

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 simplisimorfias). 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 epígeos 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).

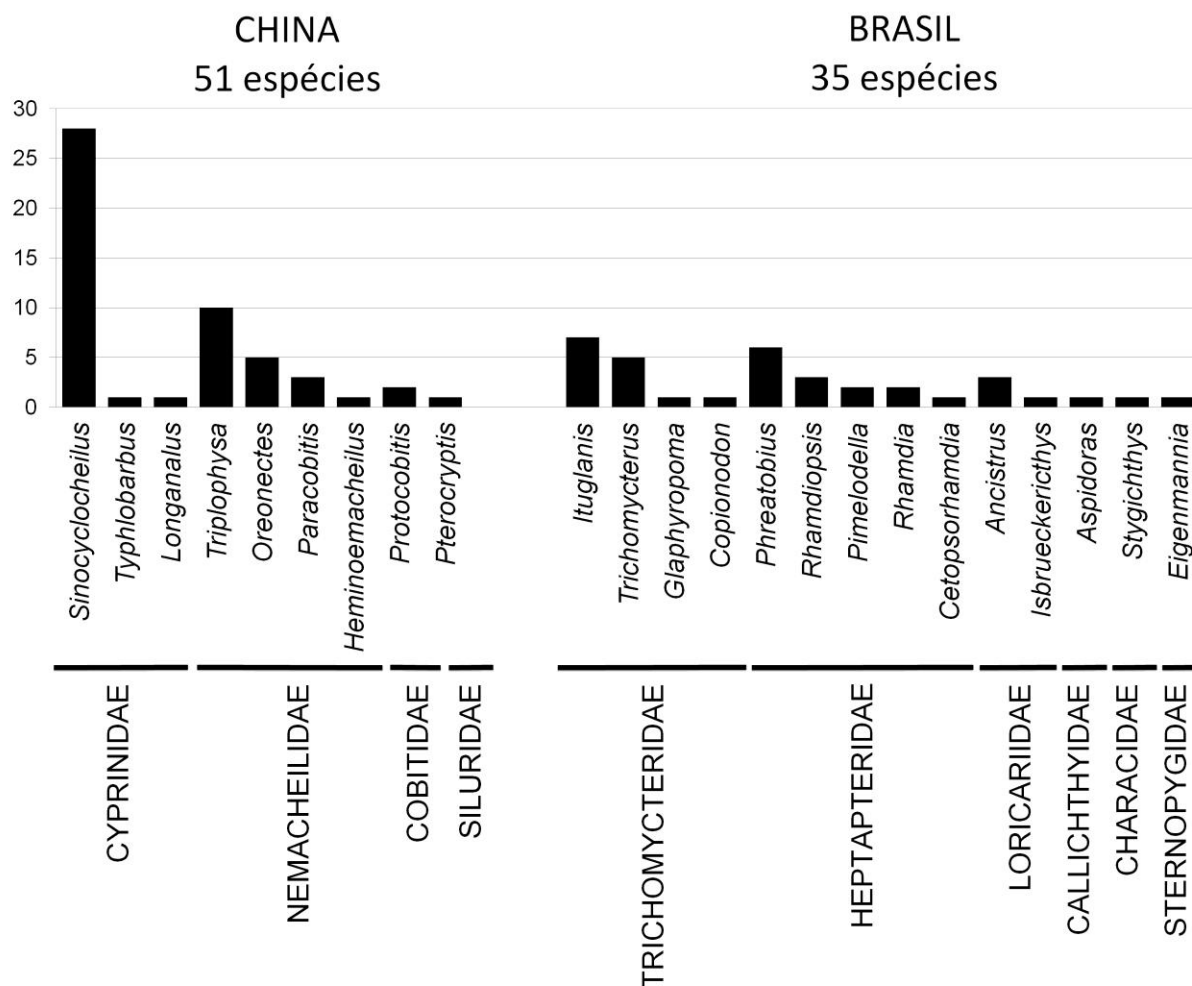


Fig. 1. Comparação entre a diversidade da ictiofauna subterrânea nos dois países com maior número de espécies troglomórficas conhecidas, a China (segundo Zi-Ming *et al.*, 2010) e o Brasil. Para ambos os países, são mostrados o número de espécies troglomórficas em cada gênero com representantes troglóbios 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 trogloxenas, 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-

dentíneos 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 folhiço 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-cleitro (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*".

