

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

BIANCA RANTIN

**COMPORTAMENTO E DISTRIBUIÇÃO DE BAGRES SUBTERRÂNEOS
E EPÍGEOS, SUBFAMÍLIA COPIONODONTINAE PINNA, 1992
(SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE) DA CHAPADA
DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL**

SÃO CARLOS

2011

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

BIANCA RANTIN

**COMPORTAMENTO E DISTRIBUIÇÃO DE BAGRES SUBTERRÂNEOS
E EPÍGEOS, SUBFAMÍLIA COPIONODONTINAE PINNA, 1992
(SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE) DA CHAPADA
DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL**

**Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação
em Ecologia e Recursos
Naturais, para obtenção do
título de Mestre em Ecologia.**

Orientação: Profa. Dra. Maria Elina Bichuette

SÃO CARLOS

2011

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

R213cd

Rantin, Bianca.

Comportamento e distribuição de bagres subterrâneos e epígeos, subfamília Copionodontinae Pinna, 1992 (Siluriformes, Trichomycteridae) / Bianca Rantin. -- São Carlos : UFSCar, 2011.
137 f.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2011.

1. Ictiologia. 2. Etologia. 3. Peixe – distribuição geográfica.
4. Copionodontinae. 5. Troglóbio. I. Título.

CDD: 597 (20ª)

Bianca Rantin


COMPORTAMENTO E DISTRIBUIÇÃO DE BAGRES SUBTERRÂNEOS E
EPÍGEOS, SUBFAMÍLIA COPIONODONTINAE PINNA, 1992
(SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE) DA CHAPADA DIAMANTINA,
BAHIA CENTRAL

Dissertação apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos
requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 06 de junho de 2011

BANCA EXAMINADORA

Presidente 
Profa. Dra. Maria Elina Bichuette
(Orientadora)

1º Examinador 
Profa. Dra. Eleonora Trajano
USP/São Paulo-SP

2º Examinador 
Profa. Dra. Lillian Casatti
UNESP/S. J. Rio Preto-SP

AGRADECIMENTOS

- agradeço à minha orientadora, Profa. Dra. Maria Elina Bichuette, por todas as orientações acadêmicas e de vida! Também agradeço por ter me iniciado na bioespeleologia – a ciência mais legal do mundo - e por ser minha companheira de aventuras, já são várias histórias para contar! Mas acima de tudo, sou muito grata por ter acreditado em mim. Desde que me contou pela primeira vez sobre este projeto fiquei encantada, e poder realizá-lo foi realmente um grande privilégio. E também serei eternamente grata por ter me deixado nadar no Poço Encantado... duas vezes!

- agradeço à minha família, por todo o apoio, carinho e paciência durante todos esses anos. Agradeço especialmente à Nina, Vicky e Millie, que me fizeram querer trabalhar com essa área tão instigante que é o comportamento.

- agradeço a todos os linetes, os antigos e os mais novos, por todo o apoio e ajudas em campo. Mas acima de tudo agradeço pela amizade e por todas as tardes divertidíssimas que passamos juntos!

- agradeço a meus amigos por todo o carinho, força e tentativas de me ajudar quando eu já estava arrancando os cabelos!

- agradeço ao Ivan, pela companhia maravilhosa, por todo o carinho e apoio do mundo.

- agradeço ao Xiquinho, pelos causos, aulas de botânica e por nos guiar pelos arredores da grande Igatu.

- agradeço ao Adriano Gambarini, pelas as piadas infames e por ter cedido gentilmente as fotos.

- agradeço ao Daniel de Stefano Menin, pela disponibilização dos mapas das cavernas de Igatu.

- agradeço a Fapesp, pelo apoio financeiro (processo 08910-8).

- agradeço ao ICMBIO, pela licença de coleta.

SUMÁRIO

| | |
|-------------|----|
| RESUMO..... | 01 |
|-------------|----|

INTRODUÇÃO GERAL

| | |
|--|----|
| 1. O que são troglóbios e por que estudá-los?..... | 03 |
| 2. Diversidade, distribuição e comportamento e de peixes subterrâneos..... | 05 |
| 3. Espécies estudadas..... | 07 |
| 4. Objetivos..... | 10 |
| 5. Referências bibliográficas..... | 11 |

ÁREA DE ESTUDO E METODOLOGIA DE COLETA E MANUTENÇÃO

| | |
|---|----|
| 1. Chapada Diamantina: geomorfologia e clima..... | 14 |
| 2. Coleta de espécimes e manutenção em laboratório..... | 15 |
| 3. Referências bibliográficas..... | 18 |

CAPÍTULO I: DISTRIBUIÇÃO E CONSERVAÇÃO DE BAGRES SUBTERRÂNEOS E EPÍGEOS, SUBFAMÍLIA COPIONODONTINAE PINNA, 1992 (SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE) DA CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL

| | |
|------------------------------------|----|
| 1. Resumo..... | 20 |
| 2. Abstract..... | 21 |
| 3. Introdução..... | 22 |
| 4. Materiais e métodos..... | 23 |
| 5. Resultados..... | 23 |
| 6. Discussão..... | 33 |
| 7. Conclusões..... | 35 |
| 8. Referências bibliográficas..... | 35 |

CAPÍTULO II: COMPORTAMENTO FOTOTÁTICO DOS BAGRINHOS COPIONODONTINAE PINNA, 1992
(SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE) DA CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL

| | |
|------------------------------------|----|
| 1. Resumo..... | 39 |
| 2. Abstract..... | 40 |
| 3. Introdução..... | 41 |
| 4. Materiais e métodos..... | 43 |
| 5. Resultados..... | 44 |
| 6. Discussão..... | 49 |
| 7. Conclusões..... | 51 |
| 8. Referências bibliográficas..... | 51 |

CAPÍTULO III: COMPORTAMENTO AGONÍSTICO DE BAGRES SUBTERRÂNEOS E EPÍGEOS, SUBFAMÍLIA
COPIONODONTINAE PINNA, 1992 (SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE) DA CHAPADA
DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL

| | |
|------------------------------------|----|
| 1. Resumo..... | 55 |
| 2. Abstract..... | 56 |
| 3. Introdução..... | 57 |
| 4. Materiais e métodos..... | 58 |
| 5. Resultados..... | 61 |
| 6. Discussão..... | 73 |
| 7. Conclusões..... | 75 |
| 8. Referências bibliográficas..... | 76 |

CAPÍTULO IV: COMPORTAMENTO ESPONTÂNEO, ALIMENTAR E REAÇÃO A ESTÍMULOS MECÂNICOS DE BAGRES SUBTERRÂNEOS E EPÍGEOS, SUBFAMÍLIA COPIONODONTINAE PINNA, 1992 (SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE) DA CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL

| | |
|--|-----|
| 1. Resumo..... | 79 |
| 2. Abstract..... | 80 |
| 3. Introdução..... | 81 |
| 4. Materiais e métodos | |
| 4.1. Espécies estudadas..... | 83 |
| 4.2. Observações naturalísticas..... | 84 |
| 4.3. Comportamento espontâneo..... | 85 |
| 4.4. Comportamento alimentar..... | 85 |
| 4.5. Reação a estímulos mecânicos..... | 86 |
| 5. Resultados | |
| 5.1. Observações naturalísticas..... | 87 |
| 5.2. Comportamento espontâneo..... | 89 |
| 5.3. Comportamento alimentar..... | 93 |
| 5.4. Reação a estímulos mecânicos..... | 96 |
| 6. Discussão | |
| 6.1. Comportamento espontâneo..... | 100 |
| 6.2. Comportamento alimentar..... | 102 |
| 6.3. Reação a estímulos mecânicos..... | 103 |
| 7. Conclusões..... | 105 |
| 8. Referências bibliográficas..... | 105 |

| | |
|---------------------------|-----|
| CONSIDERAÇÕES FINAIS..... | 108 |
| ANEXOS I..... | 110 |
| ANEXOS II..... | 111 |
| ANEXOS III..... | 120 |

