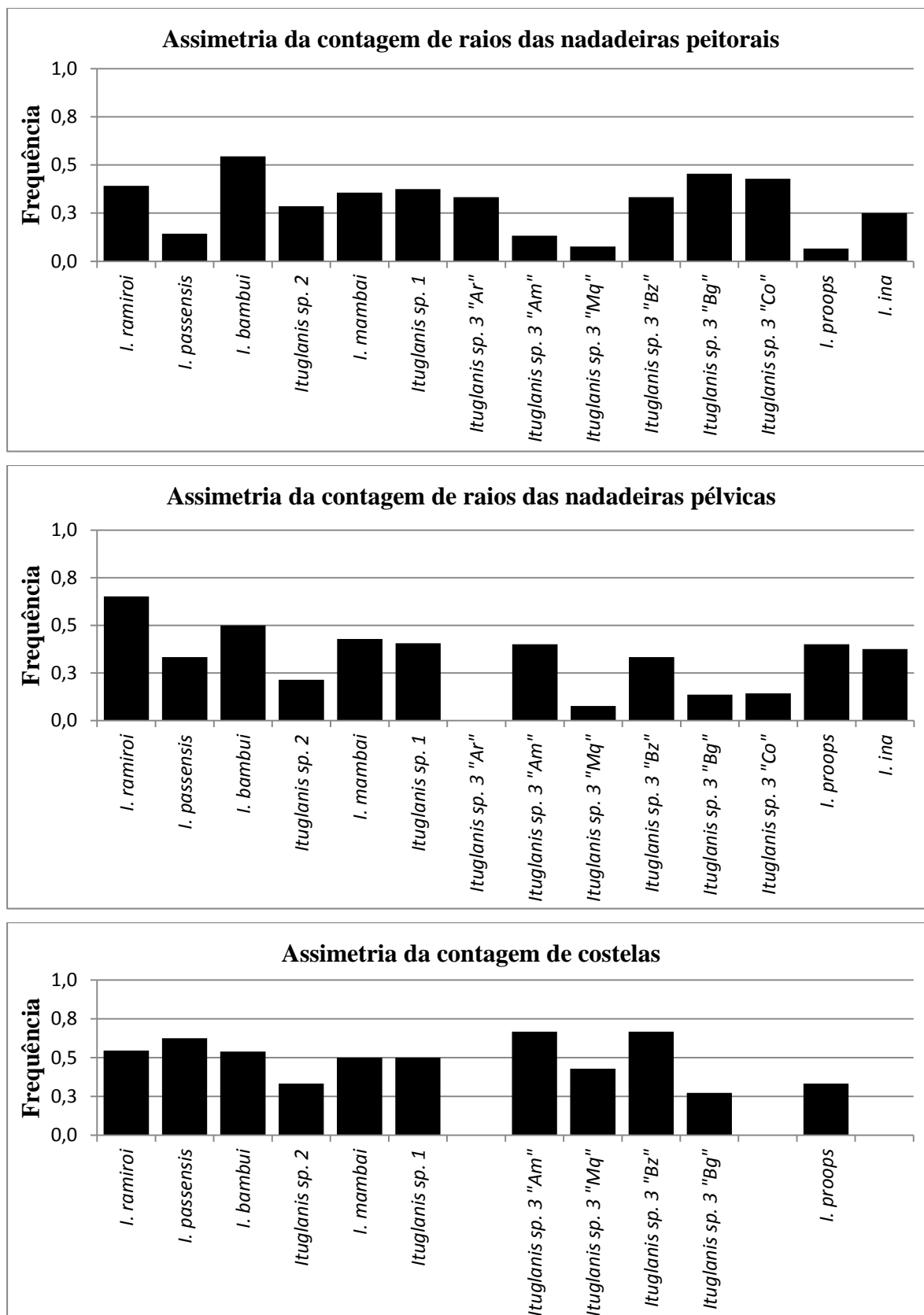


Figura 57. Gráficos da frequência de espécimes assimétricos para a contagem de raios das nadadeiras pares (peitorais e pélvicas) e para o número de costelas.

4. EVOLUÇÃO DOS TROGLOMORFISMOS

Ao compararmos as espécies de *Ituglanis*, observamos uma série de características morfológicas que estão presentes nas espécies subterrâneas, que podem de alguma forma ser relacionadas ao seu modo de vida subterrâneo. Abaixo são listadas e sumarizadas as características identificadas no presente trabalho:

- **Tamanho e alongamento corporal:** espécies subterrâneas que vivem em ambientes confinados tendem a apresentar o corpo menor e mais alongado (e. g., *I. bambui*, *I. ramiroi*, *I. epikarsticus*). Outras espécies que vivem em ambientes mais espaçosos e geralmente de água turbulenta ou sujeitos a enchentes, como riachos de nível de base, retêm tamanhos corporais maiores e corpos mais robustos (e. g., *I. mambai*, *I. passensis*). Ainda, as espécies subterrâneas costumam apresentar redução do número de vértebras, mais acentuada nas espécies mais troglomórficas (as espécies de São Domingos).

- **Nadadeiras pares:** espécies subterrâneas tendem a apresentar nadadeiras peitorais mais longas e com mais raios, enquanto que as pélvicas são do mesmo tamanho e com mesmo número de raios das epígeas ou podem sofrer redução (e. g., *I. ramiroi*, *Ituglanis* sp. 1).

- **Pigmentação:** espécies subterrâneas apresentam redução da pigmentação corporal, com a redução do número de cromatóforos, bem como um maior número de cromatóforos com formas irregulares. Além disso, as espécies mais troglomórficas (e. g. *I. passensis*, *I. ramiroi*) demoram mais tempo para readquirir pigmentação quando expostas à luz, e quando readquirem, readquirem menos que outras espécies menos troglomórficas (e. g., *I. bambui*).

- **Olhos:** espécies subterrâneas apresentam redução do olho, o qual passa a crescer mais lentamente que o das espécies epígeas, bem como maior variabilidade e assimetrias no tamanho do olho. Além disso, nas espécies mais troglomórficas, os olhos sofrem processos de desorganização estrutural, e costumam ser encobertos por pele, dificultando sua visualização externamente (e. g., *I. passensis*, *I. ramiroi*).

- **Barbilhões:** espécies subterrâneas apresentam barbilhões bem desenvolvidos, sendo os maxilares mais longos que os das espécies epígeas em geral. Nas espécies de São Domingos, a taxa de crescimento dos barbilhões também é mais alta.

- **Sistema laterosensorial:** espécies subterrâneas apresentam redução do sistema laterosensorial, com menor número de canais, bem como maior variabilidade no número e posição dos poros. A redução é mais acentuada nas espécies mais troglomórficas (*I. passensis*, *I. epikarsticus*).

- **Encéfalo:** Não existem diferenças muito grandes nas regiões do encéfalo entre as espécies subterrâneas e as epígeas. Nas subterrâneas, os lobos ópticos são ligeiramente reduzidos, relacionados com a redução dos olhos. O telencéfalo e os bulbos olfativos não diferem em relação ao das epígeas, e os órgãos olfativos apresentam menor número de lamelas. Os lobos faciais e vagais são bem desenvolvidos, assim como nas epígeas. O cerebelo é apenas ligeiramente mais desenvolvido do que nas epígeas, enquanto que os canais semicirculares do ouvido interno e a bexiga natatória apresentam um maior desenvolvimento.

- **Assimetrias corporais:** as espécies subterrâneas apresentam maior assimetria no tamanho dos olhos e no número de poros do sistema laterosensorial. Para o número de raios das nadadeiras pares e número de costelas, a assimetria observada nas espécies subterrâneas não é maior do que a das epígeas.

Nem todas as espécies apresentam essas características num mesmo grau, de forma que existe grande variabilidade interespecífica em todos os caracteres, a qual se mistura com a grande variabilidade observada também entre os espécimes de cada espécie. Para algumas dessas características, existem diferentes graus quando comparamos as espécies menos e mais troglomórficas, sugerindo que para estas, houve maior diferenciação após o isolamento subterrâneo, relacionada ou a um maior tempo de isolamento (WILKENS, 1982), ou a outros fatores que tenham acelerado a evolução desses caracteres (TRAJANO, 2007). Esses diferentes graus, no entanto, não são equivalentes entre os diferentes troglomorfismos, ou seja, em uma mesma espécie, algumas das características troglomórficas podem ser mais diferenciadas do que outras, sugerindo que esses caracteres evoluem em mosaico, independentemente um do outro (BICHUETTE; TRAJANO, 2004, 2008). Isso corrobora a ideia de que as espécies tenham se isolado independentemente no ambiente subterrâneo, como sugeriram Bichuette e Trajano (2004, 2008).

Utilizando essas características troglomórficas em conjunto, é possível dividir as espécies entre aquelas menos especializadas para o modo de vida subterrâneo, *Ituglanis* sp. 1 e *I. mambai*, as intermediárias, *Ituglanis* sp. 2 e *I. bambui*, e aquelas mais especializadas, *I. passensis*, *I. ramiroi* e *I. epikarsticus*. Nesse último grupo, são encontradas várias das características troglomórficas em estágios mais avançados, por exemplo, a redução dos olhos, da pigmentação e dos canais do sistema láterosensorial, enquanto que nas demais, embora possa haver troglomorfismos em estágios avançados (por exemplo, o alongamento dos barbilhões em *Ituglanis* sp. 2 e o alongamento do corpo em *I. bambui*), em conjunto elas apresentam menor grau de troglomorfismo.

Evolução progressiva e regressiva:

Os troglomorismos podem ser divididos em progressivos ou regressivos (PECK, 1998; TRAJANO; BOCKMANN, 1999; CHRISTIANSEN, 2012; veja “Introdução”, pág 15). A seguir, discutiremos as características observadas nas espécies subterrâneas, comparando com as características das linhagens epígeas e que, provavelmente, estariam presentes também nas ancestrais, e tentando relacioná-las ao modo de vida subterrâneo.

Troglomorismos progressivos:

- **Maior desenvolvimento do cerebelo, dos canais semicirculares do ouvido interno e da bexiga natatória:** embora não tenhamos analisado essas estruturas em espécies de *Trichomycterus* e em mais espécies de *Ituglanis*, podemos estimar que sejam menos desenvolvidas que nas espécies subterrâneas de *Ituglanis* com base nas consequências de sua função para o comportamento dos indivíduos. As espécies de *Trichomycterus* e *Ituglanis* são animais de fundo, com o costume de se entocar em meio a pedras ou à matéria vegetal acumulada no fundo dos rios, o que sugere que nessas espécies a bexiga natatória e o cerebelo sejam pouco desenvolvidos. Já as espécies subterrâneas apresentam uma maior exploração da coluna d’água, o que pode explicar o maior desenvolvimento dessas estruturas nessas espécies. Além disso, a bexiga natatória conectada ao ouvido interno atua na audição, e o seu maior desenvolvimento pode aumentar a sensibilidade das espécies subterrâneas aos sons, em um mecanismo de compensação sensorial.

- **Aumento das nadadeiras peitorais:** as espécies de *Ituglanis* apresentam nadadeiras peitorais mais curtas e em geral com menos raios que as de *Trichomycterus*. Nas espécies subterrâneas, no entanto, as nadadeiras são mais longas que as das epígeas, e com maior número de raios. Esse aumento do tamanho das nadadeiras pode estar também relacionado com uma maior exploração da coluna d’água, ou ainda com um mecanismo de compensação sensorial, já que as nadadeiras são recobertas por papilas (provavelmente a maioria delas, gustativas), principalmente sobre cada raio e na margem anterior do primeiro raio, o qual é geralmente modificado em uma estrutura filamentosa.

- **Alongamento corporal:** como observado, as espécies de *Ituglanis* já apresentam uma tendência ao alongamento do corpo, quando comparadas às demais espécies de *Trichomycterinae*, especialmente no gênero *Trichomycterus*. Nas subterrâneas, essa tendência é acentuada nas espécies mais troglomórficas, as de São Domingos, e estaria relacionada a ocupação de espaços mais estreitos, e principalmente de aquíferos epicársticos.

- **Alongamento dos barbilhões:** as espécies de *Ituglanis* apresentam barbilhões em geral mais longos que os das demais espécies de Trichomycterinae, especialmente as espécies de *Trichomycterus*. Além disso, as espécies de Trichomycterinae são caracterizadas por um grande desenvolvimento dos lobos faciais, relacionados com a informação sensorial gustativa proveniente das papilas presentes na superfície externa do corpo, principalmente nos barbilhões. Nas subterrâneas, essa tendência é acentuada em relação aos barbilhões maxilares, provavelmente relacionada a um mecanismo de compensação sensorial pela ausência da luz como fonte de informações sensoriais.

Troglomorfismos regressivos:

- **Redução da pigmentação:** as espécies de *Ituglanis* são normalmente pigmentadas, assim como as demais espécies de Trichomycterinae, não havendo aparentemente nenhuma evidência de redução desse caráter no gênero. As espécies subterrâneas, em contraste, apresentam uma forte tendência à redução da pigmentação corporal. Isso está provavelmente relacionado ao fato de, no ambiente permanentemente afótico das cavernas, a pigmentação perder sua função tanto de proteção contra raios ultravioleta, quanto de comunicação intra- e interespecífica.

- **Redução do número de vértebras:** as espécies de *Ituglanis* em geral apresentam um número maior de vértebras do que as espécies de *Trichomycterus*. Nas espécies subterrâneas, no entanto, ocorre redução do número de vértebras. Embora não haja aparentemente nenhuma relação clara entre essa característica e o modo de vida subterrâneo, é possível que essa redução esteja relacionada com a redução do tamanho corporal nas espécies subterrâneas (ver abaixo).

- **Redução do tamanho corporal:** as espécies de *Ituglanis* costumam ser em geral menores que as de *Trichomycterus*. Nas espécies subterrâneas, ocorre uma tendência a redução do tamanho corporal em espécies que vivem em ambientes confinados, enquanto as outras retêm tamanhos corporais maiores. A redução do tamanho corporal estaria relacionada com a ocupação de espaços confinados, principalmente aquíferos epicársticos.

- **Redução das nadadeiras pélvicas:** nas espécies do clado “C” de Trichomycteridae, ocorre uma redução das nadadeiras pélvicas, e em *Ituglanis* as pélvicas costumam ser menores e com menos raios do que nas espécies de *Trichomycterus*. Essa tendência pode estar relacionada com o maior alongamento corporal, e com o modo de vida mais bentônico e o hábito de se enterrar no substrato ou em meio a pedras e a matéria vegetal no fundo dos rios. Dentre as subterrâneas, ocorre uma redução maior em *Ituglanis* sp. 1 e *I. ramiroi*, sendo que essa é

caracterizada pela maior assimetria nas nadadeiras, sendo que a ausência da nadadeira em um dos lados do corpo é comum.

- **Redução do número de lamelas da narina:** em Trichomycterinae, as espécies apresentam geralmente mais de 15 lamelas nas narinas. As espécies de *Ituglanis* apresentam menos lamelas, e nas subterrâneas, o número de lamelas é ainda menor. Essa tendência a redução das lamelas sugere que a olfação não é mais desenvolvida nas espécies subterrâneas como mecanismo de compensação sensorial.

- **Redução do sistema látero-sensorial:** em Trichomycteridae como um todo, já existe uma tendência a redução do sistema látero-sensorial, mais acentuada no clado “C”. As espécies subterrâneas de *Ituglanis* apresentam maior redução dos canais do sistema látero-sensorial, além de maior assimetria no número e posição dos poros. Essa redução dos canais pode estar relacionada com uma maior exposição dos neuromastos na superfície da pele, aumentando a capacidade mecanosensorial nessas espécies.

- **Redução dos olhos:** Nas subfamílias mais basais de Trichomycteridae, a visão constitui uma modalidade sensorial mais importante que nas espécies mais derivadas do clado “C”, sendo que estas apresentam olhos e lobos ópticos de tamanho reduzido. Nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, ocorre uma redução ainda maior dos olhos, acompanhadas de uma leve redução nos lobos ópticos. Além dos olhos se formarem mais lentamente que nas espécies epígeas, eles geralmente apresentam deformações estruturais, e nas mais troglomórficas, as de São Domingos, podem estar afundados na cabeça, sendo encobertos por uma grossa camada de pele e gordura.

Mecanismos evolutivos:

Historicamente, as explicações evolutivas para os caracteres progressivos em espécies subterrâneas não apresentaram grandes dificuldades aos pesquisadores, visto que a grande maioria delas é facilmente explicada por mecanismos de seleção natural direta levando ao hiperdesenvolvimento de características que seriam claramente adaptativas no ambiente subterrâneo (FONG, 2012; CHRISTIANSEN, 2012; WILKENS, 2012). Um exemplo são os caracteres relacionados a modalidades sensoriais não-visuais, os quais estariam sujeitos a hiperdesenvolvimento por ação da seleção natural direta, uma vez que trariam aos indivíduos maior capacidade de encontrar alimento ou parceiros sexuais, aumentando seu *fitness* evolutivo, um mecanismo interpretado como “compensação sensorial”, que foi já identificado pelo próprio Darwin em sua mais famosa e influente obra, “A Origem das Espécies” (1859, p. 138):

By the time that an animal had reached, after numberless generations, the deepest recesses [of caves], disuse will on this view have more or less perfectly obliterated its eyes, and natural selection will often have effected other changes, such as an increase in the length of the antennae or palpi, as a compensation for blindness

Os troglomorismos progressivos observados nas espécies subterrâneas aqui estudadas são claramente adaptativos, relacionados a uma melhor ocupação dos espaços restritos disponíveis no ambiente subterrâneo (alongamento corporal), a uma maior exploração da coluna d'água na busca por alimento (aumento da bexiga natatória e do cerebelo e possivelmente aumento das nadadeiras peitorais), e a um hiperdesenvolvimento das modalidades sensoriais auditivas (aumento da bexiga natatória e dos canais semicirculares do ouvido interno) e gustativas (aumento das nadadeiras) como compensação sensorial. Para essas características, é possível imaginar cenários em que a seleção natural atuaria diretamente aumentando o *fitness* dos indivíduos que apresentassem essas modificações, levando-as a se fixarem nas espécies subterrâneas.

Já os caracteres regressivos, por sua vez, sempre foram objeto de controvérsia entre os pesquisadores (KANE; RICHARDSON, 1985; CULVER; WILKENS, 2000; ROMERO, 2001). No caso de caracteres cuja redução apresenta uma vantagem clara aos indivíduos, essa dificuldade não se apresenta (WILKENS, 1988). Por exemplo, nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, a redução do tamanho corporal (e possivelmente do número de vértebras) seria vantajosa ao permitir aos indivíduos explorar espaços mais estreitos disponíveis no ambiente subterrâneo, por exemplo, aquíferos epicársticos. Nesse caso, a existência de vantagens para a redução dos caracteres torna a interpretação de sua evolução bastante clara, através dos mecanismos clássicos de seleção natural direta.

No entanto, para alguns caracteres, não é possível identificar vantagens que justifiquem sua redução, e nesses casos, para alguns autores, seria impossível explicar sua evolução pelos mecanismos darwinianos clássicos uma vez que esses caracteres também não chegam a ser aparentemente desvantajosos para os indivíduos que os possuem a ponto de serem eliminados pela seleção natural direta. Essa dificuldade foi bem explicitada para a redução dos olhos em organismos cavernícolas, nas palavras de Darwin (1859, p. 137):

It is well known that several animals, belonging to the most different classes, which inhabit the caves of Styria and f Kentucky, are blind. [...] As it is difficult to imagine that eyes, though useless, could be in any way injurious to animals living in darkness, I attribute their loss wholly to disuse.

Essa dificuldade fez surgirem, ao longo dos anos, diferentes hipóteses sobre como se dá a evolução regressiva desses caracteres (BARR, 1968; KANE; RICHARDSON, 1985; CULVER; WILKENS, 2000). Atualmente, três delas permanecem como as principais:

1. Seleção direta (economia de energia ou *trade-offs*): a formação e manutenção das estruturas seriam custosas energeticamente, de forma que sua não-formação traria vantagens aos indivíduos uma vez que lhes permitiria redirecionar essa energia para outros fins, por exemplo, para reprodução. Esses indivíduos então seriam selecionados diretamente, passando para a próxima geração a característica de não produzir tais estruturas (POULSON, 1964; MITCHEL, 1969; SKET, 1985). Nesse caso, a redução é considerada adaptativa.

2. Seleção indireta (pleiotropia): o caráter em regressão não está sofrendo seleção diretamente, mas genes envolvidos em outros caracteres sob seleção direta teriam efeitos pleiotrópicos sobre esses caracteres que resultariam em sua redução (BARR, 1968; JEFFERY, 2005). Nesse caso, a redução também é considerada adaptativa, embora de maneira indireta.

3. Relaxamento de seleção e evolução neutra: os caracteres passam a ter efeito neutro para a sobrevivência e reprodução dos indivíduos, de forma que sua presença ou ausência deixam de interferir ou interferem muito pouco no *fitness* evolutivo. Isso leva a um relaxamento das pressões seletivas que mantinham a funcionalidade dos caracteres, e com o passar do tempo, os genes envolvidos na formação daquele caráter passam a se comportar como pseudogenes, de forma que mutações deletérias se acumulam levando à gradual redução do caráter até sua eventual perda (KOSSWIG; KOSSWIG, 1940; WILKENS, 1988, 2010, 2012).

A principal distinção entre as duas primeiras hipóteses e a terceira está no papel da seleção natural na evolução dos caracteres regressivos. Nas duas primeiras hipóteses, a seleção está agindo, direta ou indiretamente, na redução do caráter, enquanto que na terceira hipótese a seleção está ausente. Um dos principais defensores da hipótese da evolução neutra, Wilkens (1988, 2010, 2012) apresenta três observações sobre os troglomorismos que se encaixam mais em cenários de ausência (ou relaxamento) de seleção do que em cenários em que a seleção está presente.

A primeira delas se refere à grande variabilidade observada em caracteres regressivos que perderam sua função em organismos subterrâneos (CULVER, 1982; WILKENS, 1988, 1993). Segundo Wilkens (1988, 2010, 2012) essa variabilidade estaria de acordo com a hipótese da evolução neutra, uma vez que o relaxamento da pressão seletiva faria com que mutações acumulassem. Dessa forma, observaríamos em um primeiro momento uma alta variabilidade no caráter, tanto inter- quanto intraindividualmente (*i. e.* assimetrias), que poderia eventualmente resultar na perda definitiva do caráter em estágios mais avançados. Por outro lado, nos

casos em que há seleção natural, seja ela direta ou indireta, a diferença de *fitness* entre os indivíduos que apresentam e os que não apresentam o caráter levaria a uma evolução muito rápida desses caracteres, os quais seriam rapidamente fixados (nesse caso, perdidos) na população (WILKENS, 2010).

Nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, observamos uma alta variabilidade inter- e intraindividual nos principais caracteres regressivos: os olhos, a pigmentação e os poros e canais da linha lateral. Interessantemente, essa variabilidade muito alta não se reflete em outros caracteres não-regressivos, como por exemplo o número de costelas e de raios das nadadeiras peitorais e pélvicas. Uma única exceção (que comprova a regra) existe em relação ao número de raios das nadadeiras pélvicas no caso de *I. ramiroi*. Nessa espécie, identificamos uma tendência à redução da nadadeira pélvica, e para essa espécie observamos também uma grande frequência de indivíduos assimétricos, além de grande variabilidade na contagem de raios e na forma da nadadeira, inclusive com espécimes nos quais ela estava ausente em um dos lados.

Essa grande variabilidade nesses caracteres regressivos e o fato de não haver caracteres troglomórficos totalmente regredidos (*i. e.*, perdidos) sugere que, de uma forma geral, as espécies subterrâneas de *Ituglanis*, bem como as demais espécies subterrâneas de peixes da região nordeste de Goiás, são menos especializadas do que outros peixes subterrâneos brasileiros, nos quais os troglomorfismos estão presentes em graus mais avançados, como *Stygichthys typhlops*, *Rhamdiopsis krugi* e *Trichomycterus dali* (MOREIRA *et al.*, 2010; BOCKMANN; CASTRO, 2010; RIZZATO *et al.*, 2011)

Outra observação apontada por Wilkens (2012), e que segundo ele estaria mais relacionada a um cenário de evolução neutra, é o fato de, quando se têm diferentes linhagens próximas que se isolaram no meio subterrâneo independentemente, diferentes processos serem responsáveis pela redução observada nos caracteres regressivos, uma vez que em cada uma delas, mutações distintas estariam envolvidas na regressão dos caracteres. Dessa forma, estados ligeiramente diferentes são observados em cada linhagem para um mesmo caráter regressivo (*e. g.*, a redução da pigmentação em diferentes populações troglomórficas de *Astyanax*, WILKENS, 2012). Isso contrasta com a condição esperada no caso da existência de uma força seletiva específica, para a qual se esperaria que os mesmos processos estariam sempre envolvidos na regressão do caráter (CULVER; WILKENS, 2000).

Nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, há evidências de que cada espécie desenvolveu o modo de vida subterrâneo independentemente, e em cada uma das linhagens, observamos diferentes condições para um mesmo caráter regressivo. O exemplo mais claro disso é a redução dos canais da linha lateral. Muito embora haja uma tendência para a perda dos mesmos

canais ou segmentos de canais nas espécies mais troglomórficas, em cada uma delas, observamos um padrão distinto de perda ou fragmentação dos canais.

Por fim, Wilkens (1988, 2010, 2012) argumenta que a redução de comportamentos que não são mais expressos nos ambiente subterrâneos é uma das evidências mais fortes a favor da teoria de evolução por seleção neutra. Justamente por deixarem de se expressar no ambiente subterrâneo, não haveria oportunidade para a seleção distinguir entre indivíduos que apresentam ou não aquelas características comportamentais, as quais não poderiam, portanto, ser selecionadas. Embora não tenhamos analisado os comportamentos das espécies subterrâneas de *Ituglanis*, Bichuette (2003) observou a redução de diversos tipos de comportamento nas espécies de *Ituglanis* de São Domingos, por exemplo, o comportamento criptobiótico.

Uma observação adicional é levantada por Culver (1982): apenas considerando que os caracteres regressivos evoluam por neutralismo, é que se pode utilizar o grau de troglomorfismo como uma medida aproximada do tempo de isolamento das linhagens no ambiente subterrâneo (da mesma forma que os relógios moleculares dão uma ideia aproximada de tempo; KIMURA, 1968), como sugerem Poulson (1963) e Culver (1976); na hipótese de existência de seleção, os tempos de evolução dos caracteres seriam bastante variáveis de acordo com as características do regime seletivo.

Nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, observamos diferentes graus de troglomorfismos, que provavelmente estão relacionados com tempos diferentes de isolamento no ambiente subterrâneo (BICHUETTE; TRAJANO, 2004, 2008). No entanto, uma vez que diferentes processos podem influenciar na velocidade da evolução dos caracteres troglomórficos (TRAJANO, 2007), e considerando que numa mesma espécie podem estar presentes diferentes troglomorfismos em diferentes graus, essa relação deve ser feita com muita cautela, e sempre levando em conta todos os troglomorfismos em conjunto, bem como outros tipos de evidências (*e. g.*, evidências geomorfológicas).