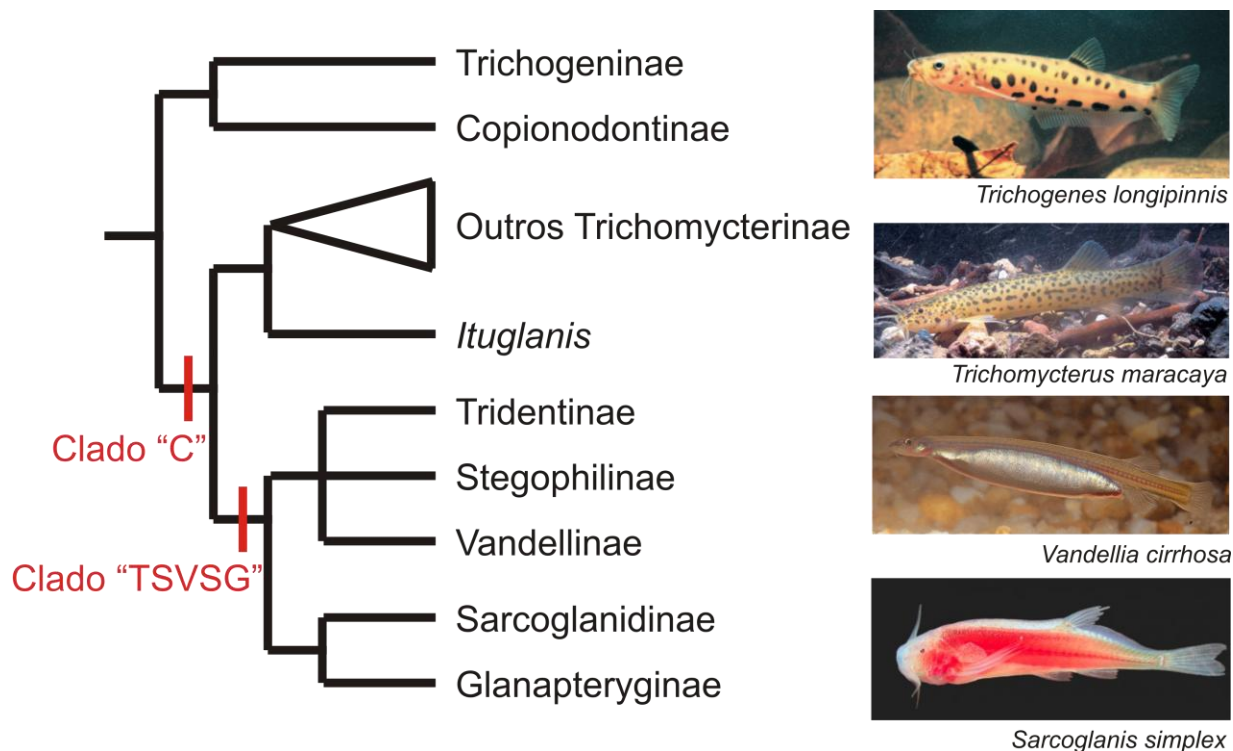


Figura 2. Cladograma representando as relações filogenéticas entre os membros de Trichomycteridae. A topologia segue Datovo e Bockmann (2010: Fig. 31) exceto as relações entre Tridentinae, Stegophilinae e Vandellinae, mostrados como uma politomia basal segundo sugestão dos próprios autores. Os clados 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 proximamente 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.