RESUMO

Dentre as 25 espécies de peixes subterrâneos brasileiros, duas coexistem em cavernas areníticas/quartzíticas da Chapada Diamantina, Bahia central: *Glaphyropoma spinosum* e uma nova espécie de *Copionodon* (Trichomycteridae: Copionodontinae). Trata-se do primeiro registro de bagres troglóbios neste tipo de feição, além de ser o segundo registro no Brasil de coexistência de peixes subterrâneos, configurando uma ótima oportunidade para estudos ecológico/evolutivos. Aqui são apresentados os estudos da distribuição e de vários aspectos do comportamento destes bagres, visando verificar se há diferenças relacionadas ao isolamento no meio subterrâneo. Os resultados foram comparados com seu parente epígeo *Copionodon orthiocarinatus*, sintópico (bacia do Paraguaçu). Para o estudo da distribuição geográfica foram realizadas coletas e inspeção visual do hábitat em rios epígeos e subterrâneos. Até o momento, os copionodontíneos subterrâneos foram registrados em sete cavernas/sistemas. Estima-se que novas localidades de ocorrência de bagres copionodontíneos ainda sejam descobertas, aumentando sua amplitude geográfica, que é relativamente restrita (24,75 km²). Estas espécies não estão efetivamente protegidas de impactos ambientais: somente uma rígida fiscalização ou planejamento das atividades desenvolvidas no Parque Nacional da Chapada Diamantina protegeriam de forma eficaz sua fauna subterrânea. O comportamento fototático foi analisado por meio do método de câmaras de escolha. Os copionodontíneos subterrâneos são mais fotonegativos que a espécie epígea; é possível que estes tenham se originado de um ancestral de atividade noturna. *G. spinosum* é fortemente fotonegativa, provavelmente percebendo estímulos luminosos pela pele. *Copionodon* sp. n. também apresentou fotofobia acentuada, porém com uma variabilidade intrapopulacional maior. Já a espécie epígea *C. orthiocarinatus* é levemente fotofóbica, e sua variabilidade intrapopulacional pode ser uma resposta ecológica à recente pressão de predação noturna, hipótese a ser testada. Para analisar o comportamento agonístico, indivíduos provenientes de diferentes aquários foram pareados de acordo com seu *status* hierárquico exibido anteriormente aos testes. Foram registradas e descritas 26 unidades comportamentais, das quais nove são inéditas na literatura. Ao contrário dos epígeos *C. orthiocarinatus*, os copionodontíneos subterrâneos apresentam comportamento agonístico mais complexo e agressivo, territorialidade e alta intolerância a coespecíficos. É possível que o comportamento agonístico destas espécies seja resultado da manutenção de um comportamento presente em seus ancestrais ou grupos-irmãos basais, ou mesmo de novas aquisições evolutivas. Já a alta tolerância a coespecíficos exibida por *C. orthiocarinatus* pode ser explicada pela abundância de alimento em seu ambiente ou mesmo a ausência de restrição espacial, freqüente em populações subterrâneas. Para estudar o comportamento espontâneo utilizou-se os métodos *ad libitum* (ambiente natural) e animal focal (em laboratório). Em laboratório cronometrou-se os seguintes componentes comportamentais: entocado, estacionário fora da toca, natação no fundo, coluna d'água, superfície e na parede do aquário. *G. spinosum* é fortemente criptobiótica, esta resposta pode ser reflexo do seu territorialismo acentuado. *Copionodon* sp. n. e a espécie epígea *C. orthiocarinatus* são bentônicas, com preferência por nadar no substrato (fundo + parede). As diferenças na ocupação do espaço exibidas por ambas as espécies troglóbias, aliadas ao fato de quase não exibirem comportamento agonístico entre elas, indica que estas espécies não ocupam o mesmo nicho. O comportamento alimentar foi estudado individualmente, cronometrando-se os tempos de alerta, procura, captura e ingestão do alimento que lhes era oferecido. Os epígeos se mostraram mais eficientes na procura do alimento em relação às espécies troglóbias, cuja baixa eficiência alimentar pode estar sendo influenciada pela abundância de alimento presente nas cavernas de Igatu, diferentemente do observado para cavernas em geral. Por fim, a reação a

estímulos mecânicos foi testada por meio de estímulos bruscos na superfície d'água, aplicados com uma haste vibratória. Todas as espécies apresentaram reações fóbicas acentuadas, como surtos natatórios ou tentativas de pular do aquário, que podem ser relacionadas com as fortes enchentes/enxurradas presentes tanto no ambiente cavernícola quanto superficial. Concluindo, *G. spinosum* é provavelmente uma espécie troglóbia antiga, devido à baixa variabilidade intrapopulacional morfológica e comportamental. Já *Copionodon* sp. n. apresentou maior variabilidade nestes quesitos. Duas hipóteses são propostas aqui no entendimento desta variabilidade: 1. Trata-se de uma população troglóbia recente, ou 2. Ainda há fluxo gênico (hibridização) entre a população que vive na caverna com a epígea, de modo que ainda não há isolamento genético entre estas populações. Por se tratar de um grupo basal, os estudos comportamentais e de distribuição dos copionodontíneos fornecem informações valiosas para uma melhor compreensão da história evolutiva dos copionodontíneos e suas relações de parentesco com outros clados de Trichomycteridae. Os dados também contribuirão para enriquecer descrição da nova espécie de *Copionodon* e para a efetiva proteção destas populações na região da Chapada Diamantina, a qual ainda sofre ameaças de garimpo clandestino e turismo descontrolado.

Palavras-chave: Copionodontinae, *Glaphyropoma*, *Copionodon*, comportamento, distribuição, conservação.

INTRODUÇÃO GERAL

1. O QUE SÃO OS TROGLÓBIOS E POR QUE ESTUDÁ-LOS?

Segundo Juberthie (2000), cavernas podem ser definidas como aberturas naturais em rocha sólida, com dimensões que permitam acesso a seres humanos. As cavernas não estão isoladas, mas conectadas com outros ambientes subterrâneos, constituindo um sistema funcional único (HOWARTH, 1983).

As características mais importantes do meio subterrâneo são a ausência permanente de luz (com conseqüente ausência de organismos fotoautotróficos, resultando em condições de escassez alimentar - POULSON & LAVOIE, 2000) e a tendência à estabilidade ambiental, devida ao efeito-tampão da rocha circundante (MOORE & SULLIVAN, 1997). Essas particularidades do meio hipógeo resultam em um regime seletivo diferenciado, sob o qual os organismos que habitam este meio estão submetidos.

Os organismos regularmente encontrados no meio subterrâneo são classificados em três categorias ecológico-evolutivas, inicialmente propostas por Schiner, em 1854, e complementadas posteriormente por Racovitza, em 1907. São elas: 1. Troglóxenos: organismos encontrados regularmente no meio subterrâneo, mas que necessitam retornar periodicamente à superfície para completar seu ciclo de vida; 2. Troglófilos: também chamados de “cavernícolas facultativos”, são capazes de completar seu ciclo de vida tanto no meio subterrâneo quanto no epígeo, portanto incluindo tanto populações subterrâneas quanto epígeas da mesma espécie; 3. Troglóbios: espécies restritas ao ambiente subterrâneo, evoluindo em isolamento sob este regime seletivo particular.

Geralmente, os organismos que possuem pré-adaptações (= exaptações, *sensu* ARNOLD, 1994), ou seja, características já presentes em populações ancestrais e que se mostram úteis sob um novo regime seletivo, têm maiores chances de colonizar o meio hipógeo com sucesso. Assim, organismos com atividade noturna, não dependentes da visão para orientação, e de dieta generalista (detritívoros ou carnívoros), têm maior probabilidade de estabelecer populações nesse meio. O comportamento e a morfologia representam assim componentes importantes para o sucesso na colonização e estabelecimento de populações no meio hipógeo (CHRISTIANSEN, 1965; HOWARTH & HOCH, 2005).

Dessa forma, é mais provável que populações subterrâneas se originem de populações que apresentem estados de caráter pré-adaptados para a vida no meio hipógeo, uma vez que a

mudança de hábitat acarreta na mudança brusca de vários fatores ambientais: a ausência de luz e o fornecimento reduzido de alimentos funcionam como fatores de seleção disruptiva (WILKENS & HÜPPOP, 1986).

O processo de especiação no ambiente subterrâneo inicia-se na área de distribuição de suas formas ancestrais, uma vez que há evidências de que muitas populações entram em cavernas para evitar condições inóspitas, como temperaturas extremas, dessecação do ambiente superficial, pressão de predação, competição, entre outros fatores ecológico/ambientais. (CULVER, 1982).

A colonização e especiação em ambientes subterrâneos podem ser divididas em quatro estágios (*sensu* CULVER & PIPAN, 2009). O primeiro passo é a colonização de ambientes subsuperficiais. Existe um fluxo constante de colonizadores na maioria dos ambientes subterrâneos, e mudanças nas condições ambientais e na colonização ativa por indivíduos procurando por novos recursos pode aumentar as taxas de colonização. O segundo passo é o sucesso ou fracasso dessas colonizações, sendo que o sucesso varia de grupo para grupo e depende das pré-adaptações às condições subterrâneas. O terceiro passo é a diferenciação. À medida que o processo de diferenciação acontece, genótipos epígeos são deslocados por competição, até que o isolamento genético finalmente ocorre. O quarto e último passo é uma possível diferenciação além da já estabelecida, como resultado de dispersão subsuperficial.

Como consequência deste isolamento, os troglóbios podem desenvolver uma série de autapomorfias, denominadas troglomorfismos, que estão direta ou indiretamente relacionados com a vida cavernícola (TRAJANO, 2003). A maioria das especializações dos troglóbios envolve regressão de caracteres, que tem sido freqüentemente atribuída à perda de função ou, em outras palavras, ao relaxamento de pressões seletivas (WILKENS, 1992). Além dos casos clássicos de redução de olhos e de pigmentação melânica, também há reduções de diferentes padrões comportamentais (LANGECKER, 1989). Entretanto, outras modificações também são observadas, como o desenvolvimento de órgãos não-visuais (antenas, apêndices etc.), história de vida precoce e redução de ritmos circadianos (HOLSINGER & CULVER, 1988). Assim, estes animais representam interessantes estudos de caso para estudos de cunho ecológico-evolutivo (TRAJANO & BOCKMANN, 1999).

2. DIVERSIDADE, DISTRIBUIÇÃO E COMPORTAMENTO DE PEIXES SUBTERRÂNEOS

Segundo Lomolino & Heaney (2004), houve, nas últimas décadas, um aumento de trabalhos sobre a distribuição geográfica de várias espécies troglóbias. As novas técnicas de sequenciamento de DNA mitocondrial, aliadas às novas descobertas sobre os eventos resultantes da deriva continental, têm fornecido hipóteses para explicar a distribuição geográfica de espécies subterrâneas e influenciado novas idéias para o entendimento da distribuição destas (CULVER & PIPAN, 2009).

Atualmente, existem cerca de 170 espécies de peixes troglóbios no mundo, que ocorrem em todos os continentes (PROUDLOVE, 2010; G. PROUDLOVE, com. pess.), com exceção da Europa e Antártica (TRAJANO, 2003). Estes estão distribuídos em 34 países, sendo que apenas três deles, China, Brasil e México, abrigam 50% desta fauna (PROUDLOVE, 2010).

Quanto ao comportamento, sabe-se que há muitos casos de perda ou redução de tratos comportamentais em peixes subterrâneos, similares à perda de olhos e pigmentação. Estas reduções representam exemplos de caracteres regressivos, ou seja, caracteres nos quais os estados derivados correspondem a um decréscimo no tamanho, intensidade e/ou complexidade de estruturas, comportamentos ou processos fisiológicos (TRAJANO, 2005).