Portanto, os dados obtidos neste trabalho sugerem que diferentes processos atuam em cada um dos caracteres troglomórficos observados nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*. Cenários envolvendo a seleção natural direta são suficientes para explicar a evolução dos caracteres progressivos. A seleção natural direta também explica satisfatoriamente a redução do tamanho corporal observada em algumas das espécies subterrâneas de *Ituglanis*. Já em relação aos troglomorfismos regressivos para os quais não existe evidência direta de uma vantagem evolutiva, os dados obtidos são mais condizentes com um cenário evolutivo de relaxamento de pressões seletivas e posterior acúmulo de mutações deletérias. Atuando em conjunto, esses diferentes processos seriam responsáveis pelas modificações morfológicas observadas, em

diferentes caracteres e estados, nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, e que se relacionam como o desenvolvimento desse modo de vida altamente especializado repetidas vezes nesse grupo específico de peixes.

Preaptação:

Muitos autores discutem o papel da preaptação para a colonização do ambiente subterrâneo (VANDEL, 1964; POULSON, 1963; 2010; GREENWOOD, 1967; BARR, 1968). O fato de não haver uma distribuição homogênea do número de espécies exclusivamente subterrâneas entre as diferentes linhagens de organismos, de forma que algumas contam com muitas espécies enquanto outras são pouco ou não representadas, sugere que o ambiente hipógeo funciona como um filtro, favorecendo a colonização por alguns grupos de organismos capazes de lidar com as características ecológicas típicas desse ambiente (BARR; 1968).

Dentre os peixes, as evidências mais contundentes de preaptação vêm das espécies de Amblyopsidae (POULSON, 1963; 2010) e dos peixes ostariofíseos. Como já citado (ver “Introdução”, pág. 17), cerca de 80% do total de espécies subterrâneas conhecidas pertence à linhagem Ostariophysii. Alguns autores (*e. g.*, Greenwood, 1967; Weber, 2000; Wilkens, 2005) justificam essa predominância em razão da prevalência de ostariofíseos também em rios epígeos. No entanto, dentre as quatro linhagens de Ostariophysii, apenas duas delas são bem representadas em ambientes subterrâneos, respondendo por 97% das espécies conhecidas de ostariofíseos troglóbios: Cypriniformes e Siluriformes. As outras duas, Gymnotiformes e Characiformes, embora também muito abundantes em rios epígeos neotropicais, são pouco representadas em número de espécies exclusivamente subterrâneas. Portanto, é possível que algumas das características dos Cypriniformes e Siluriformes, como a presença de barbilhões e seus hábitos noturnos ou de viver em ambientes de pouca luminosidade, tornem os membros desse grupo preaptados a desenvolver um modo de vida exclusivamente subterrâneo.

Como observado, a maioria das características troglomórficas apresentadas pelas espécies subterrâneas de *Ituglanis* representam preaptações, ou seja, essas características estão presentes também nas linhagens mais próximas e provavelmente nas ancestrais das espécies subterrâneas (Fig. 58). Isso demonstra que a família Trichomycteridae, como um todo, e de forma especial o clado “C”, já apresenta características consideradas preaptativas para modos de vida similares ao subterrâneo, que incluem também ambientes crípticos e intersticiais, o que favorece o desenvolvimento desses modos de vida entre as espécies desse grupo. De fato, a família Trichomycteridae é atualmente a terceira com o maior número de espécies exclusivamente subterrâneas em todo o mundo (PROUDLOVE, 2010).

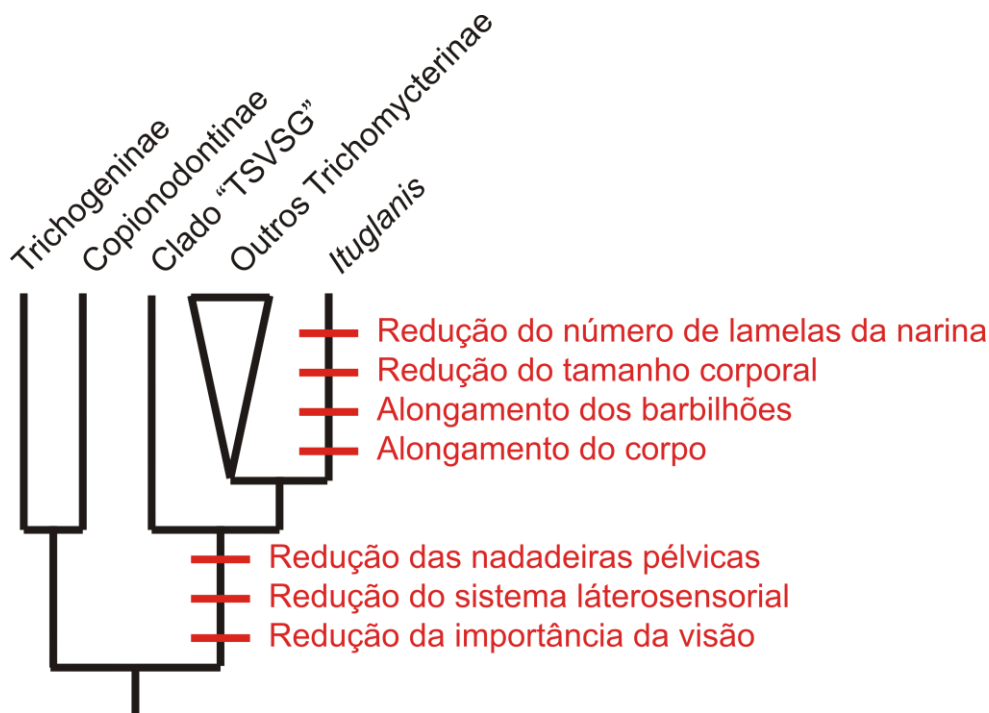


Figura 58. Cladograma simplificado das relações filogenéticas entre os membros da família Trichomycteridae, mostrando as tendências associadas ao modo de vida subterrâneo observadas nas espécies subterrâneas de *Ituglanis* que já estariam presentes em linhagens ancestrais, sendo portanto preaptativas para esse modo de vida.

A subfamília Trichomycterinae, especificamente, inclui quase todas as espécies subterrâneas conhecidas de Trichomycteridae (à exceção dos copionodontíneos *Glaphyropoma spinosum* e uma nova espécie de *Copionodon*; BICHUETTE; DE PINNA; TRAJANO, 2008; M. E. Bichuette, inform. pessoal). Isso se justifica em parte porque se trata da subfamília com maior número de espécies, mas outras características, como a maior dependência da informação sensorial gustativa proveniente das papilas superficiais (e conseqüente hiperdesenvolvimento dos barbilhões e lobos faciais), podem também justificar o grande número de espécies dessa subfamília encontradas no ambiente subterrâneo. Ainda, em um nível mais inclusivo, o gênero *Ituglanis* apresenta algumas modificações em relação aos demais membros de Trichomycterinae que também o tornam um grupo preaptado para a vida em ambientes subterrâneos (Fig. 58), e justifica a sua ocorrência frequente nesses tipos de ambiente e o elevado número de espécies exclusivamente subterrâneas no gênero.

Pedomorfose:

Poulson (2010) discute que a pedomorfose seria uma possível rota para o desenvolvimento dos troglomorfose observados nas espécies subterrâneas. Essa hipótese se baseia em suas observações sobre os graus crescentes de troglomorfose nos peixes subterrâneos da

família Amblyopsidae (POULSON, 1961, 1963), sendo que as espécies mais troglomórficas apresentam algumas características consideradas pedomórficas: cabeça e nadadeiras comparativamente maiores em relação ao corpo, bem como pedúnculos caudais mais longos e maior exposição dos neuromastos. Segundo Poulson (1963) tais estruturas estariam relacionadas com uma redução da taxa de crescimento nessas espécies troglomórficas. Alguns anos depois, Cooper e Kuehne (1974) descreveram a espécie mais troglomórfica de Amblyopsidae, *Speoplatyrhinus poulsoni*, a qual apresenta características neotênicas ainda mais evidentes, como o grande tamanho da cabeça em relação ao corpo e a ausência de raios bifurcados nas nadadeiras. Segundo os autores, a pedomorfose seria comum em vertebrados troglomórficos.

A pedomorfose em peixes subterrâneos é menos evidente do que em salamandras subterrâneas (CULVER, 1982; WEBER, 2000). As salamandras mais troglomórficas são pedomórficas, e argumenta-se que a pedomorfose seja uma autapomorfia das espécies subterrâneas desse grupo (WEBER, 2000), embora outros autores acreditem que se trata de uma característica preaptativa (MITCHELL; SMITH, 1971). Em relação aos peixes subterrâneos, além das características pedomórficas citadas anteriormente para Amblyopsidae, outras são citadas por alguns autores. Weber (2000) cita a redução de escamas, que ocorre em várias espécies subterrâneas. Langecker e Longley (1993) observaram em *Trogloglanis pattersoni* e *Satan eurystomus* uma série de características: a redução da musculatura e da ossificação do esqueleto, a conexão entre o rim cefálico e o corporal, além do tamanho corporal reduzido e o grande tamanho da cabeça em relação ao corpo. Além disso, Lundberg (1982) cita várias características do esqueleto dessas espécies que são consideradas pedomórficas.

Uma característica também apontada como pedomórfica em peixes subterrâneos é a retenção da dobra mediana dorsal das larvas no adulto (WEBER, 2000; RIZZATO *et al.*, 2011; BICHUETTE; RIZZATO, 2012). Nos peixes em geral, a dobra mediana dorsal desaparece ao longo do desenvolvimento, mas ela permanece presente nos adultos de algumas espécies subterrâneas na forma de uma dobra adiposa de pele (Fig. 59). Esta característica foi reportada em *Paracobitis smithi* (WEBER, 2000), em *Trichomycterus rubbioli*, e de forma ainda mais evidente, em *Trichomycterus dali* (RIZZATO *et al.*, 2011). Nas espécies subterrâneas de *Ituglanis* analisadas, existe um maior acúmulo de gordura na região mediana dorsal dos adultos, onde se localiza a dobra das larvas, mas sem formar uma dobra evidente.

Dentre as modificações identificadas no presente trabalho como possivelmente relacionadas ao modo de vida subterrâneo, várias delas podem ser também relacionadas a características pedomórficas. Algumas envolvem modificações nas proporções corporais, como a redução do tamanho e alongamento do corpo e o aumento das nadadeiras peitorais. Outras

envolvem modalidades sensoriais, como o alongamento dos barbilhões, a redução das lamelas da narina e dos canais do sistema láterosensorial e o aumento da bexiga natatória. É possível que nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, assim como em outros vertebrados subterrâneos, a pedomorfose (uma modalidade de heterocronia) represente um mecanismo que permite o aparecimento de algumas características que favorecem a sobrevivência dos indivíduos e, em longo prazo, o desenvolvimento do modo de vida subterrâneo.

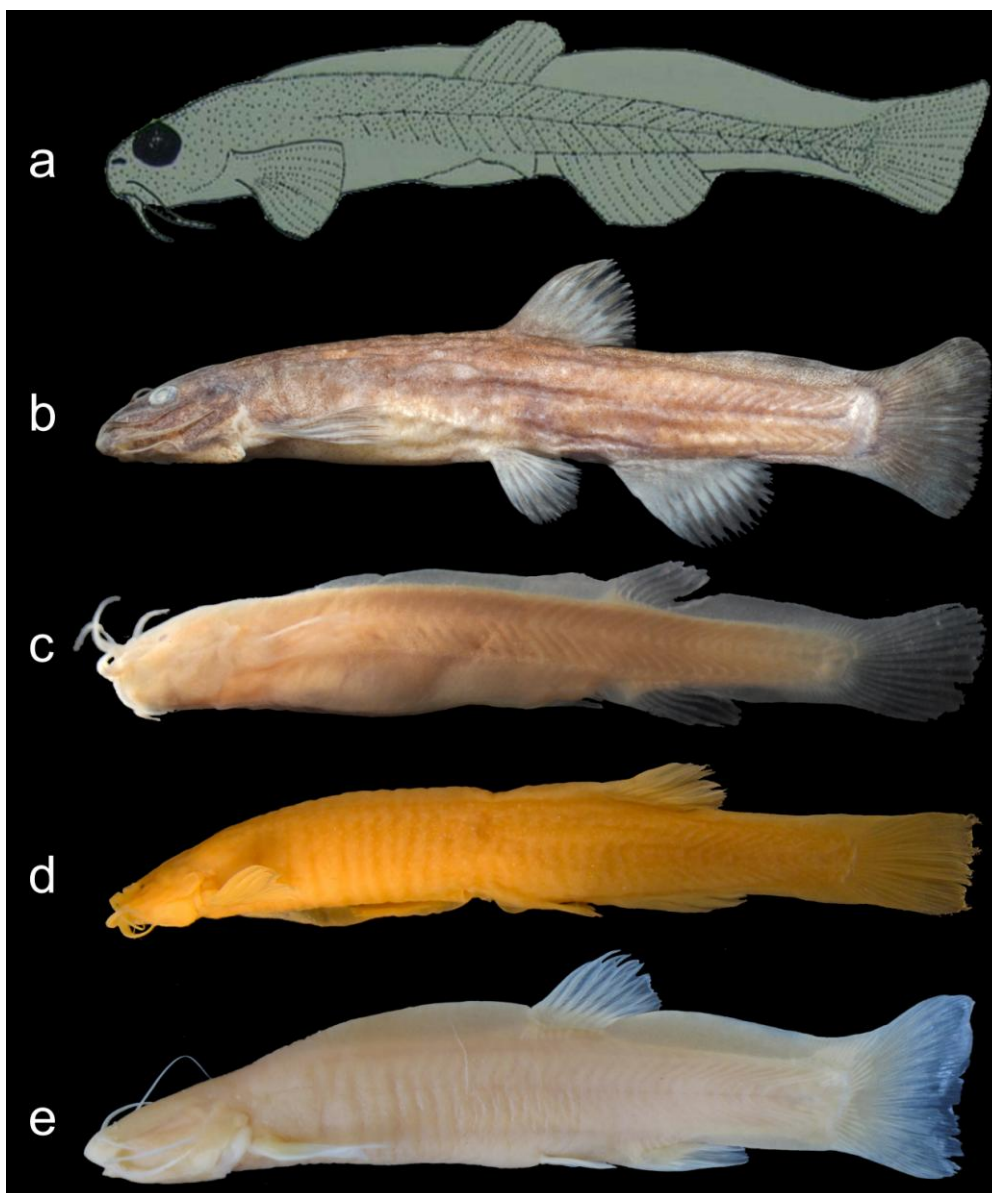


Figura 59. Condição da dobra mediana dorsal em espécies de Trichomycteridae. a: espécime jovem (11 mm SL) de *Copionodon lianae* (Copionodontinae), com a dobra mediana dorsal desenvolvida, tanto anterior quanto posterior à nadadeira dorsal. b: espécime adulto de *C. lianae* (50 mm SL), sem a dobra e com a nadadeira adiposa. c: espécime jovem de *Ituglanis passensis* (12 mm SL), com a dobra mediana dorsal desenvolvida. d: espécime adulto de *I. passensis*, (54 mm SL), sem a dobra, mas com acúmulo de gordura na posição da mesma. e: espécime adulto de *Trichomycterus dali* (78 mm SL), com a dobra mediana dorsal retida no adulto na forma de uma dobra de pele preenchida por gordura.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

No presente trabalho, selecionamos um grupo específico de peixes, o gênero *Ituglanis*, que se destaca por apresentar um elevado número de espécies subterrâneas ocorrendo em sistemas subterrâneos isolados entre si, distribuídos em uma região geográfica relativamente restrita, a região nordeste de Goiás. O gênero pertence a um grupo, a família Trichomycteridae, que se destaca pela elevada diversidade e por apresentar várias linhagens que apresentam modos de vida criptobióticos, subterrâneos e intersticiais.

Comparamos as espécies epígeas e subterrâneas do gênero, a fim de indentificar as características morfológicas presentes nas espécies subterrâneas que poderiam estar de alguma forma relacionadas ao modo de vida subterrâneo. Identificamos uma série de modificações, envolvendo diferentes complexos morfológicos, presentes nas espécies subterrâneas de *Ituglanis* que já haviam sido reportadas para espécies subterrâneas de outros grupos de peixes, sugerindo que elas estejam de alguma forma relacionadas de fato com esse modo de vida.

Dentre essas modificações, a maioria representa avanços adicionais em tendências já presentes nas linhagens ancestrais das espécies subterrâneas, como a redução do tamanho e o alongamento corporal, e o maior desenvolvimento dos barbilhões. Isso demonstra que a linhagem a que pertencem as espécies subterrâneas apresenta preaptações que facilitam o desenvolvimento de um modo de vida subterrâneo, o que pode explicar o alto número de espécies que apresentam esse modo de vida no gênero e na família como um todo. Discutimos também a possibilidade de que a pedomorfose esteja relacionada com o desenvolvimento de algumas das características troglomórficas identificadas nas espécies subterrâneas de *Ituglanis*, assim como foi sugerido para outros vertebrados subterrâneos.

Em relação à evolução dessas características, assume-se que no caso dos troglomorfismos progressivos, é possível imaginar cenários envolvendo a seleção natural direta num sentido de tornar os indivíduos mais aptos a sobreviverem e se reproduzirem no ambiente subterrâneo, justificando a ocorrência dessas modificações nas linhagens. Quanto aos troglomorfismos regressivos, nos casos em que a redução ou perda dos caracteres representa uma vantagem evolutiva para os organismos, a ação da seleção natural também explica satisfatoriamente sua evolução. Já nos casos em que não é possível identificar uma vantagem evolutiva óbvia, os dados obtidos em relação a essas características estão mais adequados a um cenário de relaxamento de pressões seletivas e posterior acúmulo de mutações neutras. Isso mostra que, para uma mesma linhagem, diferentes processos podem estar atuando em diferentes ca-

racteres ou complexos morfológicos, resultando nas modificações morfológico-evolutivas que caracterizam as espécies vivendo sob aquele regime seletivo.

Portanto, as espécies subterrâneas de *Ituglanis* representam excelentes modelos para o estudo das modificações morfológicas relacionadas ao modo de vida subterrâneo. Além dos caracteres aqui identificados, os quais podem por sua vez podem ser ainda investigados em mais detalhes, outros caracteres podem ser explorados, oferecendo diversas possibilidades de estudo. A utilização dessas informações sobre caracteres morfológicos, combinadas a dados de outras fontes, como comportamentais, ecológicos, fisiológicos, moleculares, entre outros, pode contribuir ainda mais para o entendimento de como se deu a colonização desses ambientes por essas espécies, quais as modificações sofridas pelas linhagens durante o desenvolvimento desse ambiente e quais os *constraints* ecológicos e evolutivos relacionados à vida nesse novo regime tão peculiar.

Cabe destacar que os dados levantados nesse trabalho são de fundamental importância para a reconstrução da história evolutiva dessas espécies. Por representarem convergências em resposta a uma mesma condição ecológico-evolutiva, as modificações aqui identificadas devem ser compreendidas, em um sentido filogenético, como homoplasias, o que dificulta a busca por sinal filogenético nesses caracteres. Isso deve ser levado em conta na hora de se propor hipóteses sobre as relações de parentesco entre essas espécies e suas congêneres.

Por fim, a ocorrência dessas modificações repetidas vezes em um grupo restrito de peixes e em caracteres tão variados demonstra que, diferentemente do que pensam muitos pesquisadores, o desenvolvimento de um modo de vida subterrâneo tem como consequência modificações que vão muito além da mera redução dos olhos e da pigmentação, envolvendo um conjunto de especializações que tem como consequência última a melhor adequação dos organismos a um regime ecológico-evolutivo único, com características bióticas e abióticas peculiares e que representa um nicho restritivo para a maioria dos grupos, mas que oferece grandes possibilidades para aqueles que são ou se tornam aptos a explorá-lo.

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A.N. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. **Geomorfologia**, v. 52, p. 1-21, 1977.
- ADRIAENS, D.; BASKIN, J. N.; COPPENS, H. Evolutionary morphology of trichomycterid catfishes: about hanging on and digging in. In: NELSON, J. S.; SCHULTZE, H. P.; WILSON, M. V. H. (Eds.). **Origin and phylogenetic interrelationships of Teleosts**. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. p. 337-362.
- ADRIAENS, D.; DEVAERE, S.; TEUGELS, G. G.; DEKEGEL, B; VERRAES, W. Intraspecific variation in limblessness in vertebrates: a unique example of microevolution. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 75, p. 367–377, 2002.
- ADRIAENS, D.; VERRAES, W.; TAVERNE, L. The cranial lateral-line system in *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) (Siluroidei: Clariidae): morphology and development of canal related bones. **European journal of Morphology**, v. 35, n. 3, p. 181-208, 1997.
- AHNELT, H.; SCATTOLIN, G. The lateral-line system of a blind goby, *Typhlogobius californiensis*, Steindachner 1879 (Teleostei: Gobiidae). **Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien**, v. 104, n. B, p. 11–25, 2003.
- ALEXANDER, R. MCN. Structure and function in the catfish. **Journal of Zoology**, v. 148, p. 88-152, 1965.
- AQUINO, A.E.; SCHAEFER, S.A. The temporal region of the cranium of loricarioid catfishes (Teleostei: Siluriformes): Morphological diversity and phylogenetic significance. **Zoologischer Anzeiger**, v. 241, p. 223-244, 2002.
- ARDILA-RODRÍGUEZ, C. A. *Trichomycterus sandovali* (Siluriformes, Trichomycteridae) una nueva especie de pez cavernícola para el departamento de Santander-Colombia. **Peces del Departamento de Santander - Colombia**, v. 2, p. 1-16, 2006.
- ARRATIA, G. The South American Trichomycterinae (Teleostei: Siluriformes), a problematic group. In: PETERS, G.; HUTTERER, R. (Eds.), **Vertebrates in the Tropics**. Museum Alexander Koenig, Bonn. 1990. p: 395-403.
- ARRATIA, G. *Silvinichthys*, a new genus of trichomycterid catfishes from the Argentinian Andes, with redescription of *Trichomycterus nigricans*. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 9, n. 4, p. 347-370, 1998.
- ARRATIA, G.; CHANG, A.; MENU-MARQUE, S.; ROJAS, G. About *Bullockia* gen. nov., *Trichomycterus mendozensis* n. sp. and revision of the family Trichomycteridae (Pisces, Siluriformes). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 13, n. 3/4, p. 157-194, 1978.

- ARRATIA, G.; HUAQUIN, L. Morphology of the lateral line system and of the skin of diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. **Bonner Zoologische Monographien**, v. 36, p. 1-110, 1995.
- ARRATIA, G.; GAYET, M. Sensory canals and related bones of tertiary Siluriform crania from Bolivia and North America and comparison with recent forms. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 15, n. 3, p. 482-505, 1995.
- ARRATIA, G.; MENU-MARQUE S. Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes, Trichomycteridae) with commentaries on Ecology and Biogeography. **Zool. Anz.**, v. 207, n. 1/2, p. 88-111, 1981.
- ATEMA, J. Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*). **Brain Behavior and Evolution**, v. 4, p. 273-294, 1971.
- AULER, A.; RUBBIOLI, E.; BRANDI, R. **As grandes cavernas do Brasil**. Belo Horizonte, Brasil, Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas, 2001. 228p.
- BANISTER, K. E. A subterranean population of *Garra barreimiae* (Teleostei: Cyprinidae) from Oman, with comments on the concept of regressive evolution. **Journal of Natural History**, v. 18, n. 6, p. 927-938, 1984.
- BARBOSA, M. A.; COSTA, W. J. E. M. Validade, relações filogenéticas e redescrição de *Eremophilus candidus* Ribeiro, 1949 (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae). **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, v. 61, n. 3, p. 179-188, 2003.
- BARBOSA, M. A.; COSTA, W. J. E. M. Seven new species of the catfish genus *Trichomycterus* (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae) from Southeastern Brazil and redescription of *T. brasiliensis*. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, v. 21, n. 2, p. 97-122, 2010.
- BARR, T. C. Observations on the ecology of caves. **The American Naturalist**, v. 101, n. 922, p. 475-491, 1967.
- BARR, T. C. Cave ecology and the evolution of troglobites. In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K.; STEERE, W. C. (Eds.) **Evolutionary Biology**. Plenum Press, New York, 1968. p. 35-102.
- BASKIN, J. N. **Structure and relationships of the Trichomycteridae**. 1973. 389 f. Dissertação (PhD) - City University of New York, New York. 1973.
- Berra, T.M. **Freshwater fish distribution**. Chicago: University of Chicago Press. 2007. 606 p.
- BERTI, R.; DURAND, J. P.; BECCHI, S.; BRIZZI, R.; KELLER, N.; RUFFAT, G. Eye degeneration in the blind cave-dwelling fish *Phreatichthys andruzzii*. **Canadian Journal of Zoology**, v. 79, n. 7, p. 1278-1285, 2001.

BERTI, R.; MESSANA, G. Subterranean fishes of Africa. In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 2010. p. 357-395 .

BICHUETTE, M. E. **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**. 2003. 329 f. Tese (Doutorado em Ciências, área de Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2003.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. Three new subterranean species of *Ituglanis* from Central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 15, n. 3, p. 243-256. 2004.

BICHUETTE, M.E.; TRAJANO, E. A new cave species of *Rhamdia* Bleeker, 1858 (Siluriformes: Heptapteridae) from Serra do Ramalho, northeastern Brazil, with notes on ecology and behavior. **Neotropical Ichthyology**, v. 3, n. 4 p. 587-595, 2005.

BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. *Ituglanis mambai*, a new subterranean catfish from a karst area of Central Brazil, rio Tocantins basin (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 1, p. 9-15, 2008.

BICHUETTE, M. E.; DE PINNA, M. C. C.; TRAJANO, E. A new species of *Glaphyropoma*: the first subterranean copionodontine catfish and the first occurrence of opercular odontodes in the subfamily (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 3, p. 301-306. 2008.

BICHUETTE, M. E.; RIZZATO, P. P. A new species of cave catfish from Brazil, *Trichomycterus rubbioli* sp. n., from Serra do Ramalho karstic area, São Francisco River basin, Bahia State (Siluriformes: Trichomycteridae). **Zootaxa**, v. 3480, p. 48-66, 2012.

BOCKMANN, F. A.; SAZIMA, I. *Trichomycterus maracaya*, a new catfish from the upper rio Paraná, southeastern Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae), with notes on the *T. brasiliensis* species-complex. **Neotropical Ichthyology**, v. 2, n. 2, p.61-74, 2004.

BOCKMANN, F. A.; CASTRO, R. M. C. The blind catfish from the caves of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil (Siluriformes: Heptapteridae): description, anatomy, phylogenetic relationships, natural history, and biogeography. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, n. 4, p. 673-706, 2010.