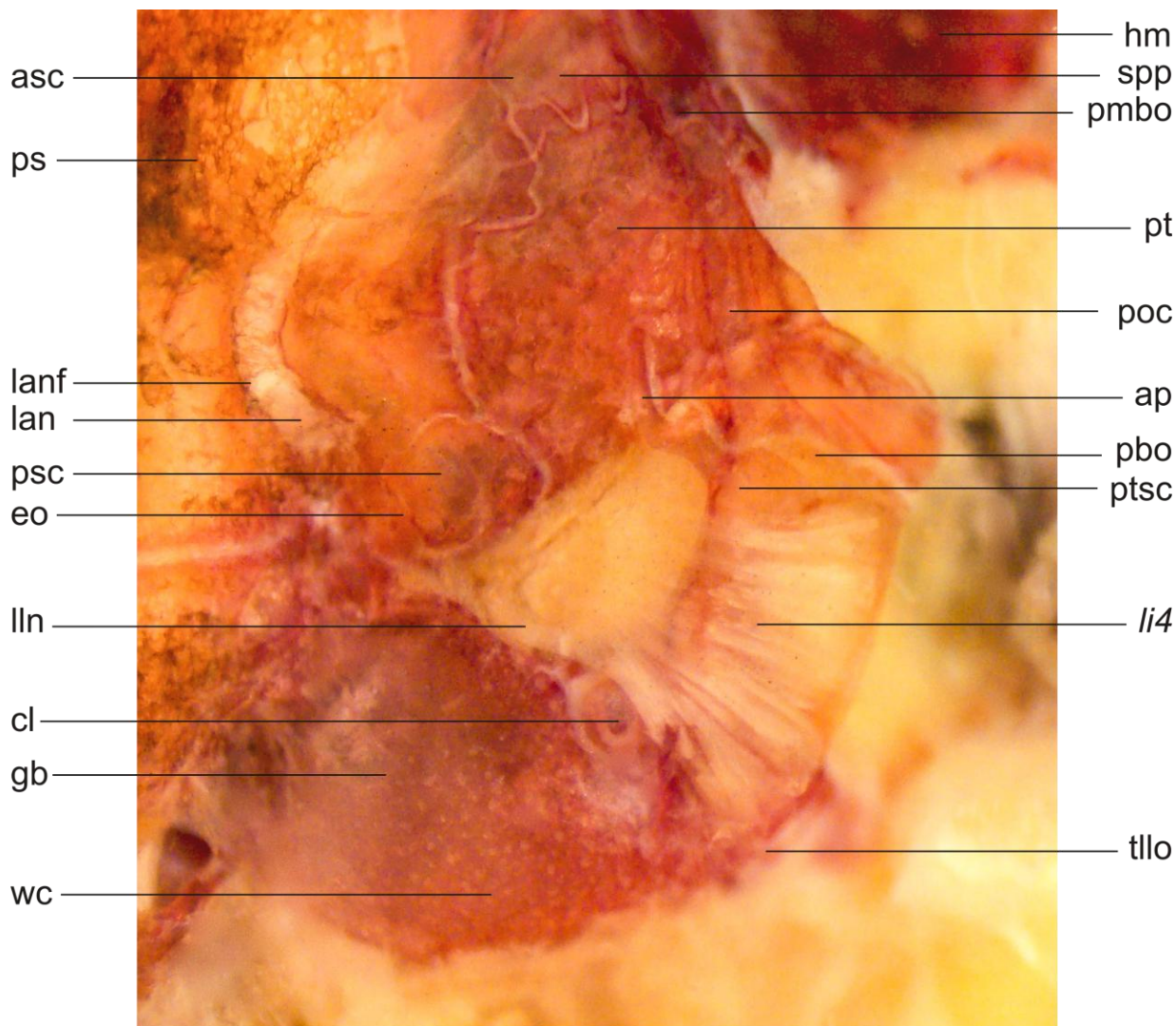


Figura 3. Região posterolateral direita do crânio de *Ituglanis* sp. 2 (LESCI-00258, C, 57,5 mm SL) em vista dorsal, parcialmente dissecada para mostrar a característica proposta por Datovo e Bockmann (2010) como possível sinapomorfia para a subfamília Trichomycterinae, a porção posterior do músculo *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.

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 trouth. **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 swinbladders 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.