Este processo de regressão, como citado anteriormente, é freqüentemente atribuído à perda de função ou, em outras palavras, ao relaxamento de pressões seletivas (WILKENS, 1992). A teoria do acúmulo de mutações neutras, ou neutralista, baseia-se no fato de que mutações neutras provocariam um efeito deletério em estruturas e funções, principalmente as complexas como os olhos (WILKENS, 2010). É uma teoria geral, que se aplica a qualquer caso de regressão de caracteres que perderam sua função devido à mudança de regime seletivo (TRAJANO & BICHUETTE, 2006). Contrariamente, ao estudar o desenvolvimento embriológico de *Astyanax fasciatus* Cuvier, 1819, Jeffery (2005) propôs que a evolução regressiva seria resultado de pleiotropia, por seleção de caracteres construtivos, associada à compensação sensorial (aumento dos botões gustativos, por exemplo, compensariam a redução de células oculares). Dentre os comportamentos que podem sofrer regressão em peixes troglóbios estão a fotofobia, ritmos circadianos, sobretudo os locomotores, comportamento agressivo acionado pela visão, o hábito de encardumar e criptobióticos e outros componentes comportamentais dependentes de contato visual (BICHUETTE, 2003).

No entanto, também há vários exemplos de caracteres construtivos, ou seja, caracteres cujo estado nos troglóbios representam um maior desenvolvimento ou aperfeiçoamento de

função quando comparados ao observado nos parentes epígeos (WILKENS, 1992). Entre eles podem ser citados os comportamentos que aumentam a eficiência alimentar, como a utilização espacial estendida (TRAJANO, 1989; TRAJANO & BOCKMANN, 1999) e a sofisticação da comunicação química em *P. Kronei*, que é provavelmente adaptativa (PARZEFALL & TRAJANO, 2010).

O Brasil abriga até o momento 25 espécies de peixes subterrâneos, em sua maioria bagres e cascudos da ordem Siluriformes (PROUDLOVE, 2010). Além destas, pelo menos 13 espécies troglomórficas ocorrendo principalmente em calhas de grandes rios (com redução de olhos e pigmentação melânica) são conhecidas para a Bacia Amazônica brasileira (TRAJANO, 1997). Ou seja, existe no Brasil um grande potencial para estudo de peixes subterrâneos e suas especializações a esse modo de vida (BICHUETTE, 2003).

Algumas espécies de peixes subterrâneos brasileiros foram ou têm sido intensivamente analisadas, em estudos de médio a longo prazo, focando principalmente ecologia de populações, biologia e comportamento, além de vários estudos moleculares (BICHUETTE, 2003). Os estudos comportamentais foram desenvolvidos, por exemplo, em bagres heptapterídeos - *Pimelodella kronei* Miranda Ribeiro, 1907 (e.g. TRAJANO, 1989; HOENEN, 1996), *Taunayia* sp. (= *Rhamdiopsis* sp. 2, *cic* TRAJANO & GERHARD, 1997, TRAJANO & BOCKMANN, 1999) e *Rhamdiopsis krugi* Bockmann e Castro, 2010 (MENDES, 1995); em bagres tricomicterídeos - *Trichomycterus itacarambiensis* Trajano e Pinna, 1996 (TRAJANO & GERHARD, 1997), *I. passensis*, Fernández e Bichuette, 2002, *Ituglanis bambui*, *I. epikarsticus* e *I. ramiroi* Bichuette e Trajano, 2004 (BICHUETTE, 2003) e para cascudos loricarióides - *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 e *A. formoso* Sabino e Trajano, 1997 (TRAJANO & SOUZA, 1994; BESSA & TRAJANO, 2001).

As especializações comportamentais comuns aos siluriformes troglóbios brasileiros estudados incluem a regressão total ou parcial dos hábitos criptobióticos, da fotofobia e dos ritmos locomotores circadianos, assim como a atividade freqüente na coluna d'água. No entanto, não há casos bem documentados de regressão de redução de comportamento agonístico (TRAJANO & BICHUETTE, 2006).

As espécies troglóbias brasileiras se concentram principalmente nas áreas cársticas dos estados São Paulo, Minas Gerais, Bahia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Goiás, onde está a maior riqueza do país. No entanto, ainda nota-se uma carência de estudos sobre a distribuição de peixes troglóbios. Segundo Bichuette (2003), devido à rica ictiofauna troglóbia brasileira e às

crescentes descobertas de novas espécies, é clara a necessidade de realização de estudos sobre a distribuição desta para melhor compreensão dos fenômenos e processos envolvidos na origem desta diversidade.

3. ESPÉCIES ESTUDADAS

Entre as 25 espécies de peixes troglóbios brasileiros, existem duas espécies pertencentes à subfamília Copionodontinae (Trichomycteridae) que coexistem em cavernas areníticas/quartzíticas da Chapada Diamantina, Bahia central: *Glaphyropoma spinosum* Bichuette, Pinna e Trajano 2008 e *Copionodon* sp. n. (M. E. Bichuette, com. pess.), objetos de estudo do presente trabalho.

Esta subfamília foi primeiramente descrita para incluir os gêneros *Copionodon* Pinna, 1992 com duas espécies (*Copionodon orthiocarinatus* Pinna, 1992 e *Copionodon pecten* Pinna, 1992), e *Glaphyropoma* Pinna, 1992 com duas (*Glaphyropoma rodriguesi* Pinna, 1992 e *Glaphyropoma spinosum*), sendo esta última o primeiro registro da subfamília para o ambiente subterrâneo (BICHUETTE et al., 2008). Em seguida, *Copionodon lianae* Campanário e Pinna, 2000 foi descrita e pelo menos outras duas espécies ainda aguardam descrição formal. Dentre estas, há uma espécie troglomórfica, pertencente ao gênero *Copionodon* (M. E. Bichuette, com. pess.), que é chamada no presente projeto de *Copionodon* sp. n.

Os copionodontíneos consistem um grupo monofilético, endêmico da região da Chapada Diamantina (Figura 1 D) e cujas espécies são simpátricas, ocorrendo na mesma microbacia. Os copionodontíneos formam ainda um grupo monofilético com a subfamília Trichogeninae, consistindo no grupo irmão de todos os demais tricomicterídeos (PINNA, 1998; DATOVO & BOCKMANN, 2010). Copionodontinae possui uma condição plesiomórfica de vários caracteres em relação aos demais membros da família, como por exemplo, a posição anterior da nadadeira dorsal (PINNA, 1992). Muitas destas condições apresentam implicações relevantes tanto para o entendimento das relações destes com as demais famílias de Siluriformes, assim como a evolução de estados de caráter dentro dos loricarióides (PINNA, 1992).

As espécies *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. apresentam modificações morfológicas relacionadas com o isolamento no ambiente subterrâneo, como regressões de olhos e de pigmentação melânica. Além disso, coexistem no mesmo sistema cavernícola (M. E. BICHUETTE, com. pess.), fato relativamente raro para espécies troglóbias de vertebrados em termos mundiais e é raramente registrada na literatura (BICHUETTE & TRAJANO, 2003).

Existem evidências de que os copionodontíneos da Chapada Diamantina ocupem o mesmo nicho (por exemplo, o fato de serem parentes, de maneira que possivelmente compartilham diversas características, como hábitos alimentares, comportamentos etc.), configurando um ótimo modelo para estudos ecológicos.

Assim, foram estudados no presente trabalho a distribuição geográfica destes copionodontíneos e seu comportamento em ambiente natural e laboratório, visando verificar se há diferenças relacionadas ao isolamento no meio subterrâneo. A comparação de aspectos comportamentais dos peixes troglóbios com seus parentes epígeos possibilita uma visão das modificações associadas ao isolamento e especiação no ambiente subterrâneo (BICHUETTE, 2003). Assim, os resultados apresentados pelas espécies troglóbias *Glaphyropoma spinosum* e *Copionodon* sp. n. foram comparados com seu parente epígeo, pertencente a mesma bacia hidrográfica, *Copionodon orthiocarinatus*.

Portanto, o presente trabalho pretende responder a várias questões que podem contribuir de forma significativa com o conhecimento científico. Trata-se do primeiro registro de bagres troglóbios em feições areníticas/quartzíticas, além de ser o segundo registro no Brasil de coexistência de peixes cavernícolas. Ainda, há a possibilidade destes bagres ocuparem o mesmo nicho, fato inédito na literatura, proporcionando um ótimo objeto de estudo para teste de modelos ecológicos. Por tratar-se de um grupo basal, os estudos comportamentais podem fornecer informações valiosas para uma melhor compreensão da história evolutiva da família Trichomycteridae, além de contribuir com dados para a descrição de *Copionodon* sp. n. Ainda, contribuir para o conhecimento da dinâmica da fauna subterrânea de cavernas areníticas/quartzíticas, da qual não se têm grande conhecimento. A seguir, é dada uma breve descrição morfológica das espécies aqui estudadas.

Glaphyropoma spinosum: pequena variação intrapopulacional morfológica. Aparentemente houve uma regressão da pigmentação melânica cutânea, que é geralmente homogênea, amarelo-claro. Os olhos também são regredidos (Figura 1 A). Os valores de comprimento-padrão dos menores indivíduos maduros coletados são: 29,9 mm para fêmeas e 39,4 mm para machos (M. E. BICHUETTE, com. pess.). Dessa forma, no presente trabalho são considerados adultos aqueles indivíduos que ultrapassam 29,9 mm de comprimento-padrão. Não há dimorfismo sexual aparente. A descrição detalhada da espécie encontra-se em Bichuette e colaboradores (2008).