BOCKMANN, F. A.; CASATTI, L.; DE PINNA, M. C. C. A new species of trichomycterid catfish from the Rio Paranapanema basin, southeastern Brazil (Teleostei: Siluriformes), with comments on the phylogeny of the family. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, 15(3): 225-242. 2004.

BOROWSKY, R. The evolutionary genetics of cave fishes: convergence, adaptation and pleiotropy. In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers. 2010. p. 115-139.

BOUDRIOT, F. & K. REUTTER. Ultrastructure of the taste buds in the blind cave fish *Astyanax jordani* (“*Anoptichthys*”) and the sighted river fish *Astyanax mexicanus* (Teleostei, Characidae). **Journal of Comparative Neurology**, v. 434, n. 4, p. 428-444, 2001.

BURGESS, W.E. **An Atlas of Freshwater and Marine Catfishes**. A Preliminary Survey of the Siluriformes. T.F.H Publication, Neptune City, Canada 28: 305–325. 1989.

CAMPOS-PAIVA, R. M.; COSTA, W. J. E. M. *Ituglanis paraguassuensis* sp. n. (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae): a new catfish from the rio Paraguaçu, northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 1471, p. 53-59, 2007.

CANTO, A. L. C. **Caracterização morfológica dos representantes do gênero *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) da bacia amazônica brasileira**. 2009. 68 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - INPA, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2009.

CASCIOTTA, J. R.; ALMIRÓN, A. E. *Scleronema minutum* (Boulenger) y *Ochmacanthus batrachosloma* (M. Ribeiro)(Siluriformes: Trichomycteridae), dos citas nuevas para la cuenca del Plata en Argentina. **Neotrópica**, v. 42, p. 51-54, 1996.

CASTELLANOS-MORALES, C. A. *Trichomycterus sketi*: a new species of subterranean catfish (Siluriformes: Trichomycteridae) from the Andean Cordillera of Colombia. **Biota Colombiana**, v. 11, n. 1 e 2, p. 33-41, 2010.

CASTELLANOS-MORALES, C. A.; GALVIS, F. Las especies del género *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae) en Colombia. **Bol. Cient. Mus. Hist. Nat.** v. 16, n. 1, p. 194-206, 2012.

CHARDON, M.; PARMENTIER, E.; VANDEWALLE, P. Morphology, development and evolution of the Weberian apparatus in catfish. In: **Catfishes**. ARRATIA, G.; KAPOOR, B. G.; DIOGO, R.; CHARDON, M. (Eds.), Enfield, USA: Science Publishers, 2003. p. 71-120.

CHEN, Z. M.; LUO, J.; XIAO, H.; YANG, J. X. Subterranean Fishes of China. In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 2010. p. 397-413.

CHRISTIANSEN, K. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. **Spelunca**, v. 2, p. 76-78, 1962.

CHRISTIANSEN, K. Morphological adaptations. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.) **Encyclopedia of caves**. 2nd edition. Amsterdam. 2012. p. 517-528.

- CORDEIRO, L. M.; BORGHEZAN, R.; TRAJANO, E. Distribuição, riqueza e conservação dos peixes troglóbios da Serra da Bodoquena, MS (Teleostei: Siluriformes). **Revista da Biologia**, v. 10, n. 2, p. 21-27, 2013.
- COSTA, W.J.E.M. Description de huit nouvelles espèces du genre *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae), du Brésil Oriental. **Revue Française d'Aquariologie**, v. 18, p. 101-110, 1992.
- COSTA, W. J. E. M.; BOCKMANN, F. A. Un nouveau genre néotropical de la famille des Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei). **Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie**, v. 20, n. 2, p. 43-46, 1993.
- CULVER, D. C. **Cave Life: Evolution and Ecology**. Cambridge, Harvard University Press, 1982. 189p.
- CULVER, D. C.; WILKENS, H. Critical review of the relevant theories of the evolution of subterranean animals. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). **Ecosystems of the World**, Vol. 30: Subterranean Ecosystems. Amsterdam, Elsevier. 2000. p. 381-398.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. **Biology of caves and other subterranean habitats**. Oxford, Oxford University Press, 2009. 256 p.
- Culver, D. C. & W. B. White. 2005 *Encyclopedia of Caves*, Amsterdam, Elsevier Academic Press, 654p.
- HOLSINGER, J. R.; BAROODY, R. A.; CULVER, D. C. The invertebrate cave fauna of West Virginia. 1976.
- DARWIN, C. **The origin of species by means of natural selection: or the preservation of favored races in the struggle for life**. 1859.
- DATOVO, A.; BOCKMANN, F. A. Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, n. 2, p. 193-246, 2010.
- DATOVO, A., DE PINNA M. C. C. A new species of *Ituglanis* representing the southernmost record of the genus, with comments on phylogenetic relationships (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae). **Journal of Fish Biology**, p. 1-14, 2014.
- DATOVO, A.; LANDIM, M. I. *Ituglanis macunaima*, a new catfish from the rio Araguaia basin, Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, v. 3, n. 4, p. 455-464, 2005.
- DE PINNA, M. C. C. A new sarcoglanidine catfish, phylogeny of its subfamily, and an appraisal of the phyletic status of the Trichomycterinae. **American Museum Novitates**, v. 2950, p. 1-39, 1989.

DE PINNA, M. C. C. A new subfamily of Trichomycteridae (Teleostei, Siluriformes), lower loricarioid relationships and a discussion on the impact of additional taxa for phylogenetic analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 106, p. 175-229, 1992.

DE PINNA, M. C. C. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. In: MALABARBA, L. R.; REIS, R. E.; VARI, R. P.; LUCENA, Z. M. S.; LUCENA, C. A. S. (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, Edipucrs, 1998. p. 279-330.

DE PINNA, M. C. C.; HELMER, J. L.; BRITSKI, H. A.; NUNES, L. R. A new species of *Trichogenes* from the rio Itapemirim drainage, southeastern Brazil, with comments on the monophyly of the genus (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, v. 8, n. 4, p. 707-717, 2010.

DE PINNA, M. C. C.; ZUANON, J. The genus *Typhlobelus*: monophyly and taxonomy, with description of a new species with a unique pseudotympanic structure (Teleostei: Trichomycteridae). **Copeia**, v. 3, p. 441-453, 2013.

DE PINNA, M. C. C.; KEITH, P. A new species of the catfish genus *Ituglanis* from French Guyana (Osteichthyes: Siluriformes: Trichomycteridae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 116, n. 4, p. 873-882, 2003.

DE PINNA, M. C. C.; WOSIACKI, W. B. Family Trichomycteridae (Pencil or parasitic catfishes). Pp. 270-290. In: Reis, R. E., Kullander, S. O. & Ferraris, C. J. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, Edipucrs, 729p. 2003.

DEZFULI, B. S.; MAGOSSO, S.; SIMONI, E.; HILLS, K.; BERTI, R. Ultrastructure and distribution of superficial neuromasts of blind cavefish, *Phreatichthys andruzzii*, juveniles. **Microscopy Research and Technique**, v. 72, n. 9, p. 665-671, 2009.

DIJKGRAAF, S. The functioning and significance of the lateral-line organs. **Biological Reviews**, v. 38, p. 51-105, 1962.

DIOGO, R. **Morphological evolution, adaptations, homoplasies, constraints and evolutionary trends**: catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution. Enfield, Science Publishers, Inc, 2005. 502p.

DIOGO, R.; CHARDON, M.; VANDEWALLE, P. Functional morphology of catfishes: movements of barbels. In: **Catfishes**. ARRATIA, G.; KAPOOR, B. G.; DIOGO, R.; CHARDON, M. (Eds.), Enfield, USA: Science Publishers, 2003. p. 203-220

DONASCIMIENTO, C.; VILLARREAL, O.; PROVENZANO, F. Descripción de una nueva especie de bagre anoftalmo del género *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae), de una cueva de la Sierra de Perijá, Venezuela. **Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología**, v. 35, p. 20-26, 2001.

DURAND, J. P. Aspects ultrastructuraux des mécanismes de la rudimentation rétinienne chez l'*Anoptichthys* adulte forme cavernicole aveugle de l'*Astyanax mexicanus* (Characidae, Pisces), **Can. J. Zool.**, v. 57, n. 1, p. 196–205, 1979.

DUTRA, G. M., WOSIACKI, W. B. & DE PINNA, M. C. C. *Trichomycterus anhangá*, a new species of miniature catfish related to *T. hasemani* and *T. johnsoni* (Siluriformes: Trichomycteridae) from the Amazon basin, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 10, n. 2, p. 225-231, 2012.

EIGENMANN, C. H. **Cave Vertebrates of America**: a study in Degenerative Evolution. The Carnegie Institution of Washington, Washington, 1909.

EIGENMANN, C. H. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. **Memoirs of the Carnegie Museum**, v. V, n. 1, p. 1-253, 1912.

EIGENMANN, C. H. Descriptions of sixteen new species of Pygidiidae. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 56, p. 690-703, 1917.

EIGENMANN, C.H. The Pygidiidae, a family of South American catfishes. **Memoirs of the Carnegie Museum**, v. 5, p. 259–398, 1918.

EIGENMANN, C. H.; EIGENMANN, R. S. Preliminary notes on South American Nematognathi. II. **Proceedings of the California Academy of Sciences** (Series 2), v. 2, p. 28-56, 1889.

ENGELMANN, J.; HANKE, W.; BLECKMANN, H. Lateral line reception in still- and running water. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 188 p. 513-526, 2002.

ENGELMANN, J.; HANKE, W.; MOGDANS, J.; BLECKMANN, H. Hydrodynamic stimuli and the fish lateral line. **Nature**, v. 408, p. 51-52, 2000.

ERAM, M.; MICHEL, W. C. Morphological and biochemical heterogeneity in facial and vagal nerve innervated taste buds of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. **Journal of Comparative Neurology**, v. 486, n. 2, p. 132-144, 2005.

ESCHMEYER, W. N.; FONG, J. D. **Species of Fishes by family/subfamily**. Available at: <http://research.calacademy.org/redirect?url=http://researcharchive.calacademy.org/research/Ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acessado em 3 de Março de 2014. 2014.

ESPINASA, L.; RIVAS-MANZANO, P.; ESPINOSA-PÉREZ, H. A new blind cave fish population of genus *Astyanax*: geography, morphology and behavior. **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p. 339-344, 2001.

EVANS, H. M. A comparative study of the brains in british cyprinoids in relation to their habits of feeding, with special reference to the anatomy of the medulla oblongata. **Proc. R. Soc. Lond. B.**, p. 233-257, 1931.

- FELICE, V.; VISCONTI, M. A.; TRAJANO, E. Mechanisms of pigmentation loss in subterranean fishes. **Neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 4, p. 657-662, 2003.
- FERNÁNDEZ, L.; DOMININO, J.; BRANCOLINI, F.; BAIGÚN, C. A new catfish species of the genus *Silvinichthys* (Teleostei: Trichomycteridae) from Leoncito National Park, Argentina. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, v. 22, n. 3, p. 227-232, 2011.
- FERNÁNDEZ, L.; SANABRIA, E. A.; QUIROGA, L. B. *Silvinichthys gualcamayo*, a new species of catfish from the central Andes of Argentina (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, v. 23, n. 4, p. 367-373, 2013.
- FERNÁNDEZ, L.; SANABRIA, E. A.; QUIROGA, L. B.; VARI, R. P. A new species of *Silvinichthys* (Siluriformes: Trichomycteridae) lacking pelvic fins from mid-elevation localities of the southern Andes, with comments on the genus. **Journal of Fish Biology**, p. 1-10, 2014.
- FERNANDEZ, L.; SAUCEDO, L. J.; CARVAJAL-VALLEJOS, F. M.; SCHAEFER, S. A. A new phreatic catfish of the genus *Phreatobius* Goeldi 1905 from groundwaters of the Iténez River, Bolivia (Siluriformes: Heptapteridae). **Zootaxa**, v. 1626, p. 51-58, 2007.
- FERNÁNDEZ, L.; BICHUETTE, M. E. A new cave dwelling species of *Ituglanis* from the São Domingos karst, central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 13, n. 3, p. 273-278, 2002.
- FERNÁNDEZ, L.; DE PINNA, M. C. C. Phreatic catfish of the genus *Silvinichthys* from southern South America (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae). **Copeia**, v. 1, p. 100-108, 2005.
- FERNÁNDEZ, L.; VARI, R. P. New species of *Trichomycterus* (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae) lacking a pelvic fin and girdle from the Andes of Argentina. **Copeia**, v. 4, p. 990-996, 2000.
- FERNÁNDEZ, L.; SCHAEFER, S. A. Relationships among the Neotropical Candirus (Trichomycteridae, Siluriformes) and the evolution of parasitism based on analysis of mitochondrial and nuclear gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 52, n. 2, p. 416-423, 2009.
- FERRER, J.; MALABARBA, L. R. A new *Trichomycterus* lacking pelvic fins and pelvic girdle with a very restricted range in Southern Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Zootaxa**, v. 2912, p. 59-67, 2011.
- FONG, D. W. *Gammarus minus*: a model system for the study of adaptation to the cave environment. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (eds.) **Encyclopedia of caves**. 2nd edition. Amsterdam, 2012. p. 341-346.
- FRIEL, J. P.; LUNDBERG, J. G. *Mircromyzon akamai*, Gen. et Sp. Nov., a small and eyeless banjo catfish (Siluriformes: Aspredinidae) from the river channels of the lower Amazon basin. **Copeia**, v. 3, p. 641-648, 1996.

GAYON, J. History of the concept of Allometry. **Amer. Zool.**, v. 40, n. 5, p. 748-758.

GOULD, S. J.; VRBA, E. S. Exaptation – a missing term in the Science of Form. **Paleobiology**, v. 8, n. 1, p. 4-15, 1982.

GREENWOOD, P.H.; ROSEN, D.E. Notes on the structure and relationships of the alepocephaloid fishes. **Am. Mus. Novitates**, v. 2473 p. 1–41, 1970.

GREMPEL, R. G. **Transição epígea/hipógea de *Pimelodella* spp. (Siluriformes: Heptapteridae): fisiologia da pigmentação**. 2011. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.

GUDGER, E. W. On the alleged penetration of the human urethra by an Amazonian catfish called candiru with a review of the allied habits of other members of the family Pygidiidae part I. **The American Journal of Surgery** v., 8, n. 1, p. 170-188, 1930.

HERRICK, C. J. The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American siluroid fishes. **Journal of Comparative Neurology**, v. 11, n. 3, p. 177-249, 1901.

HERRICK, C. J. On the centers for taste and touch in the medulla oblongata of fishes. **Journal of Comparative Neurology and Psychology**, v. 16, n. 6, p. 403-439, 1906.

HILTON, E. J.; FERNANDES, C. C.; SULLIVAN, J. P.; LUNDBERG, J. G.; CAMPOS-DAPAZ, R. Redescription of *Orthosternarchus tamandua* (Gymnotiformes, Apterontidae), with reviews of its ecology, electric organ discharges, external morphology, osteology and phylogenetic affinities. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 156, n. 1, p.1-25, 2007.

HOESE, D. F.; KOTTELAT, M. *Bostrychus microphthalmus*, a new microphthalmic cavefish from Sulawesi (Teleostei: Gobiidae). **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, v. 16, n. 2, p. 183-191, 2005.

HOLSINGER, J. R. Trogllobites: the evolution of cave-dwelling organisms. **American Scientist**, v. 76, n. 2, p. 146-153, 1988.

HUPPOP, K. **Phänomene und Bedeutung der Energieersparnis bei dem Höhlenfisch *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces)**. 1998. Thesis, Univ. Hamburg, Hamburg. 1988.

HUXLEY, J. S.; TEISSIER, G. Terminology of relative growth. **Nature**, v. 137, p. 780–781, 1936.

ITO, H.; ISHIKAWA, Y.; YOSHIMOTO, M.; YAMAMOTO, N. Diversity of brain morphology in teleosts: brain and ecological niche. **Brain, Behavior and Evolution**, 69, 76-86, 2007.

JEFFERY, W. R. Adaptive evolution of eye degeneration in the Mexican blind cavefish. **Journal of Heredity**, v. 96, n. 3, p. 185-196, 2005.

JEFFERY, W. R.; STRICKLER, A. G. Development as an evolutionary process in *Astyanax* Cavefish. In: Trajano, E., Bichuette, M. E. & Kapoor, B. G. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 2010. p. 141-168.

JEFFERY, W. R.; MARTASIAN, D. P. Evolution of eye regression in the cavefish *Astyanax*: apoptosis and the *Pax-6* gene. **American Zoologist**, v. 38, n. 4, p. 685-696, 1998.

JEFFERY, W. R.; STRICKLER, A. G.; YAMAMOTO, Y. To see or not to see: Evolution of eye degeneration in Mexican blind cavefish. **Comp. Int. Biol.**, v. 43, p. 531-541, 2003.

JONES, W. K.; CULVER, D. C.; HERMAN, J. S. Epikarst. In: PROCEEDINGS OF THE SYMPOSIUM October 1-4 2003, Sheperdstown, West Virginia, USA. **Karst Waters Institute Special Publ. 9**, Charles Town, W.Va., 2004.

JUBERTHIE, C.; DECU, V. Structure et diversité du domaine souterrain; particularités des habitats et adaptations des espèces. In: JUBERTHIE, C. & V. DECU (Eds.) **Encyclopedia biospeleologica**, tome I. Société internationale de Biospéologie, Mollis, France, 1994. p. 5-22.

JUBERTHIE C. 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In: WILKENS, H., CULVER, D.C. & W. F. HUMPHREYS (Eds.). **Ecosystems of the World**, vol. 30. Subterranean Ecosystems. Elsevier, Amsterdam, 791p.

JUGE, M. Recherches sur les nerfs cérébraux et la musculature céphalique de *Silurus glanis*. **Rev. Suisse de Zool.**, t. 6, 1898.

YANG, J. X.; CHEN, Y. R.; LAN, J. H. *Protocobitis typhlops*, a new genus and species of cave loach from China (Cypriniformes: Cobitidae). **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, v. 5, p. 91-96, 1994.

KANE, T. C.; RICHARDSON, R. C. Regressive evolution: an historical perspective. **Journal of Caves and Karst Studies**, v. 47, p. 71-77, 1985.

KAPOOR, B. G.; FINGER, T. E. Taste and solitary chemoreceptor cells. In: ARRATIA, G.; KAPOOR, B. G.; CHARDON, M.; DIOGO R. (Eds.). **Catfishes**. Science Publishers, Enfield, USA. 2003. p. 753-769.

KAPOOR, B. G.; KHANNA, B.; DIOGO, R.; PARMENTIER, E.; CHARDON, M. Internal Anatomy of Catfishes. In: ARRATIA, G.; KAPOOR, B. G.; CHARDON, M.; DIOGO R. (Eds.). **Catfishes**. Science Publishers, Enfield, USA. 2003. p. 159-176.

KARMANN, I.; SÁNCHEZ, L. E. Distribuição das rochas carbonáticas e províncias espeleológicas do Brasil. **Espeleo-Tema**, v. 13, p. 105-167, 1979.

KELLEY, W. E.; ATZ, J. W. A pygidiid catfish that can suck blood from goldfish. **Copeia**, v. 4, p. 702-704, 1964.

KIMURA, M. Evolutionary rate at the molecular level. **Nature**, v. 217, p. 624-626, 1968.

- KOSSWIG, C.; KOSSWIG, L. Die Variabilität bei *Asellus aquaticus*, unter besonderer Berücksichtigung der Variabilität in isolierten unter-und oberirdischen Populationen. **Fen Fakültesi Mecmuasi**, v. 5, p. 1-55, 1940.
- KOTRSCHAL, K.; VAN STAADEN, M. J.; HUBER, R. Fish brains: evolution and environmental relationships. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 8 p. 373-408, 1998.
- KOTTELAT M. Two species of cavefishes from northern Thailand in the genera *Nemacheilus* and *Homaloptera* (Osteichthyes: Homalopteridae). **Records of the Australian Museum**, v. 40, p. 225–231, 1988.
- KROESE, A. B.; SCHELLART, N. A. Velocity- and acceleration-sensistive units in the trunk lateral line of the trout. **Journal of Neurophysiology**, v. 68, p. 2212-2221, 1992.
- LANGHECKER, T. G. The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). **Ecosystems of the World**, Vol. 30: Subterranean Ecosystems. Amsterdam, Elsevier. 2000. p 135-137.
- LANGHECKER, T. G.; LONGLEY, G. Morphological adaptations of the Texas Blind Catfishes *Trogloglanis pattersoni* and *Satan euristomus* (Siluriformes: Ictaluridae) to their underground environment. **Copeia**, v. 1993, p. 976-986, 1993.
- LECHNER, W.; LADICH, F. Size matters: diversity in swimbladders and Weberian ossicles affects hearing in catfishes. **The Journal of Experimental Biology**, v. 211, p. 1681-1689, 2008.
- LIMA, S. M. Q.; NEVES, C. P.; CAMPOS-PAIVA, R. M. *Ituglanis agreste*, a new catfish from the rio de Contas basin, northeastern Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, v. 11, n. 3, p. 523-524, 2013.
- LLEONART, J.; SALAT, J.; TORRES, G. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. **Journal of Theoretical Biology**, v. 205, p. 85-93, 2000.
- LUNDBERG, J. G. The comparative anatomy of the toothless blindcat, *Trogloglanis pattersoni* Eigenmann, with a phylogenetic analysis of the Ictalurid Catfishes. **Miscellaneous publications of the Museum of Zoology**, University of Michigan, no. 163. 1982.
- LUNDBERG, J. G.; PY-DANIEL, L. R. *Bathycetopsis oliveirai*, gen. et sp. nov., a blind and depigmented catfish (Siluriformes: Cetopsidae) from the Brazilian Amazon. **Copeia**, v. 2, p. 381-390, 1994.
- MA, L.; ZHAO, W. Cavefish of China. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.) **Encyclopedia of caves**. 2nd edition. Amsterdam. 2012. p: 107-125.
- MACHADO, F. A.; SAZIMA, I. Comportamento alimentar do peixe hematófago *Branchioica bertonii* (Siluriformes, Trichomycteridae). **Ciênc. Cult.**, v. 35, p. 344-348, 1983.

MAJER, A. P.; SANTOS, F. P.; BASILE, P. A.; E. TRAJANO. Invertebrados aquáticos de cavernas da Área Cárstica de São Domingos, Nordeste de Goiás. **O Carste**, v. 15, p. 126-131, 2003.

MARSHAL, N. B.; THINÉS, G. L. Studies of the brain, sense organs, and light sensitivity of a blind cave fish (*Typhlogarra widdowsoni*) from Iraq. **Proc. Zool. Soc. (London)**, v. 131, p. 441-456, 1958.

MCMURRICH, J. P. On the osteology of *Amiurus catus* (L.) Gill. **Zool. Anz.** V. 168, p. 296-299, 1884.

MILLER, R. J.; EVANS, H. E. External morphology of the brain and lips in catostomid fishes. **Copeia**, v. 4, p. 467-487, 1965.

MIRANDA-RIBEIRO, A. Resultados da excursão do Sr. Ricardo Krone, membro correspondente do Museu Nacional do Rio de Janeiro. **Rev. Art. Sci. Litt.**, v. 5, n. 2, 1908.

MITCHEL, R. W. A comparison of temperate and tropical cave communities. **The Southwestern Naturalist**, v. 14, n. 1, p. 73-88, 1969.

MOLDOVAN, O. T. Cave Beetles. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.) **Encyclopedia of caves**. 2nd edition. Amsterdam. 2012. p. 54-62.

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.

MONTGOMERY, J. C.; COOMBS, S.; HALSTEAD, M. Biology of the mechanosensory lateral line in fishes. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 5, n. 4, p. 399-416, 1995.

MONTGOMEY, J. C.; COOMBS, S.; BAKER, C. F. The mechanosensory lateral line system of the hypogean form of *Astyanax fasciatus*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p. 87-99, 2001.

MOREIRA, C. R.; BICHUETTE, M. E.; OYAKAWA, O. T.; DE PINNA, M. C. C.; TRAJANO, E. Rediscovery and redescription of the unusual subterranean characiform *Stygichthys typhlops*, with notes on its life history. **Journal of Fish Biology**, v. 76, p. 1815-1824, 2010.

MURIEL-CUNHA, J.; DE PINNA, M. C. C. New data on cistern catfish, *Phreatobius cisternarum*, from subterranean waters at the mouth of the Amazon river (Siluriformes, *incertae sedis*). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 45, n. 26, p. 327-339, 2005.

MYERS, G. S. Two extraordinary new blind nematognath fishes from the Rio Negro, representing a new subfamily of Pygidiidae, with a rearrangement of the genera of the family, and illustrations of some previously described genera and species from Venezuela and Brazil. **Proc. Calif. Acad. Sci.**, v. 23, n. 40, p. 591-602, 1944.

- MYERS, G. S.; WEITZMAN, S. H. Two remarkable new trichomycterid catfishes from the Amazon basin in Brazil and Colombia. **Journal of Zoology**, v. 149, n. 3, p. 277-287, 1966.
- NALBANT, T. T.; LINARES, O. M. A. R. A study of a subterranean population of *Trichomycterus guianense* (Eigenmann, 1909) from Venezuela (Pisces, Siluriformes, Trichomycteridae). Anónimo. **Fauna hipógea y hetnoedáfica de Venezuela y otros países de América del Sur**, p. 211-217, 1987.
- NELSON, J.S. **Fishes of the World**, 4th ed., New York, Wiley, 2006. 624p.
- NICO, L. G.; DE PINNA, M. C. C. Confirmation of *Glanapteryx anguilla* (Siluriformes, Trichomycteridae) in the Orinoco River Basin, with notes on the distribution and habitats of the Glanapteryginae. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, v. 7, n. 10, p. 27-32, 1996.
- NIEMILLER, M. L.; POULSON, T. L. Subterranean fishes of North America: Amblyopsidae. In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.) **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 2010. p. 169-280.
- NIEUWENHUYS, R. An overview of the organization of the brain of actinopterygian fishes. **American Zoologist**, v. 22, n. 2, p. 287-310, 1982.
- NIMER, E. **Climatologia do Brasil**. SUPREN, Rio de Janeiro, 1979. 421 p.
- NORTHCUTT, R. G. The phylogenetic distribution and innervation of craniate mechanoreceptive lateral lines. In: COOMBS, S.; GÖRNER, P.; MÜNZ, H. **The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution**, New York, Springer- Verlag, 1989. p. 17-78.
- NORTHCUTT, R. G.; HOLMES, P. H.; ALBERT, J. S. Distribution and innervations of lateral line organs in the channel catfish. **Journal of Comparative Neurology**, v. 421, n. 4, p. 570-592, 2000.
- PARICHY, D. M. Evolution of danio pigment pattern development. **Heredity**, v. 97, p. 200-210, 2006.
- PARZEFALL, J. Behavioural ecology of cave-dwelling fishes. In: PITCHER; T. (Ed.) **The behavior of teleost fishes**. Springer, US, 1986. p. 433-458.
- PARZEFALL, J. A review of morphological and behavioral changes in the cave molly, *Poecilia mexicana*, from Tabasco, Mexico. **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p. 263-275, 2001.
- PECK, S. A summary of diversity and distribution of the obligate cave-inhabiting faunas of the United States and Canada. **Journal of Cave and Karst Studies**, v. 60, n. 1, p. 18-26, 1998.
- PIPAN, T.; CULVER, D. C. Convergence and divergence in the subterranean realm: a reassessment. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 107, n. 1, p. 1-14, 2012.