Copionodon sp. n.: grande variação intrapopulacional morfológica. O grau de pigmentação melânica cutânea varia de acinzentado claro a acinzentado escuro, com listras conspícuas. Os olhos podem variar de reduzidos a desenvolvidos, mas também podem ocorrer casos de um olho ser mais desenvolvido que o outro (Figura 1 B). Os menores indivíduos maduros coletados possuem 30,7 mm para fêmeas e 35,9 mm para machos (M. E. BICHUETTE, com. pess.). Assim, são considerados adultos aqueles indivíduos que ultrapassam 30,7 mm de comprimento-padrão. Não há dimorfismo sexual aparente.

Copionodon orthiocarinatus: pequena variação intrapopulacional. Coloração acinzentada, com pontos iridescentes e listras conspícuas. Olhos bem desenvolvidos (Figura 1 C). As menores fêmeas maduras coletadas possuem 25,5 mm, já os menores machos, 32,5 mm (M. E. BICHUETTE, com. pess.). Foram considerados adultos aqueles indivíduos que ultrapassam 25,5 mm de comprimento-padrão. Não há dimorfismo sexual aparente. A descrição da espécie está em Pinna (1992).

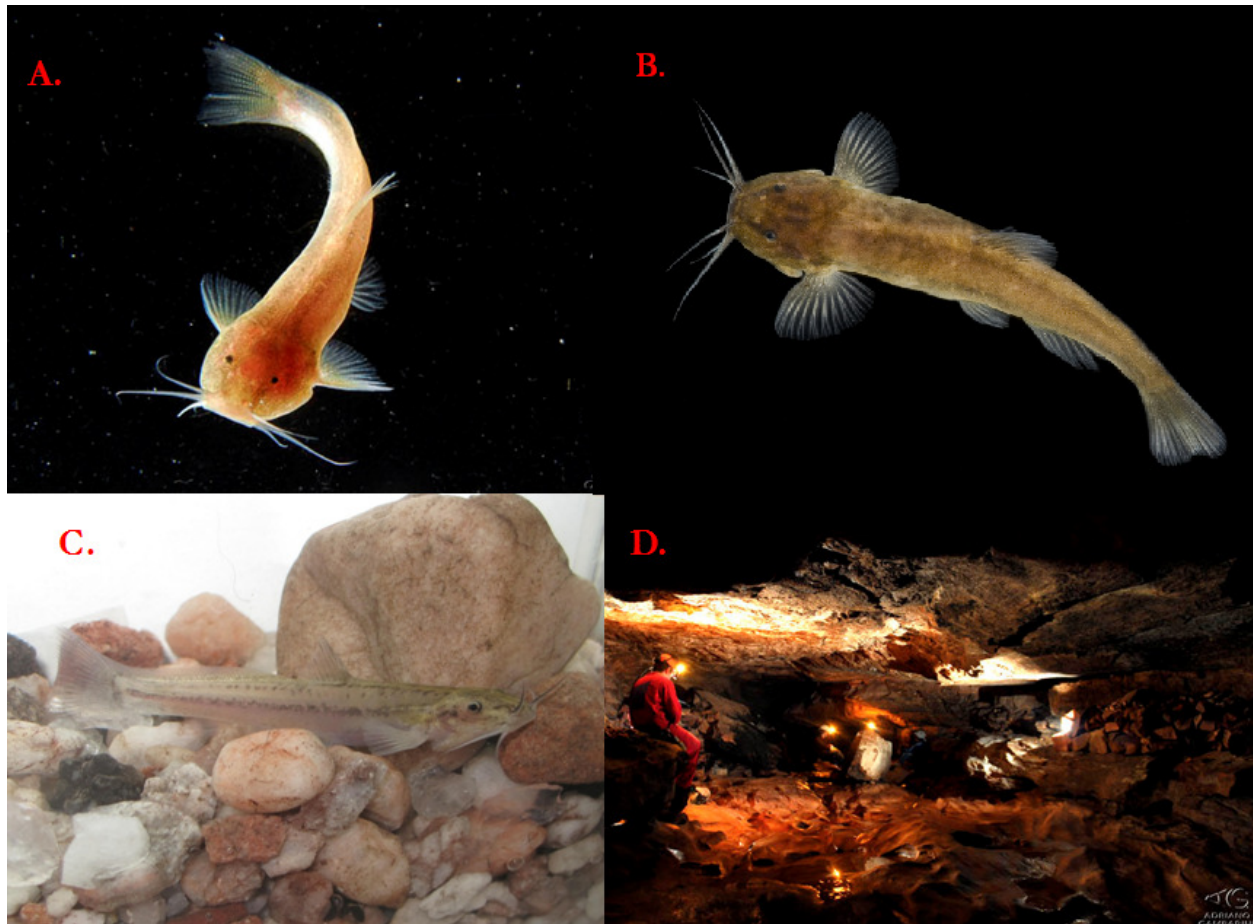


Figura 1. Copionodontíneos estudados no presente trabalho. A. *Glaphyropoma spinosum* (Foto: Adriano Gambarini); B. *Copionodon* sp. n.; C. *Copionodon orthiocarinatus* e D. Hábitat natural das espécies troglóbias, Gruna do Criminoso (Foto: Adriano Gambarini).

4. OBJETIVOS

Os objetivos gerais do presente trabalho são:

- estudar a distribuição geográfica dos copionodontíneos na região da Chapada Diamantina, Bahia central;

- estudar o comportamento em ambiente natural e em laboratório, visando verificar se há diferenças relacionadas ao isolamento no meio subterrâneo. Para isso, os resultados apresentados pelas espécies troglóbias *Glaphyropoma spinosum* e *Copionodon* sp. n. foram comparados com seu parente epígeo, *Copionodon orthiocarinatus*.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARNOLD, E. N. 1994. Investigating the origins of performance advantage: adaptation, exaptation and lineage effects. In EGGLETON, P.; VANE-WRIGHT, R. I. (Eds.). **Phylogenetics and Ecology**. Academic Press, London, 376 p.
- BESSA, E.; TRAJANO, E. 2001. Light reaction and cryptobiotic habits in armoured catfishes, genus *Ancistrus*, from caves in central and northwestern Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Mémoires de Biospéologie (International Journal of Subterranean Biology)**, v. 28, p. 29-37.
- BICHUETTE, M. E. 2003. **Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gêneros *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) da área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás**. 2003. 330 p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, 2003. E. Epigeal and subterranean ichthyofauna from the São Domingos karst area, Upper Tocantins River basin, Central Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 63, n. 4, p. 1100-1121.
- BICHUETTE, M. E.; PINNA, M. C. C.; TRAJANO, E. 2008. A new species of *Glaphyropoma*: the first subterranean copionodontine catfish and the first occurrence of opercular odontodes in the subfamily (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 3, p. 301-306.
- CHRISTIANSEN, K. A. 1965. Behaviour and form in the evolution of cave Collembola. **Evolution**, v. 19, p. 529-537.
- CULVER, D. C. 1982. **Cave Life**. Cambridge: Harvard University Press, 189 p.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. (Eds.) 2009. **Biology of Caves and Other Subterranean Habitats**. Oxford: Oxford University Press, 254 p.
- HOENEN, S. M. M. 1996. Behavioural studies on *Pimelodella kronei* from Bombas Ressurgence, Southeastern Brazil (Siluriformes: Pimelodidae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 23, p. 217-226.
- HOLSINGER J. R. & CULVER, D. C. 1988. The invertebrate cave fauna of Virginia and part of eastern Tennessee: Zoogeography and ecology. **Brimleyana**, v. 14, p. 1-1.
- HOWARTH, F. G. 1983. Ecology of cave arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 28, p. 365-389.

- HOWARTH, F. G.; HOCH, H. 2005. Adaptive shifts. In: CULVER, D. C.; WHITE, W. B. (Eds.). 2005. **Encyclopedia of Caves**. Amsterdam: Elsevier, Academic Press, 654 p.
- HÜPPOP, K. 1987. Food-finding ability in cave fish (*Astyanax fasciatus*). **International Journal of Speleology**, v. 16, p. 59-66.
- JEFFERY, W. R. 2005. Adaptive evolution of eye degeneration in the blind Mexican cave fish. **Journal of Heredity**, v. 96, p. 185–196.
- JUBERTHIE, C. 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). 2000. **Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier, 745 p.
- LANGHECKER, T. G. 1989. Studies on the light reaction of epigeal and cave populations of *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces). **Mémoires de Biospéologie**, v. 16, p. 169-176.
- LOMOLINO, M. V.; HEANEY, L. R. 2004 (Eds.). **Frontiers of biogeography. New directions in the geography of nature**. Sunderland: Sinauer Associates, 296 p.
- MENDES, L. F. 1995. Observations on the ecology and behavior of a new species of troglitic catfish from Northeastern Brazil (Siluriformes: Pimelodidae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 22, p. 99-101.
- MOORE, G. W.; SULLIVAN, N. 1997. **Speleology. Caves and the cave environment**. St. Louis: Cave Books, 176 p.
- PINNA, M. C. C. 1992. 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.
- POULSON, T. L.; LAVOIE, K. H. 2000. The trophic basis of subsurface ecosystems. In: WILKENS, H.; CULVER, D. C.; HUMPHREYS, W. F. (Eds.). 2000. **Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems**. Amsterdam: Elsevier, 745 p.
- PROUDLOVE, G. S. 2010. Biodiversity and Distribution of the Subterranean Fishes of the World. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- TRAJANO, E. 1997. Population ecology of *Trichomycterus itacarambiensis*, a cave catfish from eastern Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 357-369.
- TRAJANO, E. 1989. Estudo do comportamento espontâneo e alimentar e da dieta do bagre cavernícola, *Pimelodella kronei*, e seu provável ancestral epígeo, *Pimelodella transitoria*