- PLATH, M.; TOBLER, M. Subterranean fishes of Mexico (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae). In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 2010. p. 281-330.
- POLLARD, H. B. The lateral line system in siluroids. **Zool. Jahrb**, v. 5, p. 525-551, 1892.
- POLY, W. J.; BOUCHER, C. E. Nontroglobitic fishes in caves: their abnormalities, ecological classification and importance. **The American Midland Naturalist**, v. 136, p. 187-198, 1996.
- POUILLY, M.; MIRANDA, G. Morphology and reproduction of the cavefish *Trichomycterus chaberti* and the related epigeal *Trichomycterus cf. barbouri*. **Journal of Fish Biology**, v. 63, p. 490-505, 2003.
- POULSON, T.L. **Cave adaptation in Amblyopsid fishes**. 1960. Dissertação (PhD), Department of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, 1960.
- POULSON, T. L. Cave adaptation in amblyopsid fishes. **American Midland Naturalist**, v. 70, p. 257-290, 1963.
- POULSON, T.L. Evolutionary reduction by neutral mutations: Plausibility arguments and data from Amblyopsid fishes and Linyphiid spiders. **Bulletin of the National Speleological Society**, v. 47, p. 109-117, 1985.
- POULSON, T.L. Adaptations of cave fishes with some comparisons to deep-sea fishes. **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p. 345-364, 2001.
- POULSON, T. L. Cavefish: retrospective and prospective. In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 2010. p. 1-39.
- PROUDLOVE, G. S. **Subterranean fishes of the world: an account of the subterranean (hypogean) fishes described up to 2003 with a bibliography 1541-2004**. International Society for Subterranean Biology; Moulis, 2006. 300p.
- PROUDLOVE, G. S. Biodiversity and distribution of the subterranean fishes of the world. In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 2010. Pp. 41-63.
- PUPO, F. M. R. S. **Anatomia comparada da morfologia externa do Sistema Nervoso Central da família Callichthyidae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) e suas implicações filogenéticas**. 2011. 97 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2011.
- RHEIMS, C. A.; PELLEGATTI-FRANCO, F. Invertebrados terrestres de cavernas da área cárstica de São Domingos, Nordeste de Goiás. **O Carste**, v. 15, n. 4, p. 132-127, 2003.
- RIEDEL, G.. The Forebrain of the Blind Cave Fish *Astyanax hubbsi* (Characidae). **Brain, behavior and evolution**, v. 49, n. 1, p. 20-38, 1997.

- RIZZATO, P. P.; DA COSTA-JR., E. P. D.; TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. *Trichomycterus dali*: a new highly troglomorphic catfish (Siluriformes: Trichomycteridae) from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul State, Central Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 9, n. 3, p. 477-491, 2011.
- ROMERO, A. Scientists prefer them blind: the history of hypogean fish research. **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p. 43–71, 2001.
- Romero, A. 2009. Cave biology: life in darkness. Cambridge: Cambridge University Press.
- ROMERO, A.; PAULSON, K. M. It's a wonderful hypogean life: a guide to the troglomorphic fishes of the world. **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p. 13–41, 2001.
- ROMERO, A.; GREEN, S. M. The end of regressive evolution: examining and interpreting the evidence from cave fishes. **Journal of Fish Biology**, v. 67, n. 1, p. 3-32, 2005.
- SARMENTO-SOARES, L. M.; MARTINS-PINHEIRO, R. F.; ARANDA, A. T.; CHAMON, C. C. *Ituglanis cahyensis*, a new catfish from Bahia, Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, v. 4, n. 3, p. 309-318, 2006.
- SAZIMA, I. Natural history of *Trichogenes longipinnis*, a threatened trichomycterid catfish endemic to Atlantic forest streams in southeast Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 15, n. 1, p. 49-60, 2004.
- SCHAEFER, S. A.; AQUINO, A. E. Postotic laterosensory canal and pterotic branch homology in catfishes. **Journal of morphology**, v. 246, p. 212-227, 2000.
- SCHAEFER, S. A.; FERNÁNDEZ, L. Redescription of the Pez Graso, *Rhizosomichthys totae* (Trichomycteridae), of Lago de Tota, Colombia, and aspects of cranial osteology revealed by microtomography. **Copeia**, v. 3, p. 510-522, 2000.
- SCHAEFER, S. A.; PROVENZANO, F.; DE PINNA, M. C. C.; BASKIN, J. N. New and noteworthy Venezuelan glanapterygine catfishes (Siluriformes, Trichomycteridae), with discussion of their biogeography and psammophily. **American Museum Novitates**, v. 3496, p. 1-27, 2005.
- SCHEMMEL C. Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen ober-und unterirdisch lebender *Astyanax*-Formen. **Z Morphol Tiere**, v. 61 p. 255–316, 1967.
- SECUTTI, S.; TRAJANO, E. Reproductive behaviour, development and eye regression in the cave armored catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 (Siluriformes: Loricariidae), breed in laboratory. **Neotropical Ichthyology**, v. 7, n. 3, p. 479-490, 2009.
- SECUTTI, S.; REIS, R. E.; TRAJANO, E. Differentiating cave *Aspidoras* catfish from a karst area of Central Brazil, upper rio Tocantins basin (Siluriformes: Callichthyidae). **Neotropical Ichthyology**, v. 9, n. 4, p. 689-695, 2011.

SHIBATTA, O. A.; MURIEL-CUNHA, J.; DE PINNA, M. C. C. A new subterranean species of *Phreatobius* (Goeldi, 1905 (Siluriformes, incertae sedis) from the southwestern Amazon basin. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 47, n. 17, p. 191-201, 2007.

SKET, B. Why all cave animals do not look alike--a discussion on adaptive value of reduction processes. **NSS BULL.**, v. 47, n. 2, p. 78-85, 1985.

SOARES, D.; NIEMILLER, M. L. Sensory adaptations of fishes to subterranean environments. **Bioscience**, v. 63, n. 4, p. 274-283, 2013.

SONG, J.; PARENTI, L. R. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstrations of bone, cartilage and nerves. **Copeia**, v. 1, p. 114-118, 1995.

TEYKE, T. Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanas mexicanus*. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 35, p. 23-20, 1990.

THOMAS, M. R.; PY-DANIEL, L. H. R. Three new species of the armored catfish genus *Loricaria* (Siluriformes: Loricariidae) from river channels of the Amazon basin. **Neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 30, p. 379-394, 2008.

TRAJANO, E. Considerations about systematics and the evolution of behaviour in siluriform cave fishes. **Serie documents - Laboratoire souterrain du C.N.R.S.**, v. 20, p. 257-260, 1993.

TRAJANO, E. Comparative study of the brain and olfactory organ of the troglotic catfish *Pimelodella kronei* (Ribeiro 1907), and its putative ancestor, *P. transitoria* (Ribeiro, 1912) (Siluriformes, Pimelodidae). **Tropical Zoology**, v. 7, p. 145-160, 1994.

TRAJANO, E. Sistemática filogenética e o estudo do comportamento em peixes subterrâneos: problemas e perspectivas. In: **Anais do XV Encontro Anual de Etologia**, São Carlos, SP, 1997.

TRAJANO, E. Ecology of subterranean catfishes: an overview. **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p. 133-160, 2001.

TRAJANO, E. The challenge of estimating the age of subterranean lineages: examples from Brazil. **Time in Karst**, p. 191-198, 2007.

TRAJANO, E. Ecological classification of subterranean organisms. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (eds.) **Encyclopedia of caves**. 2nd edition. Amsterdam. 2012. p. 275-277.

TRAJANO, E.; SOUZA, A. M. 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**, v. 21, p. 151-159, 1994.

TRAJANO, E.; BOCKMANN, F. A. Evolution of ecology and behaviour in Brazilian heptapterine cave catfishes, based on cladistic analysis (Teleostei: Siluriformes). **Mémoires de Biospéologie**, v. 26, p. 123-129, 1999.

TRAJANO, E.; BRITSKI, H. A. *Pimelodella kronei* (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo *Caecorhamdella brasiliensis* Borodin, 1927: morfologia externa, taxonomia e evolução (Teleostomi, Siluriformes). **Boletim de Zoologia**, v. 12, p. 53-89, 1992.

TRAJANO, E.; DE PINNA, M. C. C. A new species of *Trichomycterus* from eastern Brazil (Siluriformes, Trichomycteridae). **Revue Française d'Aquariologie**, v. 23, p. 85-90, 1996.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Área Cárstica de São Domingos, Alto Tocantins, nordeste de Goiás: a maior diversidade de peixes subterrâneos no Brasil. **O Carste**, v. 15, n. 4, p. 114 – 125, 2003.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. Subterranean Fishes of Brazil. In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 2010. p. 331-355.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 480p. 2003.

TRAJANO, E.; MUGUE, N.; KREJCA, J.; VIDTHAYANON, C.; SMART, D.; BOROWSKY, R. Habitat, distribution, ecology and behavior of cave balitorids from Thailand (Teleostei: Cypriniformes). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 13, n. 2, p. 169-184, 2002.

TRAJANO, E.; REIS, R. E.; BICHUETTE, M. E. *Pimelodella spelaea*: a new cave catfish from Central Brazil, with data on ecology and evolutionary considerations (Siluriformes: Heptapteridae). **Copeia**, v. 2, p. 315-325, 2004.

VANDEL, A. **Biospéologie**: La Biologie des Animaux Cavernicoles. Paris, Gauthier-Villars, 1964. 637p.

VILLA-VERDE, L.; COSTA, W. J. E. M. A new glanapterygine catfish of the genus *Listrura* (Siluriformes: Trichomycteridae) from the southeastern Brazilian coastal plains. **Zootaxa**, v. 1142, p. 43-50, 2006.

VILLA-VERDE, L.; FERRER, J.; MALABARBA, L. R. A new species of *Listrura* from Laguna dos Patos System, Brazil: the southernmost record of the Glanapteryginae (Siluriformes: Trichomycteridae). **Copeia**, v. 4, p. 641-646, 2013.

VOLPATO, G. L.; TRAJANO, E. Biological rhythms. **The Physiology of Tropical Fishes**, v. 21, p. 101-153, 2006.

WALTERS, L. H.; WALTERS, V. Laboratory observations on a cavernicolous poeciliid from Tabasco, Mexico. **Copeia**, v. 1965, n. 2, p. 214-223, 1965.

WEBER, E. H. **De aure et auditu hominis et animalium**. Pars I. De aure animalium aquatili-um. Lipsia (Leipzig): Gerhard Fleischer, 1820.

WEBER, A. Fish and Amphibia. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). **Ecosystems of the World**, Vol. 30: Subterranean Ecosystems. Amsterdam, Elsevier, 2000. p. 109-132.

WEBER, A.; WILKENS, H. *Rhamdia macuspanensis*: a new species of troglobitic pimelodid catfish (Siluriformes; Pimelodidae) from a cave in Tabasco, Mexico. **Copeia**, v. 4, p. 998-1004, 1998.

WEISEL, G. F.; MCLAURY, E. L. Blind catfish (*Ictalurus nebulosus*) from Dog lake, Oregon. **Copeia**, v. 4, p. 687-690, 1964.

WILEY, E. O.; JOHNSON, G. D. A teleost classification based on monophyletic groups. In: NELSON J. S.; SCHULTZE H. P.; WILSON, M. V. H. (Eds.) **Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts**. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2010. p. 123–182.

WILKENS, H. Regressive evolution and phylogenetic age: the history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. **Texas Memorial Museum Bulletin**, v. 28, p. 237–243, 1982.

WILKENS, H. Genetic analysis of evolutionary processes. **Int. J. Speleol.**, v. 16, n. 1-2, p. 33-57, 1987.

WILKENS, H. Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces) – Support for the neutral mutation theory. In: HECHT, M. K.; WALLACE, B. (Eds.) **Evolutionary Biology**. Plenum Publishing Corporation, 1988. p: 271-367.

WILKENS, H. A new species of *Rhamdia* (Pisces: Pimelodidae) from a cave in the Sierra de Zongolica (Veracruz, México). **Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.**, v. 90, p. 375–378, 1993.

WILKENS, H. Convergent adaptations to cave life in the *Rhamdia laticauda* catfish group (Pimelodidae, Teleostei). **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, n. 1-3, p. 251-261, 2001.

WILKENS, H. Fish. In: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Eds.) **Encyclopedia of caves**. 1st edition. Amsterdam. 2005. p. 241-251.

WILKENS, H. Genes, modules and the evolution of cave fish. **Heredity**, v. 105, n. 5, p. 413-422, 2010.

WILKENS, H. Neutral Mutations. In: WHITE, W. B.; CULVER, D. C. (Eds.) **Encyclopedia of caves**. 2nd edition. Amsterdam, 2012. p. 546-555.

WINEMILLER, K. O.; YAN, H. Y. Obligate mucus-feeding in a South American trichomycterid catfish (Pisces: Ostariophysi). **Copeia**, v. 1989, p. 511-514, 1989.

WOSIACKI, W. B.; DUTRA, G. M.; MENDONÇA, M. B. Description of a new species of *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) from Serra dos Carajás, rio Tocantins basin. **Neotropical Ichthyology**, v. 10, n. 3, p. 547-554, 2012.

- WOSIACKI, W. B. Estudo **das relações filogenéticas de Trichomycterinae (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae) com uma proposta de classificação**. 2002. 324 f. Dissertação (Mestrado em Ciências), Universidade de São Paulo, São Paulo. 2002.
- YOSHIZAWA, M.; GORICKI, S.; SOARES, D.; JEFFERY, W. R. Evolution of a behavioral shift mediated by superficial neuromasts helps cavefish find food in darkness. **Current Biology**, v. 20, p. 1631-1636, 2010.
- ZANATA, A. M.; PRIMITIVO, C. Natural history of *Copionodon pecten*, an endemic trichomycterid catfish from Chapada Diamantina in northeastern Brazil. **Journal of Natural History**, 1-26, 2013.
- ZHENG, L.P.; DU, L. N.; CHEN, X. Y.; YANG, J. X. A new species of Genus *Triplophysa* (Nemacheilinae: Balitoridae), *Triplophysa longipectoralis* sp. nov, from Guangxi, China. **Environmental biology of fishes**, v. 85, n. 3, p. 221-227, 2009.
- CHEN, Z. M.; LUO J.; XIAO, H.; YANG, J. X. Subterranean fishes of China. In: TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.) **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, Science Publishers, 2010. p. 397-413.
- ZUANON, J.; SAZIMA, I. Natural history of *Stauroglanis gouldingi* (Siluriformes: Trichomycteridae), a miniature sand-dwelling candiru from central Amazonian streamlets. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 15, p. 201-208, 2004a.
- ZUANON, J.; SAZIMA, I. Vampire catfishes seek the aorta not the jugular: candirus of the genus *Vandellia* (Trichomycteridae) feed on major gill arteries of host fishes. **J. Ichth. Aq. Biol.**, v. 8, p. 31-36, 2004b.
- ZUANON, J.; BOCKMANN, F. A.; SAZIMA, I. A remarkable sand-dwelling fish assemblage from central Amazonia, with comments on the evolution of psamophily in South American freshwater fishes. **Neotrop. Ichthyol.**, v. 4, n. 1, p. 107-118, 2006.

APÊNDICE A – Tabelas de dados morfométricos

Tabela 9. Dados morfométricos de *Ituglanis passensis* (N=23). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	45,4	11,6	65,8	15,2	-
% SL					
Comprimento total	114,7	113,1	119,6	1,7	0,974
Comprimento pré-dorsal	68,5	66,2	72,4	1,4	0,990
Comprimento pré-anal	72,2	69,3	74,1	1,3	1,013
Comprimento pré-pélvico	59,4	55,6	62,0	1,4	0,998
Comp. ventral do pedúnculo caudal	20,3	17,6	21,9	0,9	1,016
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	23,5	20,3	25,6	1,3	0,973
Altura do corpo: occipital	10,7	9,4	11,6	0,6	0,933
Altura do corpo: pré-dorsal	14,3	11,7	17,6	1,3	1,014
Altura do corpo: pedúnculo caudal	10,9	8,9	15,9	1,4	0,951
Largura do corpo: após a peitoral	11,1	9,0	13,0	1,0	1,043
Largura do corpo: pélvica	7,5	4,1	9,7	1,2	1,244
Largura do corpo: após a anal	2,9	1,7	4,3	0,7	1,284
Comp. da base da nadadeira dorsal	10,7	9,2	12,7	0,8	0,987
Comp. da nadadeira dorsal	15,0	11,9	18,5	1,3	0,925
Comp. da base da nadadeira anal	9,3	8,0	12,1	1,0	0,877
Comp. da nadadeira anal	14,0	11,3	17,2	1,4	0,850
Comp. da base da nadadeira peitoral	4,2	3,7	4,9	0,3	1,038
Comp. da nadadeira peitoral	13,0	11,7	19,1	1,7	0,784
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,4	2,0	3,0	0,2	1,025
Comp. da nadadeira pélvica	8,1	7,0	9,3	0,6	0,924
Comprimento da cabeça (HL)	16,2	14,2	23,4	2,4	0,742
%HL					
Comprimento pré-opercular	104,3	87,5	112,7	5,0	1,106
Altura da cabeça	50,9	38,8	57,4	4,6	1,216
Largura da cabeça: mediana	88,4	60,7	97,0	7,7	1,226
Largura da cabeça: interopérculo	113,6	87,5	125,8	10,5	1,249
Comprimento pré-ocular	42,6	37,4	46,3	2,9	1,080
Diâmetro orbital	5,5	3,8	7,4	1,0	0,623
Largura interorbital	32,7	26,0	39,7	4,2	0,979
Comp. pré-narina anterior	15,0	11,3	17,0	1,5	1,140
Comp. pré-narina posterior	24,7	22,1	27,9	1,5	1,033
Largura internarinal posterior	20,5	18,5	25,7	1,7	0,988
Largura internarinal anterior	24,7	20,2	30,3	2,4	1,125
Distância da narina posterior ao olho	11,8	0,0	14,2	3,0	1,284
Largura da boca	44,1	25,0	54,4	7,1	1,445
Largura rictal	55,7	41,5	66,9	6,9	1,296
Comp. do barbilhão maxilar	112,5	68,8	133,8	17,3	1,466
Comp. do barbilhão rictal	71,0	47,6	87,6	12,1	1,474
Comp. do barbilhão nasal	91,7	61,0	104,6	11,8	1,343

Tabela 10. Dados morfométricos de *Ituglanis bambui* (N=22). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	37,1	16,6	49,4	7,8	-
% SL					
Comprimento total	114,7	113,5	119,4	1,3	0,974
Comprimento pré-dorsal	68,8	66,6	71,3	1,2	0,984
Comprimento pré-anal	72,3	70,3	74,5	1,0	0,992
Comprimento pré-pélvico	59,1	57,5	61,5	1,0	0,976
Comp. ventral do pedúnculo caudal	21,3	20,0	23,4	0,9	0,934
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	23,7	21,7	26,6	1,2	0,954
Altura do corpo: occipital	10,6	9,0	11,8	0,6	1,022
Altura do corpo: pré-dorsal	13,1	10,7	15,1	1,4	1,116
Altura do corpo: pedúnculo caudal	10,0	7,5	11,8	1,2	1,118
Largura do corpo: após a peitoral	10,7	9,1	12,5	1,0	1,208
Largura do corpo: pélvica	6,5	4,1	8,3	1,4	1,650
Largura do corpo: após a anal	2,4	1,3	3,3	0,6	1,691
Comp. da base da nadadeira dorsal	10,6	9,2	11,9	0,8	1,092
Comp. da nadadeira dorsal	16,2	14,3	18,0	1,1	0,987
Comp. da base da nadadeira anal	9,1	7,9	10,0	0,5	0,985
Comp. da nadadeira anal	14,7	13,1	16,7	0,7	0,859
Comp. da base da nadadeira peitoral	4,5	4,0	5,3	0,3	1,056
Comp. da nadadeira peitoral	13,2	12,0	15,2	0,9	0,839
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,3	1,6	2,9	0,3	1,117
Comp. da nadadeira pélvica	7,9	6,9	9,0	0,6	0,953
Comprimento da cabeça (HL)	16,5	15,1	21,0	1,2	0,754
%HL					
Comprimento pré-opercular	104,2	94,0	110,1	4,1	1,111
Altura da cabeça	50,8	42,2	56,2	3,2	1,129
Largura da cabeça: mediana	87,9	76,8	94,7	4,1	1,237
Largura da cabeça: interopérculo	110,5	95,7	119,9	6,9	1,232
Comprimento pré-ocular	40,7	0,0	47,8	9,6	1,258
Diâmetro orbital	8,8	4,3	10,5	1,5	0,515
Largura interorbital	31,5	27,2	34,6	2,3	1,122
Comp. pré-narina anterior	15,9	12,2	18,8	1,9	1,401
Comp. pré-narina posterior	25,9	21,9	28,5	1,9	1,190
Largura internarinal posterior	20,7	18,6	23,1	1,3	0,967
Largura internarinal anterior	25,5	22,7	27,8	1,4	0,966
Distância da narina posterior ao olho	13,4	10,6	16,1	1,5	1,073
Largura da boca	40,9	28,4	48,4	4,4	1,558
Largura rictal	58,8	49,6	67,3	4,6	1,346
Comp. do barbilhão maxilar	107,0	47,1	123,0	17,8	1,450
Comp. do barbilhão rictal	70,3	45,4	86,5	10,5	1,698
Comp. do barbilhão nasal	90,6	51,7	107,0	14,4	1,529

Tabela 11. Dados morfométricos de *Ituglanis epikarsticus* (N=1). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento.

Medida	LESCI-00300
Comprimento padrão (SL)	45,72
% SL	
Comprimento total	115,0
Comprimento pré-dorsal	67,5
Comprimento pré-anal	70,9
Comprimento pré-pélvico	56,8
Comp. ventral do pedúnculo caudal	21,1
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	23,1
Altura do corpo: occipital	10,9
Altura do corpo: pré-dorsal	20,6
Altura do corpo: pedúnculo caudal	12,5
Largura do corpo: após a peitoral	15,6
Largura do corpo: pélvica	15,7
Largura do corpo: após a anal	4,0
Comp. da base da nadadeira dorsal	12,3
Comp. da nadadeira dorsal	16,4
Comp. da base da nadadeira anal	11,2
Comp. da nadadeira anal	15,7
Comp. da base da nadadeira peitoral	5,0
Comp. da nadadeira peitoral	12,2
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,9
Comp. da nadadeira pélvica	7,1
Comprimento da cabeça (HL)	16,1
%HL	
Comprimento pré-opercular	101,8
Altura da cabeça	54,8
Largura da cabeça: mediana	88,3
Largura da cabeça: interopérculo	112,9
Comprimento pré-ocular	-
Diâmetro orbital	0
Largura interorbital	-
Comp. pré-narina anterior	17,2
Comp. pré-narina posterior	26,9
Largura internarinal posterior	18,5
Largura internarinal anterior	23,1
Distância da narina posterior ao olho	-
Largura da boca	36,9
Largura rictal	55,4
Comp. do barbilhão maxilar	113,0
Comp. do barbilhão rictal	73,3
Comp. do barbilhão nasal	85,7

Tabela 12. Dados morfométricos de *Ituglanis ramiroi* (N=22). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	36,7	17,3	49,1	8,3	-
% SL					
Comprimento total	114,2	113,1	115,1	0,6	0,993
Comprimento pré-dorsal	67,9	66,0	71,3	1,2	0,995
Comprimento pré-anal	71,4	69,6	73,2	1,1	1,007
Comprimento pré-pélvico	58,1	55,9	59,8	1,1	0,983
Comp. ventral do pedúnculo caudal	22,0	20,4	25,1	0,9	1,039
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	24,7	23,0	27,0	1,0	1,027
Altura do corpo: occipital	10,3	9,1	11,2	0,6	0,979
Altura do corpo: pré-dorsal	13,5	10,6	16,0	1,4	1,022
Altura do corpo: pedúnculo caudal	9,9	8,3	11,6	0,9	0,969
Largura do corpo: após a peitoral	11,3	9,1	13,5	1,2	1,198
Largura do corpo: pélvica	7,4	5,3	10,2	1,5	1,351
Largura do corpo: após a anal	3,1	2,2	5,2	0,8	1,481
Comp. da base da nadadeira dorsal	10,5	9,4	11,8	0,7	0,930
Comp. da nadadeira dorsal	15,9	14,6	17,8	1,0	0,859
Comp. da base da nadadeira anal	9,1	8,1	9,6	0,4	0,953
Comp. da nadadeira anal	14,2	11,7	16,0	1,0	0,818
Comp. da base da nadadeira peitoral	4,4	3,6	5,3	0,4	0,880
Comp. da nadadeira peitoral	13,3	11,9	14,9	0,8	0,863
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,5	1,7	3,1	0,3	0,846
Comp. da nadadeira pélvica	8,4	6,7	9,4	0,6	0,913
Comprimento da cabeça (HL)	15,7	13,6	18,8	1,3	0,741
%HL					
Comprimento pré-opercular	106,6	100,7	114,4	3,2	0,981
Altura da cabeça	52,0	44,2	59,9	5,2	1,283
Largura da cabeça: mediana	91,0	81,6	101,2	5,5	1,143
Largura da cabeça: interopérculo	114,2	101,2	124,6	6,9	1,139
Comprimento pré-ocular	40,2	0,0	48,8	13,2	0,982
Diâmetro orbital	3,5	0,0	10,1	2,8	-
Largura interorbital	25,9	0,0	41,9	16,5	1,146
Comp. pré-narina anterior	16,0	12,7	19,5	1,8	0,746
Comp. pré-narina posterior	27,7	22,4	32,7	2,6	0,696
Largura internarinal posterior	21,9	17,2	27,1	2,5	0,783
Largura internarinal anterior	29,0	25,2	33,6	1,9	0,905
Distância da narina posterior ao olho	10,0	0,0	16,5	5,0	0,691
Largura da boca	40,3	28,8	48,1	4,4	1,505
Largura rictal	58,4	50,2	66,6	4,5	1,139
Comp. do barbilhão maxilar	112,4	82,1	133,5	14,0	1,394
Comp. do barbilhão rictal	71,8	56,0	91,5	9,3	1,318
Comp. do barbilhão nasal	92,8	67,3	106,1	10,3	1,331