- (Siluriformes, Pimelodidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 49, n. 3, p. 757-769.
- TRAJANO, E. 2003. Ecology and Ethology of Subterranean Catfishes. In: ARRATIA, G.; KAPOOR, B. G.; CHARDON, M.; DIOGO, R. (Eds.). 2003. **Catfishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., v. 2, p. 601-635.
- TRAJANO, E. 2005. Evolution of lineages. In: CULVER, D. C.; WHITE, W. (Org.). 2005. **Encyclopedia of Caves**. San Diego: Academic Press, v. 1, p. 230-234.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. 2006. **Biologia Subterrânea: Introdução**. São Paulo: Redespeleo, 92 p.
- TRAJANO, E.; BOCKMANN, F. A. 1999. Evolution of ecology and behavior in Brazilian Heptapterine cave catfishes, based on cladistic analysis (Teleostei: Siluriformes). **Mémoires de Biospéologie**, v. 26, p. 123-129.
- TRAJANO, E.; GERHARD, P. 1997. Light reaction in Brazilian cave fishes (Siluriformes: Pimelodidae, Trichomycteridae, Loricariidae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 24, p. 127-138.
- TRAJANO, E.; SOUZA, A. M. 1994. Behaviour of *Ancistrus cryptophthalmus*, an armoured blind catfish from caves of central Brazil, with notes on syntopic *Trichomycterus* sp. (Siluriformes, Loricariidae, Trichomycteridae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 21, p. 151-159.
- WILKENS, H. 1992. Neutral mutations and evolutionary progress. In TRAJANO, E.; BOCKMAN, F. A. Evolution of ecology and behavior in Brazilian Heptapterine cave catfishes, based on cladistic analysis (Teleostei: Siluriformes). **Mémoires de Biospéologie**, 1999, v. 26, p. 123-129.
- WILKENS, H. Genes, modules and the evolution of cave fish. **Heredity**, v.105, p. 413-422.
- WILKENS, H; HÜPPOP, K. 1986. Sympatric speciation in cave fishes? Studies on a mixed population of epi- and hypogean *Astyanax* (Characidae, Pisces). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 24, p. 223-230.

ÁREA DE ESTUDO E METODOLOGIA DE COLETA E MANUTENÇÃO

1. CHAPADA DIAMANTINA: GEOMORFOLOGIA E CLIMA

Os copionodontíneos são endêmicos da porção central da Bahia, denominada Chapada Diamantina (Figura 1), em rios pertencentes à Bacia do Paraguaçu. Esta região faz parte da Serra do Espinhaço. Seu relevo é composto por morros e montanhas esculpidos em rochas metassedimentares dos grupos Paraguaçu e Chapada Diamantina, depositados há mais de um bilhão de anos (SCHOBENHAUS et al., 1999). As litologias predominantes são arenitos finos, siltitos e argilitos do grupo Paraguaçu, encimados por conglomerados, arenitos e pelitos do grupo Chapada Diamantina, que datam do Proterozóico (SCHOBENHAUS et al., op. cit.). Ainda há dúvidas sobre a composição da rocha que forma as cavidades subterrâneas nas quais os copionodontíneos habitam, uma vez que o arenito encontra-se misturado com o quartzito, não sendo possível descobrir qual a litologia dominante (R. G. F. A. PEREIRA, com. pess.).

As altitudes variam entre 1.000 e 1.700 m, representando um divisor de águas entre as bacias do Rio São Francisco e Leste Baiano. O clima é tropical subquente semi-árido, Aw segundo a classificação de Köppen (1948). A média anual de precipitação é 640 mm, sendo que a estação chuvosa se dá entre Novembro e Fevereiro, e a estação seca entre Maio e Setembro (BRASIL, 1981). A média anual de temperatura fica em torno de 20° C (NIMER, 1979).

As cavernas areníticas/quartzíticas, onde os Copionodontinae troglóbios ocorrem estão situadas dentro dos limites do Parque Nacional da Chapada Diamantina, criado em 1985 e, portanto, estão protegidas por lei. Todas estas cavernas representam novos registros e estão sendo estudadas e mapeadas recentemente (M. E. BICHUETTE, com. pess.). Os indivíduos ocupam trechos de remansos dos riachos subterrâneos, os quais aparentemente não têm conexão com rios epígeos.

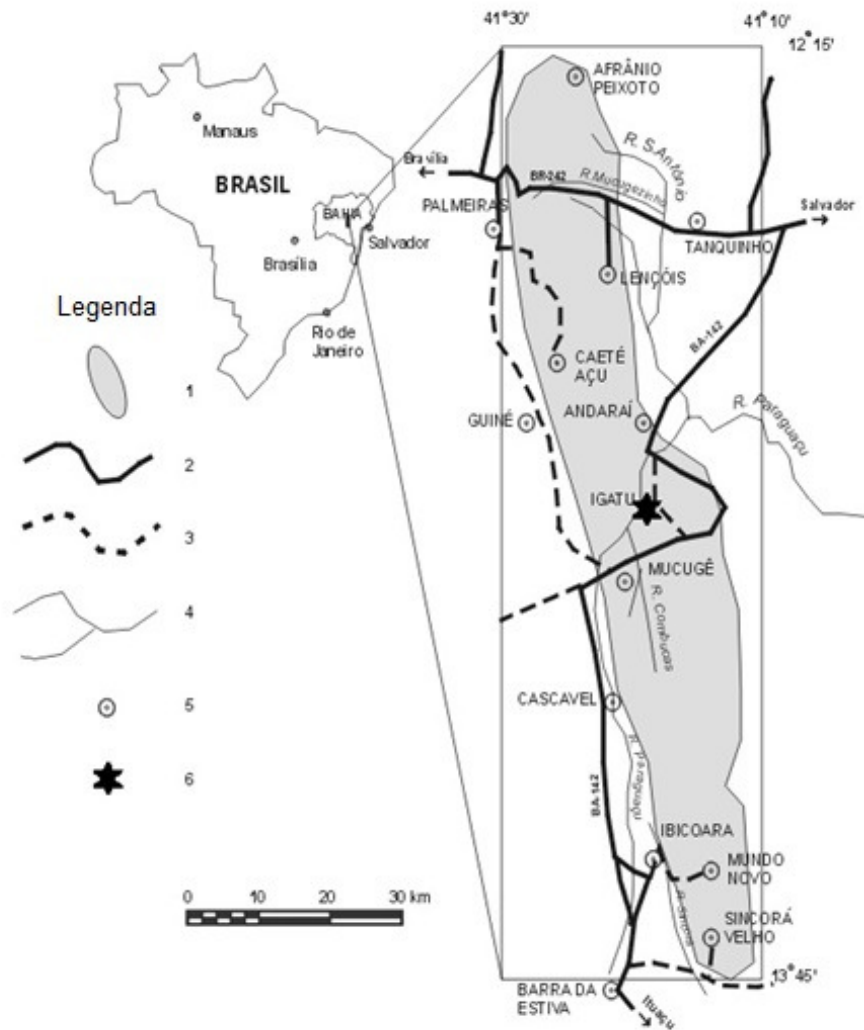


Figura 1. Mapa do Brasil mostrando a região da Chapada Diamantina. Em detalhe, o Parque Nacional da Chapada Diamantina: 1. Limites do parque; 2. Estradas pavimentadas; 3. Estradas de terra; 4. Drenagens; 5. Cidades; 6. Distribuição de Copionodontinae na região de Igatu.

2. COLETA DE ESPÉCIMES E MANUTENÇÃO EM LABORATÓRIO

Os exemplares de Copionodontinae foram coletados com redes de mão em seu hábitat natural (Figuras 2, 3). Dez a 15 espécimes de cada espécie foram transportados em galões de dois litros acondicionados em caixas térmicas, com aeração constante e temperatura mantida baixa com adição de hipergel recicláveis.



Figura 2. Coleta de exemplares de *Glaphyropoma spinosum* e *Copionodon* sp. n. na Gruna dos Torras, Igatu, município de Andaraí, Bahia (Foto: Adriano Gambarini).



Figura 3. Coleta de exemplares de *Copionodon orthiocarinatus* no rio Coisa Boa, Igatu, município de Andaraí, Bahia (Foto: Adriano Gambarini).

Grupos intraespecíficos de 10 a 15 indivíduos foram mantidos em aquários de 50 l com filtragem e aeração contínuas, além de tocas disponíveis. Os aquários estão instalados em laboratório localizado no Laboratório de Estudos Subterrâneos do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva da UFSCar (Figura 4), que mantém condições próximas à do hábitat cavernícola: ausência de luz (exceto durante atividades de manutenção), variações de temperatura minimizadas com o uso de um ventilador de piso marca Arno e pH mantido próximo ao medido em hábitat natural com o uso de pedregulhos trazidos do local de coleta.

Os peixes epígeos encontram-se em um compartimento separado, com uma lâmpada acoplada a um *timer* que simula a duração do dia, de modo que seus fotoperíodos não sofram alterações. Os animais são alimentados uma vez por semana em dias e horários não fixos com alimentos comerciais para peixe (grânulos secos de *Artemia salina* ou congelada).



Figura 4. Aquários do Laboratório de Estudos Subterrâneos, situado no Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva da UFSCar, campus São Carlos.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

KÖPPEN, W. P. 1948. **Climatologia, com um estúdio de los climas de la tierra**. México: Fundo de Cultura Econômica, 478p.

NIMER, E. 1979. **Climatologia do Brasil**. Rio de Janeiro: SUPREN, 421 p.

SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. (Eds.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. 1999. Disponível em <<http://www.unb.br/ig/sigep/sitio072/sitio072.htm>>. Acesso em: 23 ago. 2010.

BRASIL. 1981. Ministério das Minas e energia, Secretaria Geral – Rio de Janeiro. **Projeto Radambrasil**. Folha SD 24 (Salvador).