Tabela 13. Dados morfométricos de *Ituglanis mambai* (N=14). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	50,4	26,6	66,4	13,4	-
% SL					
Comprimento total	115,7	113,9	117,9	1,1	0,995
Comprimento pré-dorsal	67,9	66,7	70,8	1,1	0,969
Comprimento pré-anal	71,1	68,8	73,9	1,3	0,962
Comprimento pré-pélvico	59,8	56,8	61,8	1,2	0,958
Comp. ventral do pedúnculo caudal	21,2	19,6	22,9	1,0	1,073
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	23,2	21,9	25,4	0,9	1,042
Altura do corpo: occipital	10,9	10,3	12,0	0,6	0,993
Altura do corpo: pré-dorsal	13,5	12,0	14,2	0,7	1,056
Altura do corpo: pedúnculo caudal	11,1	10,2	11,8	0,6	1,034
Largura do corpo: após a peitoral	13,9	12,4	15,9	1,2	1,195
Largura do corpo: pélvica	8,6	6,8	10,6	1,2	1,359
Largura do corpo: após a anal	3,0	2,3	4,0	0,5	1,346
Comp. da base da nadadeira dorsal	11,1	9,7	11,6	0,6	0,954
Comp. da nadadeira dorsal	17,4	15,8	19,4	0,9	1,047
Comp. da base da nadadeira anal	9,6	8,0	10,4	0,6	0,916
Comp. da nadadeira anal	15,8	14,5	17,0	0,7	1,004
Comp. da base da nadadeira peitoral	4,4	4,0	4,7	0,2	1,058
Comp. da nadadeira peitoral	13,3	12,4	13,8	0,4	0,993
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,8	2,4	3,2	0,2	1,164
Comp. da nadadeira pélvica	8,3	7,7	8,9	0,4	1,047
Comprimento da cabeça (HL)	16,8	15,7	18,4	0,7	0,883
%HL					
Comprimento pré-opercular	106,6	101,6	109,7	2,2	1,013
Altura da cabeça	49,3	45,0	52,8	2,1	1,010
Largura da cabeça: mediana	95,3	87,7	100,4	3,7	1,097
Largura da cabeça: interopérculo	116,4	111,0	122,9	3,3	1,039
Comprimento pré-ocular	42,1	40,3	43,4	0,9	1,009
Diâmetro orbital	10,8	9,4	12,4	0,9	0,734
Largura interorbital	36,5	32,3	39,6	2,3	1,171
Comp. pré-narina anterior	17,2	13,9	18,8	1,2	1,111
Comp. pré-narina posterior	27,7	25,7	29,0	1,0	1,025
Largura internarinal posterior	21,5	19,0	22,9	1,1	0,942
Largura internarinal anterior	30,8	28,2	33,3	1,5	0,923
Distância da narina posterior ao olho	12,7	8,6	14,1	1,4	1,367
Largura da boca	47,3	38,0	52,5	4,0	1,232
Largura rictal	62,8	56,8	67,9	3,9	1,186
Comp. do barbilhão maxilar	99,1	52,3	118,7	15,7	0,999
Comp. do barbilhão rictal	72,2	60,7	85,0	7,4	1,244
Comp. do barbilhão nasal	93,1	74,1	107,9	9,4	0,828

Tabela 14. Dados morfométricos de *Ituglanis* sp. n. 1 (N=23). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	45,9	28,5	65,8	9,3	-
% SL					
Comprimento total	114,8	112,5	116,2	1,0	0,996
Comprimento pré-dorsal	68,1	64,3	70,6	1,5	0,969
Comprimento pré-anal	72,1	70,3	74,1	1,1	1,013
Comprimento pré-pélvico	59,9	57,4	62,8	1,3	1,005
Comp. ventral do pedúnculo caudal	20,8	17,8	22,9	1,3	1,005
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	23,5	19,5	26,1	1,6	1,063
Altura do corpo: occipital	10,4	8,8	12,9	1,0	0,887
Altura do corpo: pré-dorsal	12,9	10,2	17,6	1,8	0,864
Altura do corpo: pedúnculo caudal	9,9	7,6	12,9	1,0	1,049
Largura do corpo: após a peitoral	13,3	11,2	15,9	1,3	0,929
Largura do corpo: pélvica	7,7	5,3	11,2	1,6	1,170
Largura do corpo: após a anal	2,7	1,8	4,0	0,6	1,003
Comp. da base da nadadeira dorsal	10,3	9,1	11,8	0,6	1,042
Comp. da nadadeira dorsal	16,2	14,6	17,5	0,8	1,101
Comp. da base da nadadeira anal	8,8	7,7	10,5	0,7	0,917
Comp. da nadadeira anal	14,9	13,2	16,3	0,9	1,035
Comp. da base da nadadeira peitoral	4,0	3,4	4,6	0,4	0,969
Comp. da nadadeira peitoral	12,7	10,9	14,2	0,8	0,960
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,6	2,1	3,3	0,3	0,995
Comp. da nadadeira pélvica	7,9	6,7	9,0	0,5	1,089
Comprimento da cabeça (HL)	16,1	14,4	17,6	0,9	0,902
%HL					
Comprimento pré-opercular	106,1	98,9	112,1	3,6	1,007
Altura da cabeça	51,0	44,3	59,2	4,1	0,876
Largura da cabeça: mediana	91,5	84,8	101,6	4,1	1,073
Largura da cabeça: interopérculo	113,6	103,0	129,4	6,0	1,056
Comprimento pré-ocular	39,9	36,2	43,7	2,0	1,068
Diâmetro orbital	11,1	8,7	13,5	1,1	0,767
Largura interorbital	36,4	34,0	40,3	1,6	1,029
Comp. pré-narina anterior	17,3	15,9	19,2	1,0	0,994
Comp. pré-narina posterior	28,0	22,9	30,8	1,9	0,854
Largura internarinal posterior	22,0	19,5	25,7	1,5	0,891
Largura internarinal anterior	29,7	24,1	34,6	2,3	0,949
Distância da narina posterior ao olho	11,3	9,3	13,5	1,1	0,946
Largura da boca	46,2	39,4	52,3	3,2	1,193
Largura rictal	61,7	56,0	76,0	4,3	1,260
Comp. do barbilhão maxilar	105,7	78,3	135,8	14,8	1,093
Comp. do barbilhão rictal	78,0	58,6	98,6	9,7	1,053
Comp. do barbilhão nasal	93,1	73,3	111,8	10,9	0,828

Tabela 15. Dados morfométricos de *Ituglanis* sp. n. 2 (N=13). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	54,0	27,4	73,5	14,2	-
% SL					
Comprimento total	116,1	114,1	118,0	1,4	0,994
Comprimento pré-dorsal	68,8	67,7	69,6	0,6	0,991
Comprimento pré-anal	71,5	69,1	73,3	1,2	0,961
Comprimento pré-pélvico	59,5	57,0	60,9	1,4	0,957
Comp. ventral do pedúnculo caudal	21,5	19,5	23,2	1,2	1,024
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	23,2	20,8	24,7	1,1	1,082
Altura do corpo: occipital	10,1	8,3	10,8	0,6	0,912
Altura do corpo: pré-dorsal	12,6	10,5	14,4	1,2	0,970
Altura do corpo: pedúnculo caudal	9,5	9,0	10,5	0,5	0,954
Largura do corpo: após a peitoral	12,7	11,1	14,5	1,2	1,129
Largura do corpo: pélvica	7,0	4,8	8,9	1,4	1,191
Largura do corpo: após a anal	2,5	1,8	3,4	0,6	1,271
Comp. da base da nadadeira dorsal	10,7	9,7	11,8	0,6	0,879
Comp. da nadadeira dorsal	16,8	15,6	17,9	0,7	0,915
Comp. da base da nadadeira anal	9,3	8,5	10,0	0,4	0,953
Comp. da nadadeira anal	15,4	14,1	16,7	0,9	0,880
Comp. da base da nadadeira peitoral	4,3	3,8	5,0	0,3	0,854
Comp. da nadadeira peitoral	13,8	12,6	14,8	0,7	0,934
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,5	2,1	2,9	0,2	0,818
Comp. da nadadeira pélvica	8,7	7,9	9,5	0,5	0,938
Comprimento da cabeça (HL)	15,9	14,3	18,1	1,1	0,781
%HL					
Comprimento pré-opercular	107,7	101,8	112,3	3,1	1,053
Altura da cabeça	51,4	44,4	57,9	4,3	1,254
Largura da cabeça: mediana	96,5	87,1	105,5	5,3	1,203
Largura da cabeça: interopérculo	115,8	107,0	127,6	5,7	1,168
Comprimento pré-ocular	41,6	39,2	44,2	1,5	1,052
Diâmetro orbital	8,9	7,3	11,2	1,2	0,511
Largura interorbital	37,8	35,9	41,1	1,6	1,085
Comp. pré-narina anterior	16,8	14,9	17,7	0,8	1,047
Comp. pré-narina posterior	27,4	25,2	29,0	1,2	0,954
Largura internarinal posterior	22,9	20,8	24,7	1,1	0,980
Largura internarinal anterior	30,2	28,3	34,5	1,9	0,847
Distância da narina posterior ao olho	12,4	11,1	13,6	0,6	1,015
Largura da boca	44,7	36,3	49,4	4,5	1,351
Largura rictal	61,8	55,6	68,1	3,8	1,078
Comp. do barbilhão maxilar	126,4	100,9	162,0	16,4	1,144
Comp. do barbilhão rictal	85,6	69,0	119,9	14,6	1,145
Comp. do barbilhão nasal	113,7	92,4	158,2	18,9	1,048

Tabela 16. Dados morfométricos de *Ituglanis* sp. 3 (N=65). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	43,9	29,5	74,5	9,1	-
% SL					
Comprimento total	115,3	113,3	117,9	0,9	0,988
Comprimento pré-dorsal	70,0	66,1	72,8	1,3	0,991
Comprimento pré-anal	72,9	69,6	76,8	1,5	1,000
Comprimento pré-pélvico	59,6	55,6	63,6	1,6	0,982
Comp. ventral do pedúnculo caudal	20,9	18,0	24,3	1,4	1,021
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	23,1	20,0	25,7	1,4	1,039
Altura do corpo: occipital	10,1	8,1	12,3	0,9	0,910
Altura do corpo: pré-dorsal	12,8	10,6	14,6	0,9	0,974
Altura do corpo: pedúnculo caudal	9,6	7,4	11,2	0,6	0,897
Largura do corpo: após a peitoral	12,0	10,1	15,2	0,9	1,029
Largura do corpo: pélvica	7,8	6,3	10,6	0,8	1,282
Largura do corpo: após a anal	2,4	1,7	3,8	0,4	1,228
Comp. da base da nadadeira dorsal	9,4	7,6	11,3	0,7	0,930
Comp. da nadadeira dorsal	16,1	13,9	18,3	1,0	0,861
Comp. da base da nadadeira anal	8,9	7,6	10,5	0,6	0,891
Comp. da nadadeira anal	15,5	13,4	17,8	0,9	0,867
Comp. da base da nadadeira peitoral	3,6	2,6	4,3	0,3	0,832
Comp. da nadadeira peitoral	11,9	10,2	13,9	0,9	0,838
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,6	2,2	3,2	0,2	0,962
Comp. da nadadeira pélvica	8,4	7,5	9,6	0,5	0,924
Comprimento da cabeça (HL)	15,2	13,3	17,0	0,9	0,765
%HL					
Comprimento pré-opercular	106,3	100,2	115,7	3,4	1,064
Altura da cabeça	50,9	42,6	64,6	5,0	0,960
Largura da cabeça: mediana	88,3	80,2	99,7	3,9	1,073
Largura da cabeça: interopérculo	111,8	97,4	124,4	5,9	1,109
Comprimento pré-ocular	39,2	35,2	44,4	1,8	0,993
Diâmetro orbital	13,1	10,2	17,4	1,5	0,599
Largura interorbital	33,4	29,4	41,5	3,0	1,009
Comp. pré-narina anterior	17,6	14,9	21,5	1,2	0,969
Comp. pré-narina posterior	30,0	26,3	34,9	1,6	0,904
Largura internarinal posterior	24,6	20,3	31,6	2,0	0,965
Largura internarinal anterior	31,0	25,5	37,2	2,1	0,939
Distância da narina posterior ao olho	9,0	7,3	11,0	0,8	0,982
Largura da boca	42,3	31,5	51,3	3,6	1,192
Largura rictal	59,4	50,6	71,7	4,1	1,052
Comp. do barbilhão maxilar	99,6	67,7	123,8	9,2	1,102
Comp. do barbilhão rictal	74,4	33,0	88,1	9,4	1,208
Comp. do barbilhão nasal	89,8	64,5	104,6	9,2	1,076

Tabela 17. Dados morfométricos de *Ituglanis proops* (N=22). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	60,1	40,4	82,2	12,1	-
% SL					
Comprimento total	115,4	113,1	116,7	1,0	0,974
Comprimento pré-dorsal	70,1	68,1	72,5	1,2	0,982
Comprimento pré-anal	73,2	70,3	75,6	1,2	0,998
Comprimento pré-pélvico	59,8	55,8	63,5	1,5	0,968
Comp. ventral do pedúnculo caudal	20,2	18,1	22,6	1,3	0,993
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	23,2	21,5	25,1	1,0	0,979
Altura do corpo: occipital	9,8	8,3	10,9	0,7	0,767
Altura do corpo: pré-dorsal	12,9	10,9	13,9	0,8	0,900
Altura do corpo: pedúnculo caudal	10,6	9,3	11,5	0,6	0,921
Largura do corpo: após a peitoral	12,6	11,5	13,4	0,5	0,923
Largura do corpo: pélvica	7,7	6,6	9,0	0,6	0,900
Largura do corpo: após a anal	2,7	2,3	3,0	0,2	0,867
Comp. da base da nadadeira dorsal	10,6	9,4	11,6	0,5	0,980
Comp. da nadadeira dorsal	17,3	16,0	18,6	0,7	0,899
Comp. da base da nadadeira anal	9,6	8,9	10,4	0,4	0,984
Comp. da nadadeira anal	16,2	14,9	17,7	0,7	0,944
Comp. da base da nadadeira peitoral	3,5	2,9	4,2	0,3	0,992
Comp. da nadadeira peitoral	11,4	10,1	13,1	0,8	0,900
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,5	2,2	3,0	0,2	0,862
Comp. da nadadeira pélvica	8,2	6,7	9,4	0,6	0,907
Comprimento da cabeça (HL)	15,4	13,4	16,7	0,8	0,785
%HL					
Comprimento pré-opercular	110,1	102,7	115,8	2,7	0,983
Altura da cabeça	49,4	43,8	62,9	5,7	1,278
Largura da cabeça: mediana	87,2	80,0	94,8	3,7	1,042
Largura da cabeça: interopérculo	114,4	102,8	126,6	6,2	1,057
Comprimento pré-ocular	38,5	35,2	41,6	1,8	0,991
Diâmetro orbital	11,9	10,5	14,2	1,0	0,636
Largura interorbital	32,7	29,5	37,3	1,8	1,058
Comp. pré-narina anterior	17,1	14,9	19,4	1,2	0,968
Comp. pré-narina posterior	29,1	26,3	31,7	1,6	0,821
Largura internarinal posterior	20,8	18,6	23,0	1,3	0,781
Largura internarinal anterior	27,5	24,8	30,2	1,6	1,044
Distância da narina posterior ao olho	9,0	7,7	10,9	0,9	1,271
Largura da boca	42,8	36,7	48,4	2,9	1,045
Largura rictal	57,1	51,2	61,4	3,0	0,958
Comp. do barbilhão maxilar	83,8	59,2	93,3	7,3	0,847
Comp. do barbilhão rictal	65,7	53,9	75,9	6,2	0,939
Comp. do barbilhão nasal	70,3	36,4	83,5	10,1	0,756

Tabela 18. Dados morfométricos de *Ituglanis ina* (N=10). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	45,9	23,4	58,2	11,6	-
% SL					
Comprimento total	116,2	114,8	117,9	1,0	0,998
Comprimento pré-dorsal	73,1	71,7	75,5	1,2	0,987
Comprimento pré-anal	74,0	72,5	76,2	1,3	0,958
Comprimento pré-pélvico	63,4	62,0	64,7	1,0	0,981
Comp. ventral do pedúnculo caudal	17,5	15,7	19,1	1,0	1,123
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	16,7	15,8	17,6	0,6	1,071
Altura do corpo: occipital	10,5	9,7	11,2	0,6	1,000
Altura do corpo: pré-dorsal	14,0	12,8	15,5	0,9	1,106
Altura do corpo: pedúnculo caudal	11,2	9,8	12,7	0,9	1,183
Largura do corpo: após a peitoral	12,3	10,7	13,4	0,8	1,105
Largura do corpo: pélvica	8,1	6,8	9,8	0,8	1,249
Largura do corpo: após a anal	2,3	1,5	3,4	0,5	1,604
Comp. da base da nadadeira dorsal	12,3	11,7	12,9	0,4	1,046
Comp. da nadadeira dorsal	19,6	18,1	21,3	1,0	0,950
Comp. da base da nadadeira anal	10,5	9,8	11,4	0,6	1,008
Comp. da nadadeira anal	17,8	16,0	19,8	1,1	0,863
Comp. da base da nadadeira peitoral	3,0	2,7	3,2	0,2	0,910
Comp. da nadadeira peitoral	11,0	10,2	11,8	0,5	1,005
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,3	2,1	2,5	0,1	1,006
Comp. da nadadeira pélvica	7,7	7,3	8,6	0,4	0,915
Comprimento da cabeça (HL)	16,9	16,2	18,0	0,6	0,904
%HL					
Comprimento pré-opercular	106,6	102,2	111,4	3,1	1,041
Altura da cabeça	45,7	42,8	49,1	2,2	0,970
Largura da cabeça: mediana	87,8	82,3	92,3	3,6	1,073
Largura da cabeça: interopérculo	101,2	93,2	108,8	4,3	0,969
Comprimento pré-ocular	37,9	35,5	40,9	1,6	1,051
Diâmetro orbital	10,1	4,6	15,1	2,9	0,361
Largura interorbital	32,4	28,4	37,2	2,6	1,209
Comp. pré-narina anterior	17,9	16,1	20,2	1,2	1,050
Comp. pré-narina posterior	26,7	17,6	28,5	3,3	1,338
Largura internarinal posterior	24,4	21,1	27,1	2,0	1,056
Largura internarinal anterior	29,2	24,3	33,8	2,8	1,168
Distância da narina posterior ao olho	9,8	5,3	12,0	2,0	1,454
Largura da boca	49,3	34,5	56,5	7,5	1,514
Largura rictal	64,5	59,5	70,5	3,9	1,146
Comp. do barbilhão maxilar	103,6	88,2	117,3	8,8	1,128
Comp. do barbilhão rictal	79,0	50,4	90,8	11,6	1,161
Comp. do barbilhão nasal	86,6	67,0	98,2	8,8	1,289

Tabela 19. Dados morfométricos de *Ituglanis amazonicus* (N=22). Mín.= valor mínimo. Máx.= valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	36,4	23,9	53,4	9,0	-
% SL					
Comprimento total	118,8	114,5	123,5	1,9	0,964
Comprimento pré-dorsal	74,0	72,3	76,7	1,2	0,996
Comprimento pré-anal	77,2	75,2	80,1	1,2	0,981
Comprimento pré-pélvico	65,1	63,3	67,4	1,1	0,995
Comp. ventral do pedúnculo caudal	17,8	15,6	20,1	1,0	1,037
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	18,0	15,8	19,7	1,1	1,095
Altura do corpo: occipital	9,9	8,5	11,3	0,6	0,988
Altura do corpo: pré-dorsal	13,6	11,3	15,3	1,0	1,114
Altura do corpo: pedúnculo caudal	11,6	10,2	13,4	0,9	1,070
Largura do corpo: após a peitoral	10,9	8,5	13,6	1,6	1,311
Largura do corpo: pélvica	7,6	5,2	10,8	1,6	1,472
Largura do corpo: após a anal	1,8	1,0	2,7	0,4	1,494
Comp. da base da nadadeira dorsal	11,8	9,5	13,1	0,9	0,851
Comp. da nadadeira dorsal	19,5	16,9	21,5	1,2	0,891
Comp. da base da nadadeira anal	9,7	8,1	11,0	0,7	0,921
Comp. da nadadeira anal	17,3	13,4	19,9	1,3	0,801
Comp. da base da nadadeira peitoral	3,0	2,6	3,5	0,2	0,854
Comp. da nadadeira peitoral	10,8	8,9	13,4	1,2	0,646
Comp. da base da nadadeira pélvica	2,3	2,0	2,6	0,2	1,080
Comp. da nadadeira pélvica	8,1	7,1	9,3	0,5	0,843
Comprimento da cabeça (HL)	16,5	14,3	18,4	1,1	0,760
%HL					
Comprimento pré-opercular	106,9	101,5	114,5	3,4	1,051
Altura da cabeça	47,8	40,8	55,5	3,9	0,945
Largura da cabeça: mediana	82,1	72,7	94,8	4,8	1,130
Largura da cabeça: interopérculo	102,7	93,4	113,5	5,1	1,053
Comprimento pré-ocular	36,8	33,6	40,4	1,8	1,110
Diâmetro orbital	11,7	9,6	14,1	1,1	0,583
Largura interorbital	30,4	26,8	34,2	1,6	1,014
Comp. pré-narina anterior	16,8	13,5	20,9	1,4	1,123
Comp. pré-narina posterior	28,9	26,3	32,5	1,6	1,025
Largura internarinal posterior	22,5	20,0	25,9	1,2	0,998
Largura internarinal anterior	30,4	26,4	34,5	2,0	0,961
Distância da narina posterior ao olho	8,5	6,5	9,8	0,9	1,199
Largura da boca	40,9	29,4	50,9	4,7	1,453
Largura rictal	61,9	53,7	68,9	4,1	1,181
Comp. do barbilhão maxilar	125,0	105,8	143,5	10,2	1,191
Comp. do barbilhão rictal	90,2	66,9	109,3	9,9	1,242
Comp. do barbilhão nasal	92,5	55,4	111,4	13,2	1,206

Tabela 20. Dados morfométricos de *Trichomycterus brasiliensis* (N=22). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	44,8	33,4	77,3	11,5	-
% SL					
Comprimento total	118,4	115,5	120,1	1,1	0,977
Comprimento pré-dorsal	65,6	63,6	69,8	1,3	1,016
Comprimento pré-anal	73,6	71,7	79,8	1,7	1,018
Comprimento pré-pélvico	62,8	60,5	68,4	1,6	1,005
Comp. ventral do pedúnculo caudal	19,1	13,1	21,1	1,6	0,882
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	24,3	18,2	26,0	2,1	0,945
Altura do corpo: occipital	14,2	13,0	14,8	0,5	0,909
Altura do corpo: pré-dorsal	17,0	16,1	18,6	0,6	1,029
Altura do corpo: pedúnculo caudal	14,1	11,9	15,2	0,7	1,065
Largura do corpo: após a peitoral	15,3	13,0	16,5	0,8	1,053
Largura do corpo: pélvica	10,4	9,6	11,0	0,4	1,031
Largura do corpo: após a anal	2,9	2,3	3,4	0,3	0,992
Comp. da base da nadadeira dorsal	12,5	11,3	13,7	0,6	1,017
Comp. da nadadeira dorsal	20,0	18,9	22,1	0,7	0,989
Comp. da base da nadadeira anal	10,0	8,9	10,9	0,4	1,000
Comp. da nadadeira anal	17,7	16,3	18,9	0,7	0,930
Comp. da base da nadadeira peitoral	4,2	3,8	4,6	0,2	0,899
Comp. da nadadeira peitoral	13,8	12,3	14,8	0,7	0,838
Comp. da base da nadadeira pélvica	3,0	2,7	3,3	0,2	1,035
Comp. da nadadeira pélvica	9,4	8,5	10,1	0,4	0,927
Comprimento da cabeça (HL)	18,1	15,8	19,8	1,0	0,820
%HL					
Comprimento pré-opercular	108,4	101,6	115,5	4,0	1,095
Altura da cabeça	57,3	51,9	63,3	3,0	1,049
Largura da cabeça: mediana	90,5	84,0	100,7	4,5	1,166
Largura da cabeça: interopérculo	109,0	99,0	120,5	5,7	1,101
Comprimento pré-ocular	47,5	43,0	53,0	2,6	1,231
Diâmetro orbital	13,6	10,6	15,2	1,5	0,427
Largura interorbital	37,0	32,9	40,4	1,8	1,039
Comp. pré-narina anterior	18,2	16,1	20,1	1,2	1,196
Comp. pré-narina posterior	32,8	30,3	35,3	1,5	1,063
Largura internarinal posterior	26,2	24,4	29,2	1,2	0,987
Largura internarinal anterior	34,0	30,6	38,4	2,1	1,123
Distância da narina posterior ao olho	13,6	12,0	15,9	1,0	1,255
Largura da boca	48,3	43,2	57,3	3,7	1,253
Largura rictal	64,0	58,8	73,3	4,1	1,207
Comp. do barbilhão maxilar	106,3	81,4	119,0	8,7	0,983
Comp. do barbilhão rictal	89,1	74,5	100,9	6,0	0,968
Comp. do barbilhão nasal	97,6	52,6	111,1	13,0	1,096

Tabela 21. Dados morfométricos de *Trichomycterus paolence* (N=22). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	49,6	24,0	85,3	17,1	-
% SL					
Comprimento total	116,9	115,3	118,9	0,9	0,994
Comprimento pré-dorsal	62,8	60,5	64,5	1,1	1,024
Comprimento pré-anal	73,1	71,9	74,6	0,8	1,017
Comprimento pré-pélvico	56,6	54,0	58,1	0,9	1,019
Comp. ventral do pedúnculo caudal	20,5	19,3	22,1	0,9	0,950
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	27,2	24,6	29,2	1,1	0,953
Altura do corpo: occipital	11,7	10,3	12,4	0,5	0,973
Altura do corpo: pré-dorsal	15,4	13,8	17,3	0,9	1,088
Altura do corpo: pedúnculo caudal	11,1	9,4	11,9	0,6	1,077
Largura do corpo: após a peitoral	13,5	11,7	14,5	0,8	1,087
Largura do corpo: pélvica	9,1	7,7	9,8	0,5	0,970
Largura do corpo: após a anal	2,5	2,0	3,7	0,4	1,119
Comp. da base da nadadeira dorsal	13,2	12,1	14,4	0,5	0,988
Comp. da nadadeira dorsal	20,6	18,3	22,4	1,0	0,914
Comp. da base da nadadeira anal	8,4	7,2	9,3	0,5	0,981
Comp. da nadadeira anal	16,5	14,8	18,0	0,9	0,891
Comp. da base da nadadeira peitoral	4,7	4,1	5,3	0,2	0,920
Comp. da nadadeira peitoral	14,7	13,1	16,4	1,1	0,833
Comp. da base da nadadeira pélvica	3,0	2,5	3,4	0,3	0,804
Comp. da nadadeira pélvica	10,6	9,2	11,8	0,9	0,818
Comprimento da cabeça (HL)	19,4	17,0	21,1	1,3	0,827
%HL					
Comprimento pré-opercular	109,8	99,8	118,8	5,8	1,153
Altura da cabeça	51,9	42,6	60,3	5,1	1,199
Largura da cabeça: mediana	84,6	71,4	98,7	6,8	1,226
Largura da cabeça: interopérculo	101,7	90,9	107,6	4,5	1,103
Comprimento pré-ocular	53,0	45,6	62,8	4,6	1,267
Diâmetro orbital	13,6	11,3	16,9	1,3	0,723
Largura interorbital	28,5	25,4	31,3	1,7	1,098
Comp. pré-narina anterior	17,4	14,7	20,8	1,7	1,239
Comp. pré-narina posterior	29,5	26,2	34,0	2,0	1,182
Largura internarinal posterior	22,0	18,2	25,1	2,1	1,204
Largura internarinal anterior	27,3	21,9	36,6	3,9	1,307
Distância da narina posterior ao olho	21,0	15,5	25,5	3,2	1,511
Largura da boca	40,4	28,8	54,5	7,4	1,524
Largura rictal	61,9	44,4	75,3	8,0	1,379
Comp. do barbilhão maxilar	66,1	34,5	82,0	13,7	1,190
Comp. do barbilhão rictal	52,6	36,9	63,0	7,3	1,433
Comp. do barbilhão nasal	58,9	37,1	69,7	9,6	1,535

Tabela 22. Dados morfométricos de *Trichomycterus immaculatus* (N=13). Mín. = valor mínimo. Máx. = valor máximo. SD = desvio padrão. α = coeficiente de alometria. % SL e % HL = porcentagens do comprimento padrão e do comprimento da cabeça, respectivamente. Comp. = comprimento. Em cinza, os valores de α que indicam crescimento isométrico.