CAPÍTULO I

DISTRIBUIÇÃO E CONSERVAÇÃO DE BAGRES SUBTERRÂNEOS E EPÍGEO, SUBFAMÍLIA COPIONODONTINAE PINNA, 1992 (SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE), DA CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL

1. RESUMO

Apesar da rica ictiofauna subterrânea brasileira e das crescentes descobertas de novas espécies, não há para o país estudos sobre a distribuição nem biogeografia destas espécies. É clara a necessidade de realização deste tipo de estudos para melhor compreensão dos fenômenos e processos envolvidos na origem desta diversidade. Neste trabalho são apresentados os resultados parciais da distribuição geográfica de duas espécies de bagres troglóbios brasileiros: *Glaphyropoma spinosum* e *Copionodon* sp. n., da Chapada Diamantina, Bahia central. Esta subfamília é monofilética e endêmica desta região, proporcionando uma ótima oportunidade para o estudo da distribuição geográfica destas espécies, e fornecendo subsídios para um posterior estudo do modo de especiação que ocorreu. Até o momento, sabe-se que as espécies troglóbias *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. estão distribuídas em sete localidades, sendo que destas, seis encontram-se dentro dos limites do Parque Nacional da Chapada Diamantina, totalizando 24,75 km². No entanto, tais localidades não estão efetivamente protegidas de impactos ambientais, devido à falta de fiscalização e planejamento das atividades desenvolvidas no parque. *G. spinosum* é possivelmente uma espécie troglóbia antiga, devido a sua baixa variabilidade intrapopulacional morfológica, com pigmentação e olhos reduzidos. *Copionodon* sp. n. apresenta grande variabilidade morfológica, com variações individuais de pigmentação e tamanho de olhos. Duas hipóteses podem explicar tal variabilidade: 1. Trata-se de uma população troglóbia recente, ou 2. Ainda há fluxo gênico (hibridização) entre a população que vive na caverna com a epígea, de modo que ainda não há isolamento genético entre as populações. Estes resultados parciais sugerem a necessidade de estudos adicionais para o estabelecimento da área total de distribuição de *Glaphyropoma spinosum* e *Copionodon* sp. n.

Palavras-chave: Copionodontinae, distribuição, cavernas, Bahia central.

2. ABSTRACT

Despite the rich Brazilian subterranean ichthiofauna and the increasing discoveries of new species, there are no studies about the distribution nor biogeography of these species in Brazil. The need of studies for a better comprehension of the phenomena and processes involved in the origin of this diversity is clear. In this study we present the partial results of the geographical distribution of two species of subterranean Brazilian catfishes: *Glaphyropoma spinosum* e *Copionodon* sp. n., from Chapada Diamantina, central Bahia. This subfamily is monophyletic and endemic of this region, offering a great opportunity for the geographical distribution study of these species, and providing subsidies for further studies about the way speciation happened. So far, the troglobitic species *G. spinosum* and *Copionodon* sp. n. are distributed in seven localities, of which six are inside Parque Nacional da Chapada Diamantina limits, totalizing 24,75 km². However, these localities are not effectively protected against environmental impacts, due to the lack of planning and control of the activities developed in the park. *G. spinosum* is possibly an ancient troglobitic species, due to its low intrapopulacional variability, with reduced pigmentation and eyes. *Copionodon* sp. n. presents greater morphological variability, with individual variations of pigmentation and eye size. Two hypotheses may explain this variability: 1. It is a recent troglobitic population, or 2. There is still genic flux (hybridization) between the cave and the epigeal populations, so there has been no genetic isolation between them yet. These partial results suggest the need of further studies for the establishment of the total distribution area of *Glaphyropoma spinosum* and *Copionodon* sp. n.

Key-words: Copionodontinae, distribution, caves, Bahia central.

3. INTRODUÇÃO

Geralmente, a área de distribuição de uma espécie é circundada por áreas denominadas barreiras, onde a espécie não pode manter populações devido às diferenças nas condições físicas ou escassez de alimentos do local (COX & MOORE, 1993). Nas últimas décadas, houve uma explosão de dados sobre a distribuição geográfica de várias espécies troglóbias (LOMOLINO & HEANEY, 2004): novas técnicas de seqüenciamento de DNA mitocondrial, aliadas a novas descobertas sobre os eventos resultantes da deriva continental, têm fornecido hipóteses para explicar a distribuição geográfica de espécies cavernícolas e influenciado novas idéias para a biogeografia subterrânea (CULVER & PIPAN, 2009).

Atualmente, existem cerca de 170 espécies de peixes troglóbios no mundo, que ocorrem em todos os continentes (G. PROUDLOVE, com. pess.), com exceção da Europa e Antártica (TRAJANO, 2003). Estes estão distribuídos em 34 países, sendo que apenas três deles, China, Brasil e México, abrigam 50% desta fauna (PROUDLOVE, 2010). O Brasil abriga até o momento 25 espécies de peixes subterrâneos em sua maioria bagres e cascudos da ordem Siluriformes (PROUDLOVE, op. cit.). Além destas, pelo menos 13 espécies troglomórficas (com redução de olhos e pigmentação melânica) são conhecidas para a Bacia Amazônica brasileira (TRAJANO, 1997). Portanto, existe no Brasil um grande potencial para estudo de peixes subterrâneos e suas especializações a esse modo de vida (BICHUETTE, 2003).

As espécies subterrâneas brasileiras se concentram principalmente nas áreas cársticas dos estados de São Paulo, Minas Gerais, Bahia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Goiás, onde está a maior riqueza do país. Devido à rica ictiofauna troglóbia brasileira e às crescentes descobertas de novas espécies, é clara a necessidade de realização de estudos sobre a distribuição desta para melhor compreensão dos fenômenos e processos envolvidos na origem desta diversidade (BICHUETTE, 2003).

Duas destas espécies, pertencentes à subfamília Copionodontinae Pinna 1992 (Trichomycteridae) coexistem em cavernas areníticas/quartzíticas da Chapada Diamantina, Bahia central: *Glaphyropoma spinosum* Bichuette, Pinna e Trajano, 2008 (BICHUETTE et al., 2008) e *Copionodon* sp. n. (M. E. BICHUETTE, com. pess.) e são objetos de estudo do presente trabalho. Estes casos de sintopia são raros em termos mundiais: até o momento, há 15 duplas e dois trios de peixes subterrâneos habitando o mesmo ambiente hipógeo (PROUDLOVE, 2006). Para o Brasil, o único caso relatado até então era o do tricomictério *Ituglanis passensis*

Fernández e Bichuette, 2002 e o loricariídeo *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987, da Caverna Passa Três, de São Domingos, Goiás (TRAJANO & SOUZA, 1994).

Os copionodontíneos constituem uma subfamília monofilética e endêmica desta região, proporcionando uma ótima oportunidade para estudos visando a compreensão dos processos de isolamento e dispersão destes bagres nos rios subterrâneos da porção central da Chapada Diamantina, Bahia central. Assim, os objetivos deste capítulo são apresentar dados sobre a distribuição geográfica das espécies troglóbias *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n., comparando-se com a epígea *C. orthiocarinatus* Pinna, 1992, sintópica a estas.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

Os levantamentos da ictiofauna epígea e subterrânea foram realizados em rios e cavernas localizados no setor mais elevado da Chapada Diamantina, Bahia central (povoado de Igatu, município de Andaraí), durante seis viagens a campo (Maio de 2009, Agosto de 2009, Fevereiro de 2010, Maio/Junho de 2010 e Agosto de 2010 e Outubro de 2010). Para o levantamento nos rios epígeos foram utilizados os aparelhos usuais para coleta de peixes, incluindo redes de mão (inspeção visual do hábitat) e armadilhas do tipo covó, em diferentes fases do período diário. Para coletas no ambiente subterrâneo foram utilizadas principalmente redes de mão.

As coordenadas geográficas das entradas das cavernas que abrigam os bagres copionodontíneos foram tomadas com o aparelho de georreferenciamento, marca Garmin, modelo Map 60CSx, adquirido em Projeto Fapesp (2008/05678-7). Estas coordenadas foram transferidas para mapas usando o programa do próprio aparelho MapSource, versão 6.13.7, 2008. A área de distribuição dos bagres foi calculada no programa Google Earth versão 6.0, 2010.

5. RESULTADOS

Até o momento, os copionodontíneos subterrâneos da Chapada Diamantina, *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n., foram registrados nas seguintes cavernas: Gruna das Cobras, Gruna da Parede Vermelha, Sistema Morro de Alvo, Gruna Rio dos Pombos, Gruna do Criminoso, Gruna do Lobo e Sistema Torras (Torras I e II). Já a espécie *Copionodon orthiocarinatus*, epígea, foi registrada nos rios Coisa Boa, Xavier, Tamboril e Rio Mucugê, Localidade-tipo da espécie (PINNA, 1992). As localidades de ocorrência estão descritas na Tabela 1. Ainda, alguns exemplares da espécie epígea *C. orthiocarinatus* foram registrados em trechos subterrâneos de rios da Chapada Diamantina, no Sistema Morro de Alvo e Gruna da Parede Vermelha.

Tabela 1. Localidades onde foram registradas as três espécies de copionodontíneos estudadas e suas respectivas coordenadas geográficas e altitudes. As localidades estão descritas em ordem crescente de altitude.

| Localidade | Referência geográfica | Altitude (m) |
|----------------------------------|----------------------------------|--------------|
| Gruna das Cobras | 12°52'2.82" S 41°18'11.94" O | 466 |
| Gruna da Parede Vermelha | 12°52'42.78" S 41°18'59.46" O | 576 |
| Sistema Morro de Alvo | 12°54'19.86" S 41°19'14.94" O | 662 |
| Rio Coisa Boa (Poço Madalena) | 12°53'33.78" S 41°18'59.64" O | 676 |
| Gruna Rio dos Pombos | 12°54'10.86" S 41°19'12.66" O | 732 |
| Rio Tamboril | 12°54'51.72" S 41°19'25.86" O | 796 |
| Gruna do Criminoso | 12°52'5.82" S 41°19'17.04" O | 826 |
| Gruna do Lobo | 12°52'59.58" S 41°20'43.44" O | 827 |
| Sistema Torras | 12°52'42.00" S 41°18'44.52" O | 827 |
| Rio Xavier | 12°54'55.98" S 41°19'41.28" O | 870 |
| Rio Mucugê | 13°00' S 41°23' O | 1200 |

Um mapa de distribuição foi gerado utilizando-se o programa Google Earth, versão 6.0, 2010 (Figura 1). A partir da Figura 1 foi confeccionado um mapa mais detalhado da ocorrência dos copionodontíneos (Figura 2). Utilizando os dados no programa MapSource foi possível estabelecer a amplitude da área de distribuição dos bagres troglóbios: 5,5 km sentido Norte-Sul e 4,5 km sentido Oeste-Leste, totalizando 24,75 km². Ainda, nota-se que a altitude das localidades decresce sentido norte, onde o rio Coisa Boa desemboca no rio Paraguaçu, mostrando uma amplitude elevada na distribuição dos bagres copionodontíneos (734 m).



Figura 1. Mapa indicando os locais de ocorrência dos copionodontíneos troglóbios *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. - Gruna das Cobras, Gruna da Parede Vermelha, Sistema Morro de Alvo, Gruna Rio dos Pombos, Gruna do Criminoso, Gruna do Lobo e Sistema Torras - e epígeo, *C. orthiocarinatus* - rios Coisa Boa, Xavier e Tamboril - na região de Igatu, Chapada Diamantina, Bahia. Modificado do programa Google Earth, versão 6.0, 2010.

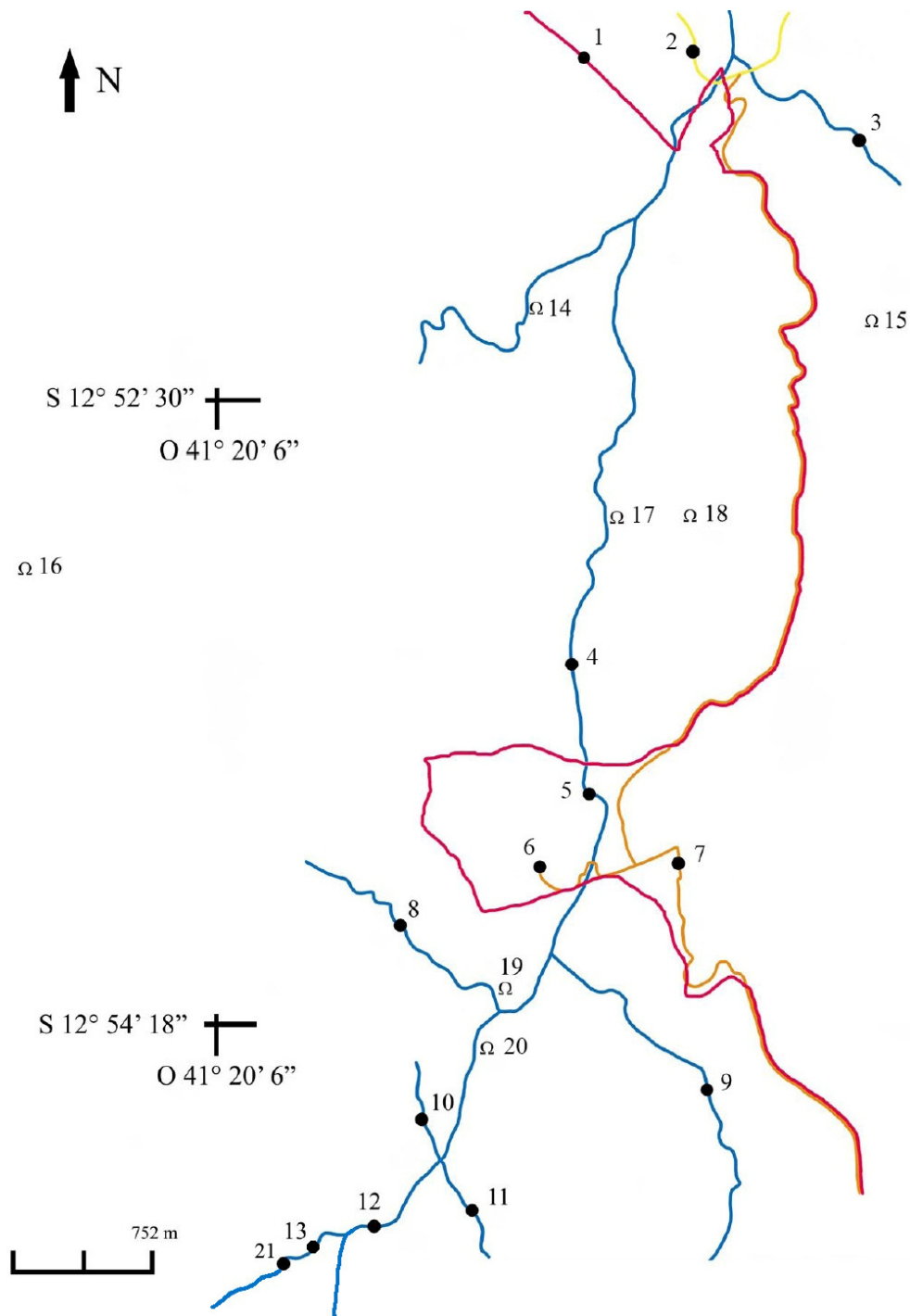


Figura 2. Mapa detalhado da área de distribuição dos copionodontíneos na Chapada Diamantina. 1. Limites do Parque Nacional da Chapada Diamantina, 2. Rodovia estadual BA-245, 3. Rio Piabas, 4. Rio Coisa Boa (Fundo das Ruínas), 5. Rio Coisa Boa (Poço da Madalena), 6. Povoado de Igatu, município de Andaraí, 7. Estrada de terra (Estrada Real de Igatu), 8. Rio dos Pombos, 9. Córrego das Laranjeiras, 10. Córrego do Vitorino, 11. Córrego do Trianglinho, 12. Rio Tamboril, 13. Rio Xavier, 14. Gruna do Criminoso, 15. Gruna das Cobras, 16. Gruna do Lobo, 17. Gruna da Parede Vermelha, 18. Sistema Torras, 19. Gruna Rio dos Pombos, 20. Sistema Morro de Alvo, 21. Bacia do Xavier.

Das sete cavernas onde as espécies troglóbias de Copionodontinae ocorrem, somente uma, Gruna das Cobras, encontra-se fora dos limites do Parque Nacional da Chapada Diamantina (Figura 2). Assim, os demais locais de ocorrência encontram-se legalmente protegidos. No entanto, somente a Gruna do Criminoso, inserida nos limites do parque, e o Sistema Torras, inserido na área de amortecimento deste mesmo (área de 10 km ao redor do parque) encontram-se descritos na base de dados do Cecav - Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas (BRASIL, 2010). É interessante ressaltar que o Sistema Torras é a Localidade-tipo da espécie *G. spinosum*.

Cinco das sete cavernas citadas já tiveram seus mapas iniciados por grupos espeleológicos (Figuras 3-7).