Medida	Média	Mín.	Máx.	SD	α
Comprimento padrão (SL)	70,1	32,0	92,7	19,1	-
% SL					
Comprimento total	114,0	112,2	115,8	1,1	0,987
Comprimento pré-dorsal	61,5	59,7	63,8	1,2	0,994
Comprimento pré-anal	71,8	70,8	74,0	0,9	1,007
Comprimento pré-pélvico	57,0	55,5	60,9	1,4	0,955
Comp. ventral do pedúnculo caudal	19,2	17,4	20,8	1,1	0,953
Comp. dorsal do pedúnculo caudal	27,5	25,4	29,2	0,9	1,046
Altura do corpo: occipital	10,8	9,1	12,0	0,8	0,939
Altura do corpo: pré-dorsal	14,3	12,5	17,1	1,1	1,013
Altura do corpo: pedúnculo caudal	10,6	9,9	11,4	0,5	0,997
Largura do corpo: após a peitoral	14,8	13,5	16,1	0,8	1,008
Largura do corpo: pélvica	8,6	7,0	10,2	0,8	1,089
Largura do corpo: após a anal	2,1	1,4	2,6	0,3	0,935
Comp. da base da nadadeira dorsal	12,9	12,1	14,5	0,7	0,960
Comp. da nadadeira dorsal	19,7	18,7	20,7	0,5	0,954
Comp. da base da nadadeira anal	10,2	9,1	10,9	0,7	0,901
Comp. da nadadeira anal	17,2	15,2	18,3	1,0	0,904
Comp. da base da nadadeira peitoral	5,4	4,8	6,1	0,4	1,165
Comp. da nadadeira peitoral	14,5	12,8	16,3	1,1	0,968
Comp. da base da nadadeira pélvica	3,3	2,9	3,6	0,2	1,112
Comp. da nadadeira pélvica	10,3	9,3	11,6	0,7	0,997
Comprimento da cabeça (HL)	18,5	16,5	20,3	1,2	0,873
%HL					
Comprimento pré-opercular	115,9	106,0	130,4	6,5	1,035
Altura da cabeça	46,7	43,3	54,1	3,3	1,098
Largura da cabeça: mediana	84,2	76,3	92,8	5,2	1,129
Largura da cabeça: interopérculo	106,0	93,5	120,0	6,0	1,084
Comprimento pré-ocular	48,9	45,4	56,0	3,1	1,117
Diâmetro orbital	15,1	12,1	19,2	1,9	0,587
Largura interorbital	29,3	26,0	34,3	2,2	1,038
Comp. pré-narina anterior	15,0	13,5	16,9	1,0	1,014
Comp. pré-narina posterior	28,2	26,0	30,2	1,4	1,006
Largura internarinal posterior	19,7	17,6	22,4	1,5	1,003
Largura internarinal anterior	24,2	20,1	27,1	2,4	0,922
Distância da narina posterior ao olho	18,4	15,8	22,1	2,0	1,280
Largura da boca	38,8	34,1	43,0	3,2	1,148
Largura rictal	59,6	51,7	65,3	4,1	1,089
Comp. do barbilhão maxilar	52,2	40,0	79,8	11,0	0,637
Comp. do barbilhão rictal	38,3	20,2	56,6	9,7	0,679
Comp. do barbilhão nasal	54,4	30,1	68,4	11,4	0,870

ANEXO A – Invoices de empréstimo dos espécimes analisados



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL – UFRGS



INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

Departamento de Zoologia

Av. Bento Gonçalves, Nº 9500 prédio 43435

91501- 970 Porto Alegre RS Brasil

Fone/Fax: 55-51-33167696

Dest.: Maria Elina Bichuette

Data: 11/06/2012

Estudante: Pedro Pereira Rizzato

UFSCAR - Universidade Federal de São Carlos
 Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
 Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva

Guia de remessa: invoice 06/12

Enviado por: Luiz Roberto Malabarba

Material enviado como: empréstimo/24 meses

Via Washington Luís, km 235 - Caixa Postal 676
 CEP 13565-905
 São Carlos - SP - Brasil

UFRGS 11198 – *Ituglanis* sp. - 1 of 1 alc. OKUFRGS 11193 – *Ituglanis* sp. - 1 of 1 alc. OKUFRGS 11215 – *Ituglanis* sp. - 1 of 1 alc. OKUFRGS 11222 – *Ituglanis* sp. - 2 of 2 alc. OKUFRGS 11237 – *Ituglanis* sp. - 6 of 6 alc. OKUFRGS 11202 – *Ituglanis* sp. - 12 of 17 alc. OKUFRGS 11297 – *Ituglanis* sp. - 7 of 7 alc. OKUFRGS 11336 – *Ituglanis* sp. - 3 of 3 TEC 1174A, TEC 1174B, TEC1174C – Vouchers

Favor não misturar e não diafanizar exemplares. Espécimes fixados em álcool 96°GL para análise de DNA OK

UFRGS 11365 – *Ituglanis* sp. - 1 of 1 TEC 1203 – Voucher OK

Favor não diafanizar exemplares. Espécimes fixados em álcool 96°GL para análise de DNA

Please send publications citing these specimens.

When returning specimens and all correspondence, please cite Invoice number.

Recebido em boas condições exceto onde indicado

Received in good order except as noted. Signed: Pedro Pereira Rizzato Date: 20/07/2012

Favor assinar uma cópia e devolver - Please sign and return one copy.

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL Page 1 of 1
MUSEU DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIA

GUIA DE REMESSA - INVOICE OF SPECIMENS

Laboratório de Ictiologia, MCP - Av. Ipiranga 6681 / Caixa Postal 1429
90619-900 Porto Alegre RS Brasil
Fone (051) 3320-3500 ramal 4413 Fax (051) 3320-3900

Destinatário (To): Bichuette, Maria Universidade de São Carlos Departamento de Estudos Subterrâneos Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brasil Estudante (student): Pedro Rizzato	TTM no.: Guia de Remessa (Invoice) no: 12-022 Autorizado por (Authorized by): Carlos Lucena Modo de envio (Mode of shipment): Material enviado como (Category): empréstimo Período de empréstimo (Length of loan): 12 months Objetivo da solicitação (Purpose of request): Sistemática	Data: Data: 06/06/2012
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------

MCP	TAXON E PROCEDÊNCIA	NÚMERO DE EXEMPLARES
15911	<i>Trichomycterus sp.</i> América do Sul, Brasil, Goiás, Tocantins Córrego Fundo, na estrada entre Niquelândia e Colinas. 14°28'00"S 048°18'00"W	5 of 25 alc 16/07/1992 Coletores: R.E.Reis, J.Pezzi, E.Pereira, L.A.Porto.
15930	<i>Trichomycterus sp.</i> América do Sul, Brasil, Goiás, Tocantins Ribeirão do Engenho, na estrada entre Niquelândia e a Codemin, a 29 km ao Sul da Codemin. 14°25'00"S 048°28'00"W	40 12 of 37 alc 16/07/1992 Coletores: R.E.Reis, J.Pezzi, E.Pereira, L.A.Porto.
15938	<i>Ituglanis sp.</i> América do Sul, Brasil, Goiás, Tocantins Arroio cerca de 3km ao sul da Codemin em direção a Niquelândia. 14°10'00"S 048°22'00"W	5 of 12 alc 15/07/1992 Coletores: R.E.Reis, J.Pezzi, E.Pereira, L.A.Porto.
33999	<i>Trichomycterus sp.</i> América do Sul, Brasil, Goiás, Tocantins Córrego Jatá (-> rio Vermelho -> rio Paraná). 14°29'00"S 046°06'00"W	5 of 10 alc 15/12/2002 Coletores: Centro de Biologia Aquática - UCG
34017	<i>Trichomycterus sp.</i> América do Sul, Brasil, Goiás, Tocantins Córrego Jatá (-> rio Vermelho -> rio Paraná). 14°29'00"S 046°06'00"W	5 of 10 alc 08/09/2002 Coletores: Centro de Biologia Aquática - UCG
42537	<i>Ituglanis mambai</i> América do Sul, Brasil, Goiás, Tocantins Lapa do Sumidouro - Cave 14°19'21"S 046°14'41"W Parátipos	1 of 3 alc 01/09/2004 Coletores: M. E. Bichuette, E. Trajano & A. C. Barbosa
Número total de lotes (total number of lots):6		Total specimens:31

Please send publications citing these specimens.
When returning specimens and all correspondence, please cite Invoice number.
Retain in 70% ethanol unless noted otherwise.

Recebido em boas condições, exceto onde registrado (Received in good order except as noted)
Signed: Pedro Pereira Rizzato Date: 20/07/2012

Favor assinar uma cópia e devolver - Please sign and return one copy.

LABORATÓRIO DE ICTIOLOGIA DE RIBEIRÃO PRETO



GUIA DE REMESSA – INVOICE OF SPECIMENS

Universidade de São Paulo
 Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
 Departamento de Biologia
 Avenida Bandeirantes, 3900 – Monte Alegre – Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil
 CEP: 14040-901 – Telefone +55 16 3602 3710

Destinatário: BICHUETTE, Maria Elina Universidade Federal de São Carlos (UFSCAR) Centro de Ciências Biológicas e da Saúde Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva Rodovia Washington Luís, km 235 13565-905 - São Carlos, SP – Brasil Caixa-postal: 676 Telefone: (16) 33518798 Estudante: Pedro Pereira Rizzato	Guia de Remessa (INVOICE): L2013-03 Data: 27/june/2013 Autorizado por: BOCKMANN, Flávio Alicino Modo de envio: em mãos Categoria: EMPRÉSTIMO Período: 06 MESES Objetivo: PESQUISA
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

MATERIAL AUTORIZADO PARA DISSECÇÃO E/OU DIAFANIZAÇÃO

LIRP	TÁXON	NÚMERO DE EXEMPLARES
285	<i>Trichomycterus immaculatus</i>	13 de 24 alc.
8281	<i>Trichomycterus paolence</i>	22 de 145 alc.
9313	<i>Ituglanis proops</i>	04 de 20 alc.
9742	<i>Trichomycterus brasiliensis</i>	22 de 67 alc.
-----TOTAL		61 alc.

MATERIAL ENVIADO DE ACORDO COM A RESOLUÇÃO Nº 001, DE 08 DE JULHO DE 2002, DO CONSELHO DE GESTÃO DO PATRIMÔNIO GENÉTICO (MP Nº 2.186-16, 2001)

RECEIVED IN GOOD ORDER EXCEPT AS NOTED.

*Favor enviar citação da publicação dos espécimes.
 Quando retornar os espécimes e toda a correspondência, favor citar o número do Invoice.
 Manter material em álcool 70%, a não ser quando notificado.*

RECEBIDO POR: _____ DATA: _____

FAVOR ASSINAR UMA CÓPIA E DEVOLVER.

Página 1 de 1



Universidade Federal de São Carlos
 Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
 Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva
 Laboratório de Ictiologia Sistemática - LISDEBE
 Via Washington Luis km 235 - Caixa Postal 676
 FONE: (016)3351-8321 - FAX: (016) 3351-8322
 CEP 13.565-905 - São Carlos - SP - Brasil

REMESSA DE MATERIAL

(INVOICE)

001/2013

Dest.: Maria Elina Bichuette
 DEBE UFSCar
 Rod. Washington Luis km 235
 CEP 13565-395
 São Carlos SP

Enviado por: Julio C. Garavello
 Modo de envio: Em mãos
 Empréstimo por: 12 meses
 Material enviado como: Loan

LISDEBE	Taxon & Procedência	No. de Espécimes
2047	Ituglanis mambai	N=6 Alc., 0 C&S, 0 Skel.
	América do Sul: Brasil: Município de Posse, GO Drainage: Rio Tocantins Caverna Lapa do Sumidouro, bacia do Rio Paranã Col. M. E. Bichuette ; E. Trajano ; A.C. Barbosa 01/Sep/2004	
		Paratypes

Send copies of publications citing these specimens.

Please date, sign and return one copy to the address above.

Date: 25/March/2013

Signature: Maria Elina Bichuette


MUSEU DE ZOOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

 Laboratório de Ictiologia, Av. Nazaré, 481, Ipiranga / CEP 04263-000
 Caixa Postal 42494 - CEP 04218-970 - São Paulo, SP - Brasil

Loan Invoice

Sent to: Maria Bichuette

 Laboratório de Estudos Subterrâneos,
 Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva
 Universidade Federal de São Carlos, Caixa
 Postal 676, São Carlos, São Paulo 13565-905

Invoice Number: 2013-066

Date: 14/10/2013

Due Date: 14/10/2014

Length of Loan: 12 meses

Prepared by: Michel Gianeti

Authorized by: Mário C. C. de Pinna

ITM:

Student: Pedro P. Rizzato

MZUSP	Taxon Name	Specimen Count
079870	<i>Ituglanis epikarsticus</i> América do Sul, Brasil, Goiás, São Domingos; Caverna São Mateus, represas de travertinos, Parque Estadual de Terra Ronca. - 13° 40' 0.0" S 46° 22' 0.0" W 15/07/1999 Parátipos	1 alc of 1 alc
040792	<i>Trichomycterus sp.</i> América do Sul, Brasil, Goiás, Cavalcante; Córrego a 1 km ao norte de Cavalcante. - 13° 48' 0.0" S 47° 27' 0.0" W 05/01/1989	5 alc of 13 alc
086804	<i>Ituglanis amazonicus</i> América do Sul, Brasil, Mato Grosso, Canarana; Afl. rib. Água Limpa (da Serra), 7 de Setembro, 5 km S Canarana. - 13° 35' 53.0" S 52° 15' 35.0" W 15/10/2004	1 alc of 1 alc
086821	<i>Ituglanis amazonicus</i> América do Sul, Brasil, Mato Grosso, Ribeirão Cascalheira; Rio Turvo, afl. Rio Suiá-Miçu, a aproximadamente 30km ao norte de Canarana. - 13° 13' 28.0" S 51° 55' 50.0" W 16/10/2004	5 alc of 12 alc

Total Number of Lots: 4

 MATERIAL ENVIADO DE ACORDO COM A RESOLUÇÃO Nº 001, DE 8 DE JULHO DE 2002, DO CONSELHO DE GESTÃO DO PATRIMÔNIO GENÉTICO (MEDIDA PROVISÓRIA Nº 2.186-16, DE 2001)
 Please send publications citing these specimens.

Received in good order except as noted. Signed: _____ Date: _____

Favor assinar uma cópia e devolver - Please sign and return one copy.

Page 1 of 1

Remarks:

ANEXO B – Manuscrito de descrição de *Ituglanis* sp. 2

Ituglanis boticario - a new troglomorphic species of Trichomycteridae (Teleostei: Siluriformes) from Mambáí karst area, central Brazil.

Pedro Pereira Rizzato* & Maria Elina Bichuette*

*Laboratório de Estudos Subterrâneos, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, Via Washington Luís, km 235, C.P. 676, 13565-905, São Carlos – SP, Brasil.

Abstract. A new subterranean and troglomorphic species of *Ituglanis* is described from the carbonatic karst area of northeastern Goiás state, central Brazil, representing the sixth subterranean species recorded for the genus, all from the same region. *Ituglanis boticario* is diagnosed by a combination of unusual characters for the genus: the body pigmentation forming longitudinal stripes, the high number of ribs, the presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal, and the high number of pectoral-fin rays. The absence of epigeal populations and the presence of some degree of morphological specialization to the subterranean environment classify it as a troglobite (*i. e.*, exclusively subterranean) and increases the importance of the northeastern Goiás region as a *hotspot* for subterranean ichthyofauna, mainly for the genus *Ituglanis*. The region demands urgent political efforts to ensure the preservation of its speleobiological patrimony, including the Tarimba cave system, one of the largest caves in Brazil and type-locality of *I. boticario*.

Resumo. Uma nova espécie subterrânea e troglomórfica de *Ituglanis* é descrita, da região cárstica do nordeste do estado de Goiás, Brasil central, representando o sexto registro de espécies subterrâneas no gênero, todas da mesma região. *Ituglanis boticario* é diagnosticada por uma combinação de caracteres incomuns no gênero: a pigmentação corporal formando faixas longitudinais, o alto número de costelas, a presença do segmento anterior do canal látero-sensorial infraorbital, e o alto número de raios na nadadeira peitoral. A ausência de populações epígeas e a presença de algum grau de especialização morfológica para o modo de vida subterrâneo justifica sua classificação como troglóbia (*i. e.*, exclusivamente subterrânea) e aumenta a importância da região nordeste de Goiás como um *hotspot* para a ictiofauna subterrânea, principalmente para o gênero *Ituglanis*. A região demanda esforços políticos urgentes para garantir a preservação de seu patrimônio espeleobiológico, incluindo o sistema da caverna Tarimba, uma das maiores cavernas do Brasil e localidade-tipo de *I. boticario*.

Key words. Taxonomy, cave fauna, troglobite, Rio Tocantins basin

Introduction

Trichomycteridae is a monophyletic assemblage of small catfishes, easily diagnosed mainly by their highly specialized opercular-interopercular apparatus bearing odontodes (de Pinna, 1998; de Pinna & Wosiacki, 2003; Adriaens *et al.*, 2010; Datovo & Bockmann, 2010). The family is one of the most interesting groups of Neotropical catfishes, not only by the high number of valid species, placing it as the second richest family of Siluriformes (after Loricariidae; Eschmeyer & Fong, 2014) but also by the diversity of life habits and diet types (Adriaens *et al.*, 2010; Datovo & Bockmann, 2010). Trichomycterids are also successful colonizers of unusual and extreme habitats, like torrential, temporary, insular, high elevations, psamphilic, interstitial, infaunal and subterranean environments (Myers & Weitzmann, 1966; Arratia, 1983; Nico & de Pinna, 1996; de Pinna & Wosiacki, 2003; Zuanon & Sazima 2004; Schaeffer, 2005; Fernández & Schaeffer, 2005; Nelson, 2006; Zuanon *et al.*, 2006; Castellanos-Morales, 2007; Fernández & Vari, 2012).

Up to date, Trichomycteridae is the third fish family in richness of known subterranean representatives, with 23 recognized troglobitic species (Proudlove, 2010; table 1). As expected by their distribution, Brazil holds most of this diversity, including 14 species distributed in the subfamily Copionodontinae, genera *Glaphyropoma* (1 species: *Glaphyropoma spinosum* Bichuette *et al.*, 2008) and *Copionodon* (1 undescribed species, Trajano & Bichuette, 2010) and Trichomycterinae, genera *Trichomycterus* (5 species, 2 of which undescribed, Bichuette & Rizzato, 2012; Cordeiro *et al.*, 2013) and *Ituglanis* (7 species including the new described herein, and an undescribed species from the same region; Bichuette & Trajano, 2008).

The genus *Ituglanis* Costa & Bockmann 1993 was erected to accommodate some species previously included in the clearly non-monophyletic *Trichomycterus* Valenciennes 1832. *Ituglanis* is demonstrably monophyletic, supported originally by three synapomorphies (Costa & Bockmann, 1993), to which could be added, according to Wosiacki (2002; 2012), another four (but see discussion). Nowadays, 22 valid species are recognized as belonging to *Ituglanis* (Eschmeyer & Fong, 2014), plus several other undescribed (Canto, 2009, Lima *et al.*, 2013; Mendonça, Wosiacki & de Pinna, pers. comm.). We describe herein a new species, collected at subterranean streams of northeastern Goiás State, upper Tocantins river basin, from where the other five troglobitic species of the same genus were also described: *Ituglanis passensis* Fernández & Bichuette 2002, *I. bambui* Bichuette & Trajano 2004, *I. epikarsticus* Bichuette & Trajano 2004, *I. ramiroi* Bichuette & Trajano 2004 and *I. mambai* Bichuette & Trajano, 2008. We also provide a detailed morphological description for this new species as an aid for future attempts to unravel the phylogenetic affinities within the genus.

Study area

The carbonate karstic areas from northeastern Goiás (Fig. X) belongs to the São Domingos District (*sensu* Karmann & Sánchez, 1979) representing one of the regional expressions of the Bambuí geomorphological unit, the Brazilian largest group of limestone outcrops favorable to occurrence of caves (Karmann & Sánchez, 1979). The region is characterized by extensive limestone outcrops inserted on the Cerrado morphoclimatic domain (the Brazilian savannah-like vegetation; Ab'Saber, 1977), with tropical climate, hot and semi-humid, the dry-season occurring between May and September, sometimes extending to October (Nimer, 1979). The karst is inserted mostly at the eastern margin of the Paranã river, a tributary of the upper Tocantins river, and is typically crossed by several rivers that originates at “Serra Geral” (a mountain range delimiting the states of Goiás and Bahia) and, after draining an extensive sandstone landscape, penetrates on the limestone through sinkholes to form predominantly horizontal cave systems, which then reappears at the surface through resurgences and flow to the west to reach the Paranã river.

Two large karstic areas are comparable on the northeastern Goiás. To the north, the São Domingos karst area, with large cave systems (some with more than 20 km) inserted on a State Park (“Parque Estadual Terra Ronca”) around the São Domingos municipality. The subterranean fauna of the São Domingos karst area was intensively studied (Bichuette, 2003; Majer *et al.* 2003; Rheims *et al.*, 2003; Bichuette & Trajano, 2003) and the region is considered a *hotspot* of subterranean ichthyofauna, harbouring the highest richness of Brazilian troglobitic fishes (including four described troglobitic *Ituglanis*) and also many non-troglomorphic cave fishes (Bichuette & Trajano, 2003; 2010). To the southeast, the Mambai karst area, which includes the Mambai and Posse municipalities, whose cave systems are not as developed as those from São Domingos (the largest cave system at the region is the Gruna da Tarimba system, type locality of the new species, with approximately 12 km long). Recent studies are unrevealing the espeleobiological patrimony of Mambai karst area, which includes many invertebrates and at least two troglomorphic fishes, the trichomycterid *Ituglanis mambai* and the callichthyid *Aspidoras albater* (Secutti *et al.*, 2011)

Furthermore, several caves on Mambai karst area are inhabited by subterranean populations of *Ituglanis*, other than *I. mambai*. At least two new species occurs on the area, the species herein described, from caves on the Mambai municipality region, and the other from caves on the Posse municipality region, herein referred as *Ituglanis* sp. 1, included on the comparisons (see comparative material). The new species is compared also with an undescribed epigean *Ituglanis* species from the upper Tocantins river basin, herein referred as *Ituglanis* sp. 2.

Material and Methods

The specimens were hand-netted, anesthetized in benzocaine or clove-oil solution until death, preserved in formalin and then transferred to alcohol 70%. Some specimens were brought alive to the laboratory and reared in aquarium for behavioral observations. Measurements were taken point-to-point with a digital caliper under stereomicroscope, and expressed to the nearest 0.1 mm. All the measurements are described in table X. Some specimens were cleared and double-stained (C&S) for bone and cartilage, following the procedure described by Song & Parenti (1995) until step 9, and some were double-stained for bone and cartilage and dissected (S&D), following the procedure described by Datovo & Bockmann (2010). Specimens not C&S or S&D were radiographed with a Faxitron DX device. Osteological and myological nomenclature follow Winterbottom (1974), Bockmann *et al.* (2004) and Datovo & Bockmann (2010). Along the text, names of muscles are graphed in *italic*. The cartilaginous element that connects the ceratobranchial 4 and 5 and the epibranchial 4 is identified as the accessory element of ceratobranchial 4 following Carvalho *et al.* (2013). Ray counts and symbols follow Bockmann *et al.* (2004). Vertebrae counts include only free vertebrae (those fused into Weberian complex were not included) plus the compound caudal centrum (PU1 + U1, considered as a single element). Laterosensory-system nomenclature follow Arratia & Huaquin (1995), but the pores of the postotic canal are treated as the preoperculo-mandibular and the pterotic branches of the postotic canal, following Schaeffer & Aquino (2000). These two branches correspond respectively, to the pores po1 and po2 of Bockmann *et al.* (2004).

Abbreviations. SL, standard length; HL, head length; C&S, cleared and stained; S&D, stained and dissected.

Ituglanis boticario, new species

Diagnosis. *Ituglanis boticario* is diagnosed by the combination of four unusual but not exclusive characters in the genus: the body pigmentation forming longitudinal stripes, *vs.* pigmentation uniform, forming regular or irregular spots of different sizes, or reduced to absent (except for *I. parahybae*, *I. cahyensis*, *I. australis*, *Ituglanis* sp. 1 and *Ituglanis* sp. 2); the high number of ribs, 7-8, *vs.* 6 or fewer (except for the subterranean species *I. passensis*, *I. bambui*, *I. ramiroi*, *I. mambai* and *Ituglanis* sp. 1 and for the epigean *Ituglanis* sp. 2; not seen for *I. guayaberensis*, *I. herberti* and *I. metae*); the presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal (except for the subterranean *Ituglanis* sp. 1 and for the epigean *I. proops*, *I. paraguassuensis*, *I. agreste* and *I. australis*); and the high number of pectoral-fin rays, usually 8, *vs.* 7 or fewer (except for the subterranean *I. passensis*, *I. bambui*, *I. epikarsticus*, *I. ramiroi*, *I. mambai* and *Ituglanis* sp. 1). From *Ituglanis* sp. 1, it differs by the smaller eye size and longer maxillary and nasal barbels (see Fig. X), by the bulky body (*vs.* slender), by the presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal in most specimens (*vs.* present in only few specimens), and by the position of the dorsal fin, with its first pterygiophore posterior to the neural arch of the 21th or 22th vertebra (*vs.* posterior to the neural arch of the 20th or 21th vertebra).

Description. Take as reference the figures X. Morphometric and meristic data of holotype and paratypes are given in table X. Body bulky, elongate, semi-cylindrical, becoming uniformly compressed towards caudal fin. Dorsal profile of body straight in lateral view, with a slight and straight slope from the tip of snout to posterior portion of head. Ventral profile of body straight. Anterior portion of body slightly deeper than caudal peduncle. Dorsal and ventral profile of caudal peduncle straight, dorsal and ventral margins of caudal fin straight or slightly divergent, similar to a brush. Urogenital and anal openings on the vertical through anterior end of dorsal-fin base, covered by the distal portions of the pelvic fins.

Head relatively wide and depressed, trapezoidal in dorsal view. Eyes small (on average 8.9% of HL). visible as small black dots on the anterior half of head, close to posterior nostrils (Fig.X). Anterior nostril transversally ovoid and slightly smaller than posterior one, surrounded laterally by a tubular flap of skin continuous to the nasal barbels. Posterior nostril rounded, surrounded anteriorly by a flap of integument. Mouth slightly subterminal, straight to slightly convex in dorsal view, rictus laterally directed and partially continuous with rictal barbel. Barbels long, especially the maxillary (on average 126% of HL) and the nasal (113% of HL). Nasal barbel originating on the posterolateral portion of integumentary flap around anterior nostril. Maxillary and rictal barbel originating on the lateral portion of rictus. When addressed to body, maxillary barbel extending at least to the origin of pectoral fin; nasal barbel extending at least to the opercular patch of odontodes; and submaxillary barbel extending at least to the posterior portion of the interopercular patch of odontodes. Opercular patch of odontodes small, circular or slightly elliptical longitudinally, in some individuals pointing upward. Interopercular odontodes forming a slightly convex patch throughout ventral margin of interopercle. Posterior margin of interopercular patch of odontodes not reaching the opercular.

General morphology of cranium: Anterior cranial fontanel absent (Fig. X). Posterior cranial (= parieto-supraoccipital) fontanel very small, reduced to a round orifice on the posterior half of the parieto-supraoccipital, between the insertions for the contralateral *supracarinalis*. Conspicuous depressions on dorsoposterior portion of skull forming a ridge on the dorsal region of parieto-supraoccipital, for insertion of *supracarinalis*. Foramina of lateral accessory nerves relatively large (larger than parieto-supraoccipital fontanel), elliptical, slightly posterior to parieto-supraoccipital fontanel and adjacent to the posterior semicircular canal of the inner ear, covered by the *supracarinalis*. Parieto-supraoccipital approximately rectangular, connected to frontals by a straight or convex suture and to the complex vertebra of weberian capsule by a slightly convex suture. Frontals wide and long, tightly joined to each other medially except on the most anterior portion, where are separated by the posterior portion of mesethmoid. Lateral external processes of frontals on the mid-length of the bone, forming the dorsanterior portion of the anterior (= postorbital) process of sphenotic-pterosphenoid.

Mesethmoid long and narrow, T-shaped, with the anterior margin straight or slightly concave. Posterior half of mesethmoid sharpening posteriorly between the anterior portions of frontals and covering the lateral ethmoids dorsally. Anterior half of mesethmoid posterior to cornua wider than posterior, with lateral flaps of bone surrounding dorsally the distal end of vomer to form the internal borders of nasal chambers. Pre-maxilla rectangular, slightly curved backwards, with internal half wider than external half, sometimes almost triangular, with two almost regular rows of conical, sharp teeth curved backwards. Posterodorsal margins of pre-maxilla and of lateral processes of mesethmoid covered by a flap of elastic cartilage extending to the internal lateral margin of antorbital and continuous to the nasal barbels, forming the anterior margin of nasal chamber. Maxilla boomerang-shaped, without teeth, covering dorsally the rictal barbel nerve. Posterior margin of external half of maxilla covered by an elastic cartilage continuous to the maxillary barbel. Ventral anterior margin of internal half of maxilla covered by a flap of elastic cartilage continuous to rictal barbel. Internal tip of maxilla adjacent and

anterior to palatine, adjacent and lateral to external margin of pre-maxilla, and connected with the antorbital by a narrow ligament. Antorbitals small, drop-shaped, rounded anteriorly and sharp posteriorly, connected to internal tip of maxilla and to the sesamoid supraorbital by ligaments. Sesamoid supraorbital very long and narrow, cylindrical, slightly curved outwards, joined to the frontal by a narrow ligament, with small process on the external margin of its anterior half, pointing backwards and supporting the anterior portion of the ocular connective tissue. External margin of sesamoid supraorbital adjacent and dorsal to the trigemino-facial nerves, and continuous posteriorly with the ocular connective tissue. Internal margin of sesamoid supraorbital covered by a connective tissue continuous with the anterior margin of frontals and the posterior half of mesethmoid, covering dorsally the lateral ethmoids and forming the posterior margin of nasal chamber.

Epioccipitals pentagonal, on the posterior diagonals of parieto-supraoccipital between the pterotic and the weberian capsule, covering dorsally part of the posterior semicircular canal of the inner ear. Pterotic wide, connected dorsally to the epioccipitals and parieto-supraoccipital internally, to the posttemporo-supracleithrum posteriorly, and to the sphenotic-prootic-pterosphenoid anteriorly; and ventrally to the sphenotic-prootic-pterosphenoid anteriorly and to the epioccipital posteriorly. Posterior margin of pterotic covered by the *epaxialis*. External margin of pterotic with a concavity to which attaches the *levator operculi*. Sphenotic-prootic-pterosphenoid long and wide, adjacent dorsally to the parieto-supraoccipital and to frontals, with anterior portion directed anteriorly forming with the lateral process of frontals the anterior (= postorbital) process of sphenotic-prootic-pterosphenoid from which emerges the infraorbital canal of laterosensory cephalic system and to which attaches, ventrally, the *levator arcus palatini*. Lateral external margin of sphenotic-prootic-pterosphenoid covered partially by the *dilatator operculi*. Sphenotic-prootic-pterosphenoids connected ventrally to the pterotic and basiexoccipital posteriorly, to the orbitosphenoid anteriorly and to each other medially, covered by the posterior process of basisphenoid. Sphenotic-prootic-pterosphenoid and pterotic with a ventrolateral, continuous depression to which articulates the hyomandibula. Sphenotic-prootic-pterosphenoid recovering dorsally and ventrally the anterior semicircular canal of the inner ear. Three rounded foramina on the ventral portion of sphenotic-prootic-pterosphenoid. Orbitosphenoid wide, connected dorsolaterally to the frontals, anteriorly to lateral ethmoids, posteriorly to sphenotic-prootic-pterosphenoid and medially to posterior portion of vomer on the anterior half and to the anterior process of basisphenoid on the posterior half. Optic foramen small, at the lateral portion of orbitosphenoid. Trigemino-facial nerve foramen wide, on the lateral contact of sphenotic-prootic-pterosphenoid and the orbitosphenoid. Lateral ethmoid wide, with a wide dorsal concavity covered by connective tissue, from which emerges the olfactory tract. Lateral ethmoids separated from each other dorsally by the mesethmoid and ventrally by the vomer, connected posteriorly to the frontals dorsally and to the orbitosphenoids ventrally. Lateral ethmoid with an anteroventral cartilaginous articulation with the palatine and anterodorsally connected to the mesethmoid and vomer by a block of cartilage.

Vomer arrow-shaped, extending from the ventral surface of mesethmoid to the mid-length of orbitosphenoids. The margins of the "setae" bears cartilaginous articulations with the palatine. Basisphenoid long, almost circular at the medial portion, with two long, narrow and sharpening anterior processes surrounding laterally the posterior portion of vomer, and with a sharpening, wider and shorter posterior process covering the contact of the contralateral sphenotic-prootic-pterosphenoids and the anterior half of basioccipital. Basiexoccipital wide, connected to sphenotic-prootic-pterosphenoids and pterotics anteriorly, and posteriorly to the complex vertebrae of weberian capsule. Complex vertebrae of weberian capsule wide and triangular dorsally, adjacent to large, wide, spherical capsules that encloses the gas bladder. Weberian capsules with lateral external, tubular processes connected to the posttemporo-supracleithrum, forming a round orifice from which emerge the lateral line canal of the laterosensory system. Posttemporo-supracleithrum wide, connecting the lateral tubular

process of weberian capsule to the posterior portion of pterotic, covered dorsomedially by the *levator internus 4*, and with a small, narrow posterior internal process surrounding laterally the dorsal tip of cleithrum.

Hyomandibular wide, with a membranous bone outgrow directed anterodorsally below the trigeminal and facial nerves, reaching the membranous bone outgrow of quadrate. Hiomandibular articulating with sphenotic-prootic-pterosphenoid and pterotic dorsally by a convex cartilaginous margin, with processes on the anterior and posterior angles connected to the sphenotic-prootic-pterosphenoid and pterotic, respectively, by a short ligament. Hiomandibular with a deep medial depression to which attaches the *levator arcus palatini*. Hiomandibular tightly attached to quadrate by a block of cartilage. Quadrate rod-like, robust, articulating with the anguloarticular by a hinge joint, and with a membranous bone outgrow anterodorsally directed below the trigeminal and facial nerves, bordered by the hyomandibular membranous bone outgrow posteriorly and by the metapterygoid anteriorly. Metapterygoid small, trapezoidal, joined to quadrate by a small block of cartilage, with its posterior margin reaching the hyomandibular membranous bone outgrowth, and partially covered by the lateroposterior process of autopalatine. Autopalatine extending from the lateral-ethmoid to pre-maxilla, articulating anteriorly with maxilla and pre-maxilla by a convex margin of cartilage, and posteriorly with the vomer internally and with the lateral ethmoid externally. Medial concavity of autopalatine conspicuous to poorly developed. Lateroposterior process of autopalatine covering dorsally a small portion of the metapterygoid, and covered by the *extensor tentaculi*. Anguloarticular robust, articulating with quadrate posteriorly and diverging anteriorly to form a convex margin connected to the Meckel's cartilage. Anguloarticular with a well developed posterior process ventral to the joint with the quadrate, connected to the dorsanterior process of interopercle externally and to the external tip of posterior ceratohial internally by long ligaments. Anguloarticular with a well developed dorsanterior process bordering the Merckel's cartilage dorsally and reaching the coronoid process of dentary. Dentary robust, triangular externally, with two almost regular row of conical, sharp teeth curved backwards. Coronoid process of dentary well developed, wide, to which attaches de *adductor mandibulae*, and connected to the maxillary barbel elastic cartilage by the coronomaxillar ligament and cartilage. Ventral internal margin of dentary with a depression to which attaches the *intermandibularis*.

Preopercle long and narrow, curved inwards, tightly attached to the hyomandibular and quadrate, forming the lateroventral border of hyomandibular arch, covered by the *adductor mandibulae* anteriorly and from which originates the *protractor operculi* posteriorly. Interopercle long and narrow, convex ventrally, with three to four almost regular rows of long odontodes, the posterior ones gradually longer than the anterior. Dorsanterior process of interopercle T-shaped, connected anteriorly to the posterior process of anguloarticular, medially to posterior ceratohyal and posteriorly to the ventral process of opercle by ligaments. Another ligament also connects the ventral tip of opercle to the dorsal, internal margin of interopercle. Opercle long, reaching ventrally the interopercle and dorsally the posterior process of hyomandibula, articulating with the hyomandibula on its medial anterior margin. Posterior process of opercle robust, bearing a patch of odontodes on its posterior margin. Ventral tip of opercle medial to interopercle and connected to its internal margin by a robust ligament. Ventral process of opercle connected to the dorsanterior process of interopercle posteriorly. Dorsal tip of opercle with insertion for the *adductor operculi* medially and for the *levator operculi* externally.

Branchial skeleton and associated structures: Urohyal robust, with a long, very narrow posterior process, very long lateral sharpening processes forming a broad convex posterior margin for insertion of the *sternohyoideus*, and an anterior T-shaped process with condyles articulating ventrally with the ventral hypohyals. Urohyal foramen ovoid. Ventral hypohyal and anterior and posterior ceratohyals robust, tightly connected to each other by cartilage. Ventral hypohyal with deep articular fossa for the

condyles of urohyal. Anterior ceratohyal with narrowing medial portion. External tip of posterior ceratohyal inserted between the anterior portion of dorsanterior process of interopercle and the anterior margin of interopercle. Two ligaments on the posterior ceratohyal, one inserted on the dorsal portion of posterior ceratohyal and connected to the posterior portion of angulo-articular, and the other inserted on the posterior tip of the posterior ceratohyal, and connected dorsally to the hyomandibula. Contralateral *hyohyoideus inferioris* inserted on the anteroventral margins of anterior and posterior ceratohyals, and connected to each other on a median raphe. Contralateral *interhyoideus* inserted on the ventral portion of the cartilage between the anterior and posterior ceratohyals, passing ventrally to the *hyohyoideus inferioris* and connected to each other on a median raphe. Seven or eight branchiostegal-rays, connected to each other by the *hyohyoideus superioris*. Rays 1, 2 and 3 shorter and narrower, cylindrical, ray 1 sometimes reduced or absent. Rays 4, 5 and 6 with an enlarged distal extremity supporting the elastic cartilage of opercle membrane, and attached proximally to the cartilage on the ventral contact of the anterior and posterior ceratohyal. Ray 7 covered by interopercle and reaching the ventral margin of opercular patch of odontodes.

Basibranchials 4, hypobranchials 3, ceratobranchials 5, epibranchials 4, pharyngobranchials 2 (Fig. X). Basibranchial 1 cartilaginous, T-shaped, fused ventrally to the dorsal margin of anterior process of urohyal and with small lateral processes connected to the posterior, internal margins of the ventral hypohyals. Basibranchial 2 and 3 ossified, connected to each other by their cartilaginous tips, forming a long rod. Basibranchial 3 with concave lateral margins for insertion of *obliquus ventralis 2*. Basibranchial 4 cartilaginous, approximately hexagonal shaped. Basibranchial 4 and posterior tip of basibranchial 3 covered dorsally by the cartilaginous posterior portion of hypobranchials 3. Ventral margin of basibranchial 4 with insertion for the *obliquus ventralis 3*. Anterior margins of basibranchial 4 bordered by cartilaginous posterior portion of hypobranchials 3, lateral and posterior margins bordered by cartilaginous anterior tips of ceratobranchial 4 and ceratobranchial 5, respectively.

Hypobranchial 1 wide with cartilaginous tips. Hypobranchial 2 boomerang shaped, posterior half cartilaginous, anterior half ossified, forming a long anterior process that almost reaches the external posterior margin of hypobranchial 1 and from which originates the *obliquus ventralis 1*. Hypobranchial 3 almost completely cartilaginous, with only the anterior tip ossified in a triangular shape, closely joined to anterior cartilaginous tip of ceratobranchial 3 and slightly displaced ventrally, with insertion for three muscles: on its ventral margin, for the *rectus comunis*, which originates on the posterior margin of ventral hypohyal and inserts on the ventral margin of ceratobranchial 5; on its anterior tip, for the *rectus ventralis 2*, which originates on the internal posterior margin of anterior ceratohyal; and on its external margin, for the *rectus ventralis 4*, which originates on the internal margin of ceratobranchial 4.

Ceratobranchials slightly curved, with cartilaginous tips. Ceratobranchial 1 with internal tip wider than external, with a notch on the posterior internal margin for insertion of *obliquus ventralis 1*. Ceratobranchial 2 with a shallow concavity on its posterior margin, for insertion of *obliquus ventralis 2*. Ceratobranchial 3 with a pronounced concavity on its posterior margin limited posteriorly by a small process, for insertion of *obliquus ventralis 3*. Ceratobranchial 4 without notches or processes, with a ventral depression anteriorly to which attaches laterally the *transversus ventralis 4*, connecting the contralateral ceratobranchials 4. Internal margin of ceratobranchial 4 with insertion for the *adductor 4*, which originates on the internal distal margin of epibranchial 4. Ceratobranchial 5 enlarged, bearing a patch of small, narrow conical teeth pointed dorsally on its medial portion, and connected to the accessory element of ceratobranchial 4 only by the upper half of the posterior margin. Internal posterior margin of ceratobranchial 5 with insertion for the *adductor 5*, which originates at the internal proximal margin of epibranchial 4. External margin of ceratobranchial 5 with insertion for the *transversus ventralis 5*. *Obliquus posterioris* connecting the external posterior margin of

ceratobranchial 5 to the cartilaginous connection of ceratobranchial 4 and epibranchial 4, covered externally by the accessory element of ceratobranchial 4.

Epibranchials 1, 2 and 3 narrow, rod-like, with cartilaginous tips. Epibranchial 1 with a long, narrow and sharp anterior process, pointed outwards in an acute angle, forming the margin of the first gill slit. External margin of epibranchial 1 with insertion for the *levator externus 1*. Epibranchial 2 with a small, acute process anteriorly forming the margin of the second gill slit, and with a small, poorly developed process forming the margin of the third gill slit. External margin of epibranchial 2 with insertion for the *levator externus 2*. Internal, cartilaginous tips of Epibranchial 1 and 2 placed anteriorly to the infrapharyngobranchial 3. *Levator internus 3* posteriorly directed, passing internally to *levator internus 3* and 4, and inserted on the cartilaginous connection of epibranchial 2 and infrapharyngobranchial 3. Epibranchial 3 connected internally to the external margin of infrapharyngobranchial 4, with a conspicuous, posteriorly directed, uncinat process for attachment of *obliquus dorsalis 3*, which originates on the lateral external margin of infrapharyngobranchial 3. Internal dorsal margin of epibranchial 3 with insertion for the *levator externus 3*, anteriorly directed, passing ventrally to the *obliquus dorsalis 3*. Epibranchial 4 large, curved, with a wide dorsal margin slightly convex, covered with cartilage, joined to the posterior half of the tooth plate. Dorsal posterior margin of epibranchial 4 with insertion for the *obliquus dorsalis 4*, which originates on the lateral external margin of infrapharyngobranchial 4. Internal dorsal margin of epibranchial 4 with insertion for the *levator externus 4*, anteriorly directed, passing ventrally to the *obliquus dorsalis 4* and dorsally to the *obliquus dorsalis 3*.

Pharyngobranchials 1 and 2 absent. Pharyngobranchial 3 elongate, narrow, rod-like, slightly depressed, with cartilaginous tips. Pharyngobranchial 4 ossified, curved, with ventral margin cartilaginous, joined tightly to dorsanterior half of tooth plate. Tooth plate well developed, curved, with one row of long, conic, internally curved teeth. Contralateral infrapharyngobranchials 3 and tooth plates connected to each other by the *transversi dorsalis 3* and 4, respectively.

Postcranial skeleton: Total vertebrae 39 (11), one specimen with 38 (LESCI-00258C). First complete hemal canal on 8th to 9th vertebrae. Usually 7 pairs of ribs, sometimes 8. Rib count asymmetrical in 4 specimens (one third of total counted). First ribs thicker, posteriormost gradually thinner.

Pectoral girdle with a wide, curved cleithrum, becoming narrower at the anterior half, joined together by a very narrow anterolateral margin. Posterior process of cleithrum reaching the ventral surface of skull, inserted between the posterior internal process of posttemporo-supracleithrum and the weberian capsule. External anterior margin of cleithrum with insertion for the *levator pectoralis*, that attaches to the ventral external border of posttemporo-supracleithrum. Scapulocoracoid narrow, with the anterior process joined tightly to the ventral surface of cleithrum, and the lateral processes forming two arches, one with the external margin (sometimes incomplete) and the other with the posterior margin of cleithrum (to which attaches the proximal radial 2). External arch of scapulocoracoid separating the *arrector dorsalis* and *ventralis*. Posterior portion of scapulocoracoid cartilaginous, articulating with the cartilaginous proximal radial 1. Proximal radial 2 ossified on its medial portion, with a narrow cartilaginous margin anteriorly articulating with an internal depression on the scapulocoracoid on the posterior arch of the cleithrum, and a convex cartilaginous margin posteriorly for attachment of the pectoral-fin rays. Distal radial 1 present as a very small, rounded cartilage posterior to the proximal radial 1 cartilage. First pectoral-fin ray robust, with a relatively wide proximal process to which attaches, on an external concavity, the *arrector dorsalis*.

Basipterygium of pelvic girdle with the external anterior process narrower and slightly shorter than internal anterior process. Internal processes directed medially, sometimes joined together by a

small cartilage. A short medial process may occur. Posterior margin of basipterygium with a convex border to which attaches the pelvic-fin rays. Pelvic splint present.

Hemal and neural spine of the penultimate preural centrum (pu2) single, not divided, the hemal spine generally strongly compressed and slightly enlarged. Epural absent. Neural spine of the preural centrum reduced. Compound preural centrum with a conspicuous ventral triangular process directed to but not reaching the hemal spine of penultimate preural centrum. Neural arch of the compound preural centrum sometimes incomplete. Uroneural long, adjacent dorsally but not fused to the upper hypural plate and reaching its distal margin. Parhypural fused to hypural 1+2, forming a trapezoidal lower hypural plate fused proximally to the compound preural centrum. Hypural 3, 4, and 5 fused to each other, forming an autogenous, triangular upper hypural plate.

Dorsal-fin origin at the posterior half of body, with the first pterygiophore posterior to the neural spine of the 21th (9) or 22th (3) vertebra. Dorsal fin semicircular or approximately rectangular in lateral view, distal margin rounded, with variable ray count: nine (12), rarely eight (2) rays, the two first almost always unbranched (except for one specimen, LESCI00223B) and the last rays occasionally unbranched; in addition, there are one or two micro rays anterior to the first ray. The number of rays or the branching of the last ray was not related to size of the specimen. Eight narrow pterygiophores on dorsal fin, basal radials with an spatulate distal region curved backwards bearing one ray each, except for the last one, which bears the last two rays splitting from a posterior laminar expansion.

Anal-fin origin at the posterior half of body, slightly posterior to the dorsal-fin origin, with the first pterygiophore posterior to the neural spine of the 22th (6) or 23th (6). Anal fin rectangular or approximately semicircular in lateral view, distal margin rounded, Anal fin with 7 (12), rarely 8 (two specimens, LESI-00258B and LESCI-00260A) rays, the two first almost always unbranched (except for one specimen, LESCI-00258C) and the last ray branched or unbranched; in addition, there are one to three micro rays anterior to the first ray. The number of rays or the branching of the last ray was not related to size of the specimen. Six narrow pterygiophores on anal fin, basal radials with an spatulate distal region curved backwards bearing one ray each, except for the last one, which bears the last two rays splitting from a posterior laminar expansion.

Pectoral fin triangular in dorsal view, lateral and distal margins rounded, with a wide base and variable ray count: usually 8 (I7, rarely I6I) or less commonly 9 (I8 or I7I). First ray always unbranched, and prolonged as a short filament in some specimens. Last ray unbranched in half of specimens. Pectoral-fin ray count asymmetrical in about one-third of specimens. The number of pectoral-fin rays was not related to the size of specimen.

Pelvic fin rectangular in ventral view, lateral margins straight and distal margin rounded, usually with five rays (I3I or I4). First ray always unbranched. Last ray unbranched in almost all specimens. Pelvic-fin ray count asymmetrical for about one-third of specimens. Pelvic-fin origin on the posterior half of the body, anterior to dorsal-fin origin. Pelvic-girdle base at the level of the 19th vertebra. Distal margin of pelvic fins covering the urogenital and anal openings. Pelvic-fin bases not separated from each other.

Margin of caudal fin straight or slightly rounded, with 13 principal rays, six in the upper lobe attached to the hypural plate 3+4+5, (first principal ray unbranched), seven in the lower lobe attached to the parhypural + hypural plate 1+2 (first principal ray unbranched); additionally, there may be 5 to 15 dorsal and ventral procurrent rays.

Laterosensory system: Laterosensory system reduced, with non-dendritic tubulae and simple pores (Fig. X). Mandibular, preopercular and supratemporal canals, and parietal branch, absent. Supraorbital (divided in anterior and posterior segments), infraorbital (divided in anterior and posterior segments), otic, postotic and body lateral line canals present, with variable number of pores.

Supraorbital divided in: anterior segment with 2 pores, s1 and s2, and posterior segment with 2 pores, s3 and s6, in almost all specimens. Anterior and posterior segments continuous with three pores, s1, s2+s3 and s6, on the left side of one specimen (LESCI-00258A) and on the right side of 4 specimens. An additional pore between s3 and s6 (possibly s4) is present in one specimen on the left side (LESCI-00258E) and in one specimen on the right side (LESCI-00223B). Another additional pore medially to s6 is present in two specimens on the left side (LESCI-00258A and LESC-00223B). Anterior segment short and superficial above the skin, medially to the contralateral nares, in the space between the mesethmoid and the nasal cavity. Posterior segment free at its anterior portion, and entering the neurocranium at the anterior portion of frontals, running longitudinally throughout this bone until the anterior process of sphenotic-prootic-pterosphenoid, where it connects with the infraorbital and otic canals.

Infraorbital divided in: anterior segment, with 2 pores, i1 and i3, in about two thirds of the specimens; and posterior segment, with 2 pores, i10 and i11, in all specimens (except on one specimen, LESC-00258C, on the left side). An additional pore is present on the medial posterior diagonal of the right i11 pore, in two specimens. Another additional pore is present on the medial posterior diagonal of the additional pore above cited, in one specimen (LESCI-00258B). Anterior segment short and superficial above the skin, lateral to the nares. Posterior segment as a short, tubular canal entering the neurocranium by the anterior process of sphenotic-prootic-pterosphenoid, where it connects with the posterior segment of the supraorbital and the otic canals.

Otic without pores in all specimens. Canal running longitudinally throughout the sphenotic-prootic-pterosphenoid, between the connection with the supraorbital and infraorbital canals anteriorly, at the anterior process of sphenotic-prootic-pterosphenoid, and the preoperculo-mandibular branch of the postotic posteriorly.

Postotic with two pores, po1 (the preoperculo-mandibular branch) and po2 (the pterotic branch). One additional pore is present between po1 and po2 in one specimen on the left side (LESCI-00258E). Canal running longitudinally throughout the pterotic, with two lateral external branches, the preoperculo-mandibular branch anteriorly (which opens as the po1) in the contact between the pterotic and the sphenotic-prootic-pterosphenoid, and the pterotic branch posteriorly (which opens externally as the po2) in the contact between the pterotic and the posttemporo-supracleithrum.

Trunk lateral line with two pores, ll1 and ll2 in all specimens (except one specimen, LESC-00258A, on the right side). Trunk canal continuous to the postotic canal anteriorly, running longitudinally throughout the posttemporo-supracleithrum and leaving the neurocranium by the shared aperture of the posttemporo-supracleithrum and the weberian capsule, which is continuous with the ll1 pore. The canal connecting the pores ll1 and ll2 and may be surrounded by a tubular ossification in some individuals.

Color in alcohol. Similar to color in life, but becoming gradually paler. Melanophores still visible (Fig. X).

Color in life. Body background mostly yellowish to brownish on dorsal and lateral regions, gradually brighter ventrally. Brown to grey melanophores distributed on dorsal and lateral profiles, but absent on ventral profile. Melanophores aggregated on spots, that can vary in size from small dots (smaller than eye diameter) to big blotches (bigger than eye diameter), scattered throughout the body, aligned longi-

tudinally and coalescing in longitudinal lateral stripes in all specimens. Dorsal central region of head darkened by the concentration of melanophores, both superficial (above skin) and deep (above skull, below skin, seen by transparency), forming a conspicuous dark blotch, more visible in some specimens. Two small, dark blotches laterally external to the nares, sometimes barely visible. Fins translucent, with scattered melanophores on the base of fin-rays, except for the pelvic fin, on which melanophores are absent. Barbels usually with scattered melanophores, mostly at the base.

Etymology. *boticario* – in honor to Fundação O Boticário de Proteção à Natureza (FBPN) which financially supported a project for effective protection of Tarimba Cave system, including the proposition of a Conservation Unit at Goiás state. A noun in apposition.

Distribution. *Ituglanis boticario* is known only from subterranean streams on the Mambaí/Posse karst area, belonging to the Rio Vermelho sub-basin, a tributary of Rio Paranã, upper Tocantins river basin, on the northeastern region of Goiás state. Its presence was reported for at least two cave systems on the Mambaí municipality region (from north to south): the Tarimba system and the Nova Esperança system.

Discussion

Taxonomic assignment. The genus *Ituglanis* was proposed by Costa & Bockmann (1993) based on the presence of three autapomorphies: the parieto-supraoccipital fontanel present as a small orifice on the posterior portion of the parieto-supraoccipital bone, sometimes absent (on the miniaturized *I. macunaima* and in some specimens of the subterranean *I. epikarsticus* and *I. mambai*, at least; Datovo & Landim, 2005; Bichuette & Trajano, 2008); the presence of a concavity on the median portion of the autopalatine, sometimes shallow (on the subterranean *I. mambai* and on a new, undescribed species of the Amazonian basin, at least; Bichuette & Trajano, 2008; Canto, 2005); and the anterior extremity of sphenotic-pterotic-pterosphenoid anteriorly directed. All three synapomorphies are present on the new species, justifying their inclusion in the genus.

Wosiacki (2002) proposed four additional characters as synapomorphies for the species included on the genus *Ituglanis* (Wosiacki *et al.*, 2012). Two of them were confirmed in the new species: the presence of five or more abdominal vertebrae and the presence of 2 or fewer vertebrae between the first pterygiophores of the dorsal and anal fins. The latter character, however, occurs also in others members of Trichomycterinae and in some members of Glanapteryginae and Vandelineae (Datovo & de Pinna, 2014).

The third character, the parapophysis of the first four free vertebrae directed medially, is dubious since only some, but not all, of those parapophysis in *I. boticario* are directed this way. The same was observed by Datovo & de Pinna (2014) for all *Ituglanis* species examined by them.

The fourth character, presence of 23 or more free vertebrae anterior to the first pterygiophore of the dorsal fin, is also dubious. As pointed out by Datovo & de Pinna (2014), besides occurring in the more derived glanapterygines, stegophilines and vandelines, and at least in the trichomycterine *Trichomycterus paolence*, the character is absent in many *Ituglanis* species: at least, in *I. nebulosus*, *I. paraguassuensis*, *I. parahybae* and some individuals of *I. australis*, *I. macunaima* and *I. proops*. The character was absent in the new species herein described, and also in the following species analysed by us: *I. passensis*, *I. bambui*, *I. ramiroi*, *I. mambai*, *Ituglanis* sp. 1, and some specimens of *Ituglanis* sp. 2.

Other characters proposed by Costa & Bokmann (1993) as useful to identify species of *Ituglanis*, although not exclusive, are also present in the new species: subterminal mouth, well devel-

oped barbels, eyes of moderate size, parasphenoid with a long posterior process (absent on the species of the TSVSG clade) and vomer with a long posterior process. Datovo & Bockmann (2010) proposed as synapomorphy for Trichomycterinae *strictu sensu* (excluding “*T*” *hasemani* and “*T*” *johnsoni* and including *Ituglanis*) the *levator internus 4* originating from the dorsal face of the posttemporo-supracleithrum. This character state is present in the new species, and also on the following species analyzed by us: *Ituglanis passensis*, *I. bambui*, *I. epikarsticus*, *I. ramiroi*, *I. mambai*, *Ituglanis* sp. 1 and *Ituglanis* sp. 2, in addition to eight other species cited in Datovo & de Pinna (2014).

Intrageneric comparisons. The new species herein described exhibits a set of unusual character states on the genus, including some of the highest counts for some characters, for example, the number of ribs, 7 or 8, and the number of pectoral-fin rays, 8 or 9. The presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal is another very unusual condition in the genus, shared only by five other species: *I. proops*, *I. paraguassuensis*, *I. agreste*, *I. australis* and *Ituglanis* sp. 1. Finally, the pigmentation forming longitudinal stripes is shared only by *I. parahybae*, *I. cahyensis*, *I. australis*, *Ituglanis* sp. 1 and *Ituglanis* sp. 2. Taken in combination, these characters can be used to differentiate the new species from all its congeners, except only for *Ituglanis* sp. 1 (see below).

The pigmentation forming longitudinal stripes differs the new species from all congeners except for *I. parahybae*, *I. cahyensis*, *I. australis*, *Ituglanis* sp. 1 and *Ituglanis* sp. 2. From *I. parahybae* and *I. cahyensis*, the new species differs by the absence of the anterior cranial fontanel (*vs.* presence), the presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal (*vs.* absence) and by the pectoral fin mostly with 8, sometimes 9 rays (*vs.* 5 rays). From *I. parahybae*, is further distinguished by the presence of the supraorbital laterosensory canal (*vs.* absence). From *I. cahyensis*, is further distinguished by the presence of the anterior segment of the supraorbital laterosensory canal (*vs.* absence), by the number of vertebrae, 38-39 (*vs.* 40) and by the number of ribs, 7-8 pairs (*vs.* 4 pairs). From *I. australis*, it differs by the higher number of pectoral-fin rays, 8-9 (*vs.* 6), by the number of ribs, 7-8 (*vs.* 4-6 pairs), and by the presence of the anterior segment of the supraorbital laterosensory canal (*vs.* absence). From *Ituglanis* sp. 1 it differs by the smaller eye size and longer maxillary and nasal barbels (see Fig. X), by the bulky body (*vs.* slender), by the presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal in most specimens (*vs.* present in only few specimens), and by the position of the dorsal fin, with its first pterygiophore posterior to the neural arch of the 21th or 22th vertebra (*vs.* posterior to the neural arch of the 20th or 21th vertebra). From *Ituglanis* sp. 2, the new species differs by the smaller eyes and longer maxillary and nasal barbels (Fig. X), by the interruption of the supraorbital laterosensory canal in two segments, anterior and posterior, with four pores (*vs.* supraorbital laterosensory canal complete, with three pores), by the presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal (*vs.* absence), by the pectoral fin mostly with 8, less commonly 9 rays (*vs.* with 6-7 rays), by the position of the dorsal fin, with its first pterygiophore posterior to the neural arch of the 21th or 22th vertebra (*vs.* posterior to the neural arch of the 22th, 23th or 24th vertebra) and by the number of vertebrae, 38-39 (*vs.* more than 40, few specimens with 39).

The number of ribs, 7-8 pairs, differs from all other congeners (6 or fewer; not seen for *I. guayaberensis*, *I. herberti* and *I. metae*) except for the subterranean species *I. passensis*, *I. bambui*, *I. ramiroi*, *I. mambai* and *Ituglanis* sp. 1 and for the epigeal *Ituglanis* sp. 2. From the subterranean *I. passensis*, *I. bambui* and *I. ramiroi*, it differs by the presence of well developed pigmentation (*vs.* absence), by the presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal (*vs.* absence) and by the bigger eye size, more than 7.0%, on average 8.9% of HL (*vs.* smaller than 8.0% of HL). From *I. passensis* and *I. bambui*, is further distinguished by the presence of the supraorbital laterosensory canal (*vs.* absence). From *I. ramiroi*, is further distinguished by the number of vertebrae, 38-39 (*vs.* 36-37). From *I. mambai*, it differs by the pigmentation with longitudinal stripes in all specimens (*vs.* pig-

mentation without longitudinal stripes), by the smaller eyes and longer maxillary and nasal barbels (Fig. X), and by the presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal in most specimens (*vs.* rarely present).

The presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal differs from all other congeners except for the subterranean *Ituglanis* sp. 1 and for the epigean *I. proops*, *I. paraguassuensis* and *I. agreste*. From *I. proops*, *I. paraguassuensis* and *I. agreste*, it differs by the pigmentation forming longitudinal stripes, by the high number of ribs, 7-8 pairs (*vs.* 6 or fewer), by the absence of the anterior cranial fontanel (*vs.* presence), by the number of vertebrae, 38-39 (*vs.* 39-41 for *I. proops*, 36 or fewer in *I. paraguassuensis* and *I. agreste*) and by the pectoral-fin ray count, usually 8, less commonly 9 (*vs.* 7 or fewer).

The number of pectoral-fin rays, 8, less commonly 9, differs from all other congeners (7 or fewer) except for the subterranean *I. passensis*, *I. bambui*, *I. epikarsticus*, *I. ramiroi*, *I. mambai* and *Ituglanis* sp. 1. From *I. epikarsticus*, it differs by the presence of well developed pigmentation (*vs.* absence), by the presence of the supraorbital and infraorbital laterosensory canal (*vs.* absence), by the bigger eye size, more than 7.0%, on average 8.9% of HL (*vs.* smaller than 3.0% of HL), by the number of ribs, 7-8 pairs (*vs.* 5), by the number of vertebrae, 39 (*vs.* 36) and by the bigger body size, reaching more than 70 mm SL (*vs.* maximum 45.7 mm SL).

The geographically closest relatives of *Ituglanis boticario* are the subterranean *I. mambai* and *Ituglanis* sp. 1. From *I. mambai*, the new species can be differentiated mainly by the pigmentation forming longitudinal stripes in all specimens, which are absent in all specimens of *I. mambai*, and by the larger eye size (see fig. X).

I. boticario and *Ituglanis* sp. 1 are very similar to each other, including with superpositions in many characters, suggesting that both species are very closely related (probably sister-groups). However, the presence of some morphological differentiation combined with distributional data suggests isolation, even if recent, of the cave populations in two distinct species. The most useful characters to differentiate them are the presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal and the pigmentation forming longitudinal stripes, both occurring in most and all specimens of *I. boticario*, respectively, and only in few specimens of *Ituglanis* sp. 1. Besides those characters, *I. boticario* can also be differentiated from *Ituglanis* sp. 1 by the bulkier body and the smaller eye size.

Comments on *Ituglanis* phylogeny. Up to date, the relationship between the species of *Ituglanis* is still obscure. The only attempt to identify monophyletic groups inside the genus was made by de Pinna & Keith (2003), who suggested a separation in two distinct clades, one encompassing species from northern South America (from Amazon to Guyanas) which share a low number of ribs, 3 pairs or fewer, and the other encompassing species from southern South America (Paraná/Paraguai, Ribeira do Iguape, Paraíba do Sul and Southeastern drainages in Brazil and Uruguai) which share a higher rib count, more than 5 pairs. The species subsequently described (Bichuette & Trajano, 2004; Datovo & Landim, 2005; Sarmiento-Soares *et al.*, 2006; Campos-Paiva & Costa, 2007; Bichuette & Trajano, 2008; Wosiacki *et al.*, 2012; Lima *et al.*, 2013; Datovo & de Pinna, 2014) conformed to that distribution, supporting the hypothesis of de Pinna & Keith (2003).

The two described epigean species of *Ituglanis* from the Rio Tocantins basin, *I. macunaima* (Araguaia river basin, a tributary of Rio Tocantins) and *I. ina* (lower Rio Tocantins basin) have low rib counts, being more closely related to the northern South American species of *Ituglanis*. However, all the species from the upper Rio Tocantins basin have a higher number of ribs, including the new species herein described and also two undescribed species: *Ituglanis* sp. 1 (7-8) and *Ituglanis* sp. 2 (5-7).

Therefore, all the species from the upper Rio Tocantins basin are probably more closely related to the southern South American species.

The reduction on the number of ribs was interpreted by de Pinna & Keith (2003) as an apomorphic condition of *Ituglanis*, since basal trichomycterids have 9 or more pairs of ribs. The extreme reduction to 3 or fewer seen on the northern South American clade should be interpreted as a derived character inside the genus, and therefore the high number of ribs of the southern South American species must be considered a plesiomorphic condition for *Ituglanis*. Other possibly plesiomorphic conditions are also seen on the species from the southern South America (see below), suggesting that they represent the most basal members of the genus.

The presence of the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal is present only in six species of *Ituglanis*, all of them from the southern South American group: *I. proops* (Sarmiento-Soares *et al.*, 2006), *I. paraguassuensis* (Campos-Paiva & Costa, 2007), *I. agreste* (Lima *et al.*, 2013), *I. australis* (Datovo & de Pinna, 2014), *I. boticario* and *Ituglanis* sp. 1. Since the anterior segment of the infraorbital laterosensory canal is present in the most basal subfamilies of Trichomycteridae, Copionodontinae (de Pinna, 1992; Campanario & de Pinna, 2000; Bichuette *et al.*, 2008) and Trichogeninae (de Pinna *et al.*, 2010), and also in many trichomycterines (Arratia & Huaquin, 1995), its absence should be more parsimoniously interpreted as a derived condition shared by most *Ituglanis* species, and its presence a plesiomorphic condition shared by the six species above cited. Accordingly, those species (except *I. australis*) also exhibit other putatively plesiomorphic character states, as for example, the higher number of pectoral-fin rays, the lower number of vertebrae and the insertion of the first pterygiophore of the dorsal-fin before the 23th vertebrae, besides the high number of ribs. Therefore, it is possible that those five species are some of the most basal members of the genus, and a more detailed analysis of the characters exhibited by them would be useful to investigate the evolutionary relationships between the species of *Ituglanis*.

Troglobitic status. Since the discovery of the first cave animals, many authors have been trying to apply a useful classification of the subterranean fauna that reflects their evolutionary and ecological relationships to their environment (for a critical review, see Trajano, 2012). Nowadays, the most used and useful classification is the so-called Schiner-Racovitza, that after important contributions from Barr (1967) and Trajano (2012), can be presented as follows: animals that have source populations on epigeal environments and use the hypogean environment as part of their habitat, but must to leave it in order to complete their life cycles, are called “trogloxenes”; animals with source populations both on hypogean and epigeal habitats, and whose individuals commute from these habitats so that the gene flow between the populations is maintained, are called “troglophiles”; and animals with source populations exclusively on hypogean environment, even if having sink populations on epigeal habitats, are called “troglobites”. This classification provides a useful scheme to analyze the ecological relationship of the populations/species to the subterranean environment even in the absence of accentuated troglomorphisms, typical (but not exclusive) of troglobites and generally used to identify them in the absence of other lines of evidence. Following that scheme, the new species herein described can be classified as a troglobite, since it is found only in subterranean streams of two contiguous cave systems on Mambai municipality, both of which without a direct connection between the subterranean and the epigeal streams (like a sinkhole or a resurgence).

When compared to other troglobitic fish species from all over the world (Romero & Paulson, 2001; Proudlove, 2006), even from other Brazilian regions (Trajano & Bichuette, 2010), the troglobite fishes from northeastern Goiás are much less specialized, exhibiting low degree of troglomorphism (Bichuette & Trajano, 2003; 2008; Trajano *et al.*; 2004; Trajano & Bichuette, 2010). It has been ar-

gued that there is a positive correlation between the time of isolation on the subterranean environment and the degree of specialization (troglomorphisms) of the given species, in such a way that those species isolated for longer times have more developed and less variable troglomorphic characters (Wilkens, 1982; Trajano, 1995; Bichuette & Trajano, 2008; but see also Trajano, 2007). From this, it can be concluded that the northeastern Goiás subterranean ichthyofauna has been isolated for a shorter time when compared to other Brazilian regions (Trajano *et al.*, 2004).

Considering all subterranean species of *Ituglanis* collectively, there is a wide range of interspecific variation on the degree troglomorphism: *I. mambai* have eyes also comparable to epigeal ones but a slightly reduced pigmentation; *I. boticario*, have pigmentation comparable to epigeal ones but slightly reduced eyes; *I. bambui*, have pigmentation and eyes reduced, but still intermediary between the epigeal *Ituglanis* and the more troglomorphic *I. passensis*, *I. epikasticus* and *I. ramiroi*, which have very reduced pigmentation and eyes. This particular situation, on which several related troglomorphic species exhibit a range of troglomorphism from the less to the more specialized, is very rare and is known to occur only with the North American amblyopsids (Poulson, 1963; Niemiller & Poulson, 2010), but still the case of the subterranean *Ituglanis* is remarkable since that range is distributed on a very restrict area. That makes these species an excellent model to test several hypothesis of the origin and evolution of subterranean animals.

Conservation remarks.

Bichuette & Trajano (2008) expressed concern about the conservation of Mambai karst area, where *I. boticario* occurs. In that occasion, these authors described the cave catfish *I. mambai*, which presents a relatively large population and the Lapa do Sumidouro Cave. In contrast, *I. boticario* occurs in small population densities, about 0.05-0.3 inds.m⁻², and its distribution is restricted to the upstream part of Tarimba cave system, showing preferential habitats, which means a fragility and specificity of microhabitats inside the subterranean environment. Mambai is a poorly developed region, without legal protection up to date, and there are no short- to medium-term projects for the area. Indeed, Tarimba cave system is one of the most important caves from Goiás and the largest in the region, with an extension of about 12 km. This cave system is not included in any conservation unit, and its creation is highly recommended.

Table 1. Checklist of known subterranean species of Trichomycteridae, with the main reference and the country of occurrence.

Copionodontinae			
<i>Glaphyropoma</i>	<i>G. spinosum</i> Bichuette <i>et al.</i> , 2008	Brazil	
<i>Copionodon</i>	<i>Copionodon</i> sp. n.	Brazil	
Trichomycterinae			
<i>Trichomycterus</i>	<i>T. chaberti</i> Durand, 1968	Bolivia	
	<i>T. itacarambiensis</i> Trajano & de Pinna, 1996	Brazil	
	<i>T. spelaeus</i> Donascimento <i>et al.</i> 2001	Venezuela	
	<i>T. sandovali</i> Ardila Rodriguez, 2006	Colombia	
	<i>T. santanderensis</i> Castellanos-Morales, 2007	Colombia	
	<i>T. uisae</i> Castellanos-Morales, 2008	Colombia	
	<i>T. sketi</i> Castellanos-Morales, 2010	Colombia	
	<i>T. dali</i> Rizzato, Costa, Trajano & Bichuette, 2011	Brazil	
	<i>T. rubbioli</i> Bichuette & Rizzato, 2012	Brazil	
	<i>Trichomycterus</i> sp. n. 1	Brazil	
	<i>Trichomycterus</i> sp. n. 2 Castellanos-Morales & Galvis, 2012	Colombia	
	<i>Trichomycterus</i> sp. n. 3 Castellanos-Morales & Galvis, 2012	Colombia	
	<i>Trichomycterus</i> sp. n. 4 Cordeiro <i>et al.</i> , 2013	Brazil	
	<i>Ituglanis</i>	<i>Ituglanis passensis</i> Fernández & Bichuette, 2002	Brazil
		<i>Ituglanis bambui</i> Bichuette & Trajano, 2004	Brazil
		<i>Ituglanis epikarsticus</i> Bichuette & Trajano, 2004	Brazil
<i>Ituglanis ramiroi</i> Bichuette & Trajano, 2004		Brazil	
<i>Ituglanis mambai</i> Bichuette & Trajano, 2008		Brazil	
<i>Ituglanis boticario</i> Rizzato & Bichuette, 201X		Brazil	
	<i>Ituglanis</i> sp. 1 Rizzato & Bichuette, <i>in prep.</i>	Brazil	

Table 2: Abbreviation, name and descriptions of the measurements used on morphometric analysis. Measurements marked with an asterisk are expressed as the mean of both sides of the specimen.

Abb.	Name	Description
SL	Standard length	From tip of snout to base of caudal-fin rays
TL	Total length	From tip of snout to tip of median caudal-fin rays
PDL	Pre-dorsal length	From tip of snout to anterior margin of dorsal-fin base
PAL	Pre-anal length	From tip of snout to anterior margin of anal-fin base
PPL	Pre-pelvic length	From tip of snout to anterior margin of pelvic-fin base
CPVL	Caudal peduncle ventral length	From posterior margin of anal-fin base to base of caudal-fin rays
CPDL	Caudal peduncle dorsal length	From posterior margin of dorsal-fin base to base of caudal-fin rays
ABD	Anterior body depth	Depth of body posterior to the occipital region
MBD	Middle body depth	Depth of body anterior to the pelvic-fin base
PBD	Posterior body depth	Depth of body at posterior to dorsal and anal fins
ABW	Anterior body width	Width of body dorsal to pectoral fins, posterior to opercle
MBW	Middle body width	Width of body at the level of pelvic fins
PBW	Posterior body width	Width of body posterior to the dorsal and anal fins
DFBL	Dorsal-fin base length	From anterior to posterior margin of dorsal-fin base
DFL	Dorsal fin length	From anterior margin of dorsal-fin base to the posterior tip of dorsal-fin rays
AFBL	Anal-fin base length	From anterior to posterior margin of anal-fin base
AFL	Anal fin length	From anterior margin of anal-fin base to the posterior tip of anal-

		fin rays
PcFBL	Pectoral-fin base length	From external to internal margin of pectoral-fin base*
PcFL	Pectoral fin length	From external margin of pectoral fin to the posterior tip of median pectoral-fin rays*
PvFBL	Pelvic-fin base length	From external to internal margin of pelvic-fin base*
PvFL	Pelvic fin length	From external margin of pelvic-fin base to the posterior tip of median pelvic-fin rays*
HL	Head length	From tip of snout to the occiput
POL	Pre-opercle length	From tip of snout to the posterior margin of opercular patch of odontodes
HD	Head depth	Depth of head at its midlength
MHW	Middle head width	Width of head at its midlength
PHW	Posterior head width	Width of head at is the level of the interopercular patch of odontodes
PEL	Pre-eye length	From tip of snout to the anterior margin of eye
ED	Eye diameter	Mean of transversal and longitudinal diameters of both eyes
IW	Interorbital width	Distance between the internal margins of eyes
PANL	Pre-anterior nare length	From tip of snout to the anterior margin of anterior nare*
PPNL	Pre-posterior nare length	From tip of snout to the anterior margin of posterior nare*
PIW	Posterior internarial width	Distance between the internal margins of posterior nares
AIW	Anterior internarial width	Distance between the internal margins of anterior nares
DPNE	Distance posterior nare to eye	Distance between the posterior margin of posterior nare and the anterior margin of eye*
MW	Mouth width	Distance between the internal margins of mouth
RW	Rictus width	Distance between the external margins of mouth
MBL	Maxillary barbel length	From origin to tip of maxillary barbel*
RBL	Rictal barbel length	From origin to tip of rictal barbel*
NBL	Nasal barbel length	From origin to tip of nasal barbel*

Table 3. Morphometric data of holotype and paratypes of *Ituglanis boticario*. N = number of individuals. %SL = percent of standard length. %HL = percents of head length. For measurements abbreviations, see table 2.

	<i>Ituglanis boticario</i> (N=13)				
	Holotype	Mean	Minimun	Maximun	Stantard deviation
SL (mm)		54.03	27.38	73,46	14,2
%SL					
TL		116.1	114.1	118.0	1.4
PDL		68.8	67.7	69.6	0.6
PAL		71.5	69.1	73.3	1.2
PPL		59.5	57.0	60.9	1.4
CPVL		21.5	19.5	23.2	1.2
CPDL		23.2	20.8	24.7	1.1
ABD		10.1	8.3	10.8	0.6
MBD		12.6	10.5	14.4	1.2
PBD		9.5	9.0	10.5	0.5
ABW		12.7	11.1	14.5	1.2
MBW		7.0	4.8	8.9	1.4
PBW		2.5	1.8	3.4	0.6
DFBL		10.7	9.7	11.8	0.6
DFL		16.8	15.6	17.9	0.7
AFBL		9.3	8.5	10.0	0.4
AFL		15.4	14.1	16.7	0.9
PcFBL		4.3	3.8	5.0	0.3
PcFL		13.8	12.6	14.8	0.7
PvFBL		2.5	2.1	2.9	0.2
PvFL		8.7	7.9	9.5	0.5
HL		15.9	14.3	18.1	1.1
POL		17.1	15.6	19.1	1.1
HD		8.1	7.2	8.8	0.4
MHW		15.3	14.3	16.0	0.6
PHW		18.3	17.4	19.5	0.7
%HL					
PEL		41,6	39,2	44,2	1,5
ED		8,9	7,3	11,2	1,2
IW		37,8	35,9	41,1	1,6
PANL		16,8	14,9	17,7	0,8
PPNL		27,4	25,2	29,0	1,2
PIW		22,9	20,8	24,7	1,1
AIW		30,2	28,3	34,5	1,9
DPNE		12,4	11,1	13,6	0,6
MW		44,7	36,3	49,4	4,5
RW		61,8	55,6	68,1	3,8
MBL		126,4	100,9	162,0	16,4
RBL		85,6	69,0	119,9	14,6
NBL		113,7	92,4	158,2	18,9

	<i>I. passensis</i>	<i>I. bambui</i>	<i>I. epikarsticus</i>	<i>I. ramiroi</i>	<i>I. mambai</i>	<i>I. boticario</i>
Maximum SL (mm)	65,7	49,4	45,7	49.1	68,3	73.5
Body color	yellow to light gray, without stripes	pale light brown, without stripes	pale yellow, without stripes	pale yellow to white, without stripes	pale yellow to light brown, without stripes	pale yellow, with longitudinal brown stripes
Orbital diameter (% HL)	3.8-7.4	4.3-10.5	0-2.1	0-10.1	9.4-12.4	7.3-11.2
Pectoral-fin rays	17	161-17	17	17-171	17-18	17-18
Pairs of ribs	6-8	6-7	5	6-7	8	7-8
Vertebral count	37	36-38	36	36-37	38-40	39
Position of first pterygiophore of dorsal fin, posterior to the neural arch of	19 th or 20 th vertebrae	20 th or 21 th vertebrae	-	19 th or 20 th vertebrae	21 th or 22 th vertebrae	21 th or 22 th vertebrae
Anterior segment of infraorbital laterosensory canal	absent	absent	absent	absent	present in few specimens	present in most specimens
Supraorbital laterosensory canal	absent	absent	absent	reduced	present (interrupted)	present (interrupted)
Posterior process of sesamoid supraorbital	absent	absent	absent	present or absent	absent	present