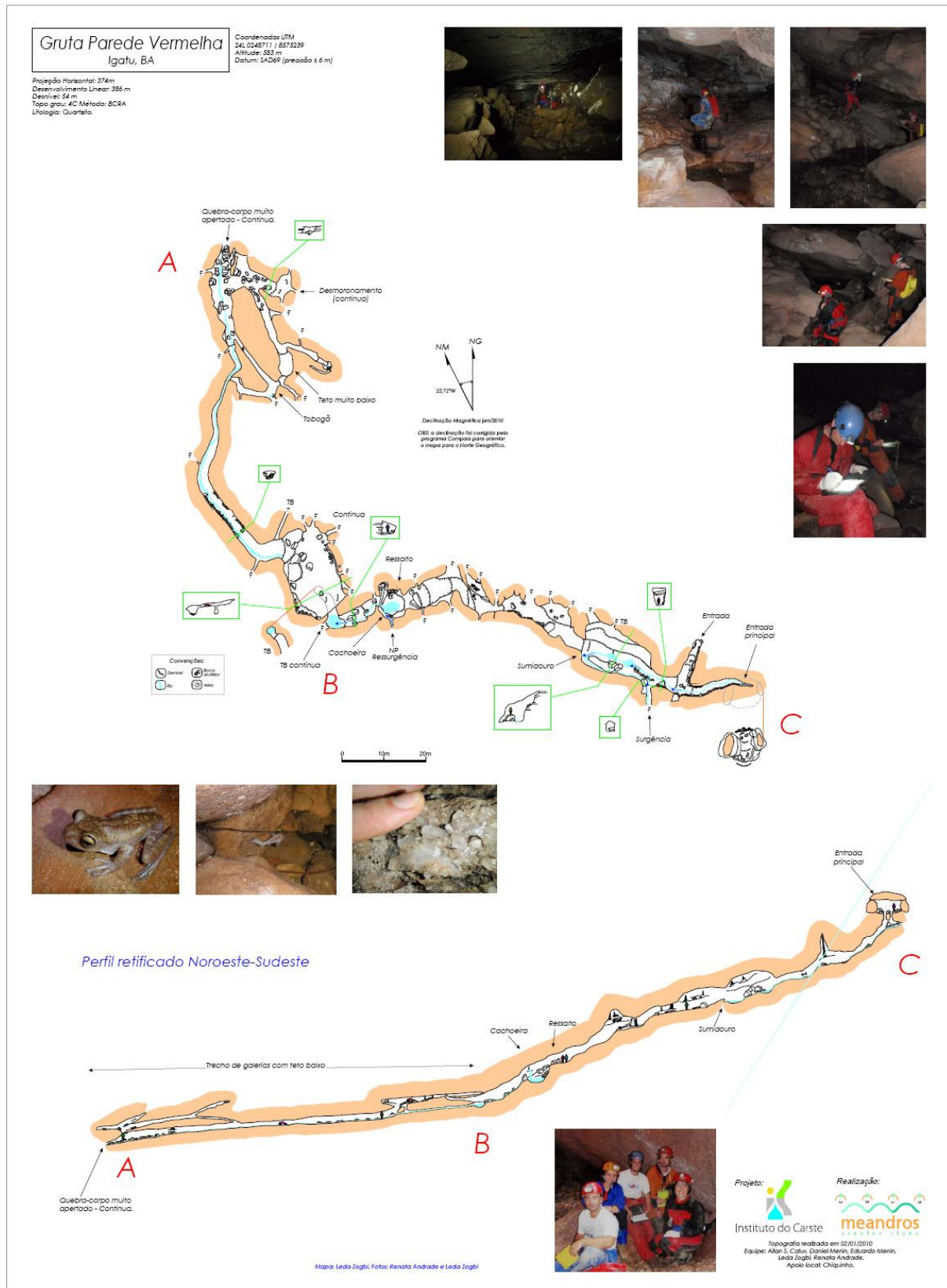


Figura 3. Mapa da Gruta da Parede Vermelha. Autoria: Allan S. Calux, Daniel Menin, Eduardo Menin, Leda Zogbi e Renata Andrade.

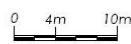
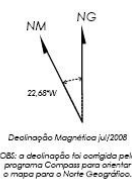
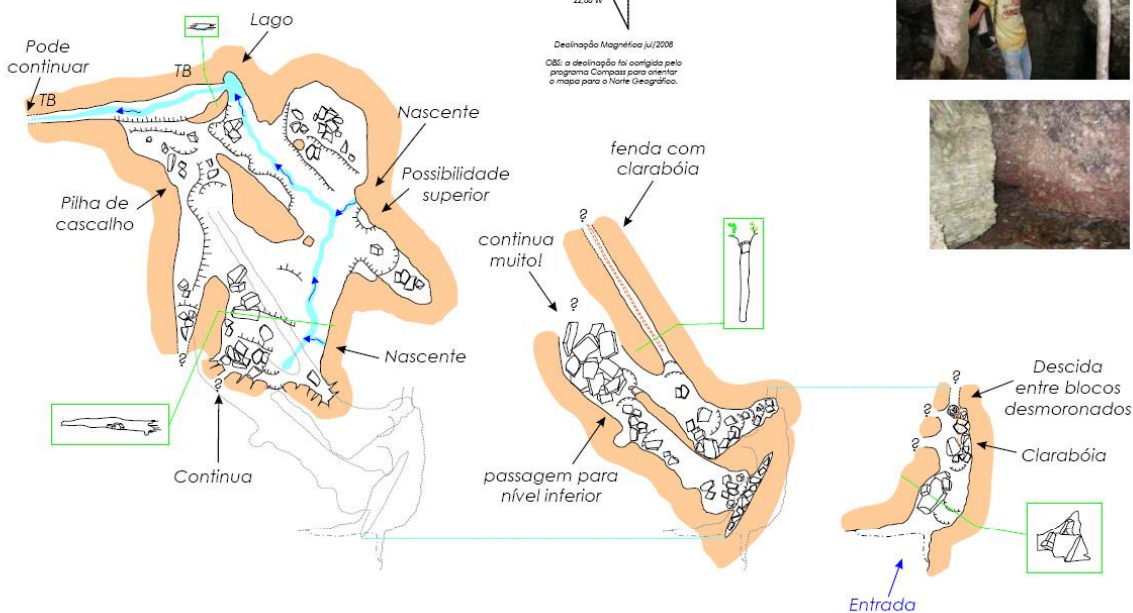
Caverna Morro do Alvo

R*BA-551

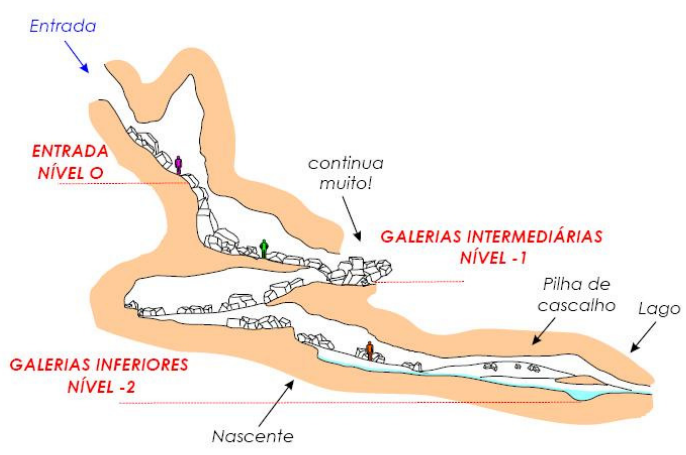
Igatu, BA

Coordenadas
 Latitude: S 12°54'49,9"
 Longitude: W 41°19'01"
 Altitude: 897 m
 Datum: WGS84 (precisão ± 13 m)

Projeção Horizontal: 150 m
 Desenvolvimento Linear: 160 m
 Desnível: 29 m
 Topo grau: 4C Método: BCRA
 Litologia: Quartzito.



GALERIAS INFERIORES NÍVEL -2 **GALERIAS INTERMEDIÁRIAS NÍVEL -1** **ENTRADA NÍVEL 0**



Topografia realizada em 15/07/2008
 Augusto Auler, Leda Zogbi,
 Apoio local: Chiquinho

Figura 4. Mapa do Sistema Morro de Alvo. Autoria: Augusto Auler e Leda Zogbi.

Gruna do Criminoso

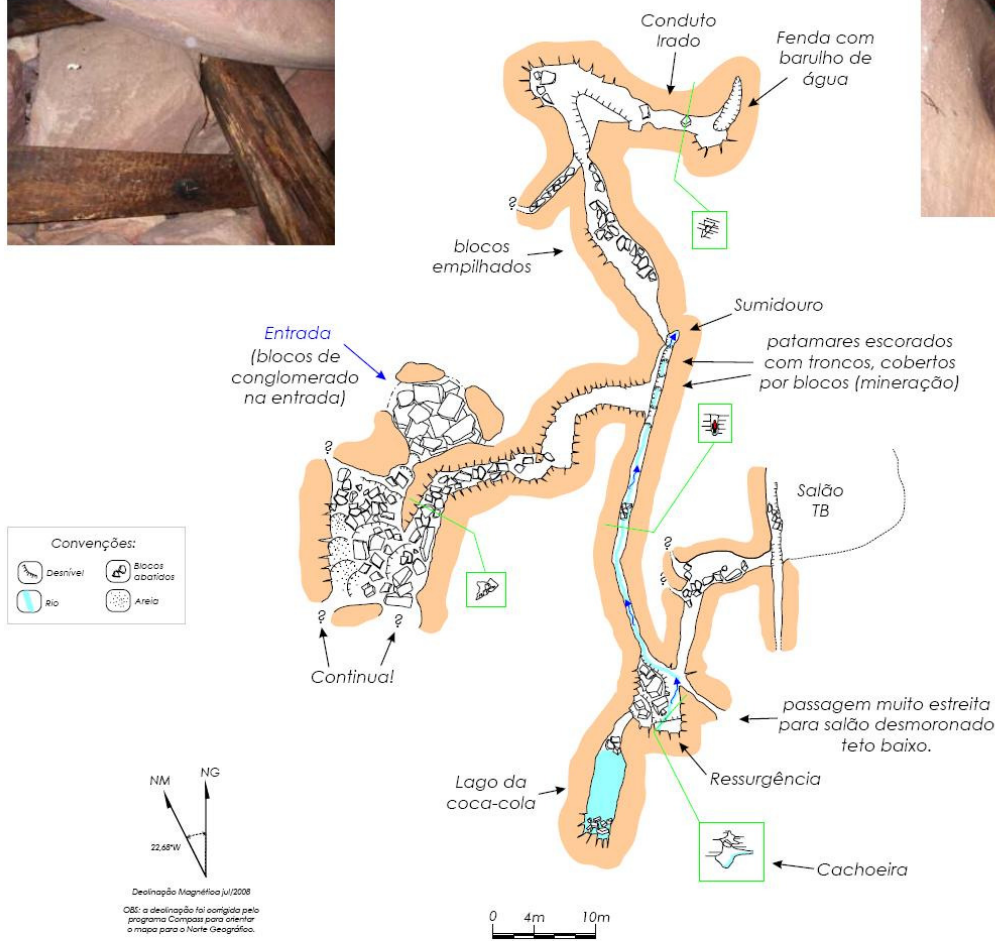
R*BA-550

Igatu, BA

Coordenadas
 Latitude: S 12°52'04,2"
 Longitude: W 41°19'15,8"
 Altitude: 527 m
 Datum: WGS84 (precisão ± 10 m)



Projeção Horizontal: 196 m
 Desenvolvimento Linear: 202 m
 Desnível: 17 m
 Topo grau: 4C Método: BCRA
 Litologia: Quartzito.



Topografia realizada em 15/07/2008
 Augusto Auler, Leda Zogbi,
 Marcelo Kramer.
 Apoio local: Chiquinho

Figura 5. Mapa da Gruna do Criminoso. Autoria: Augusto Auler, Leda Zogbi e Marcelo Kramer.

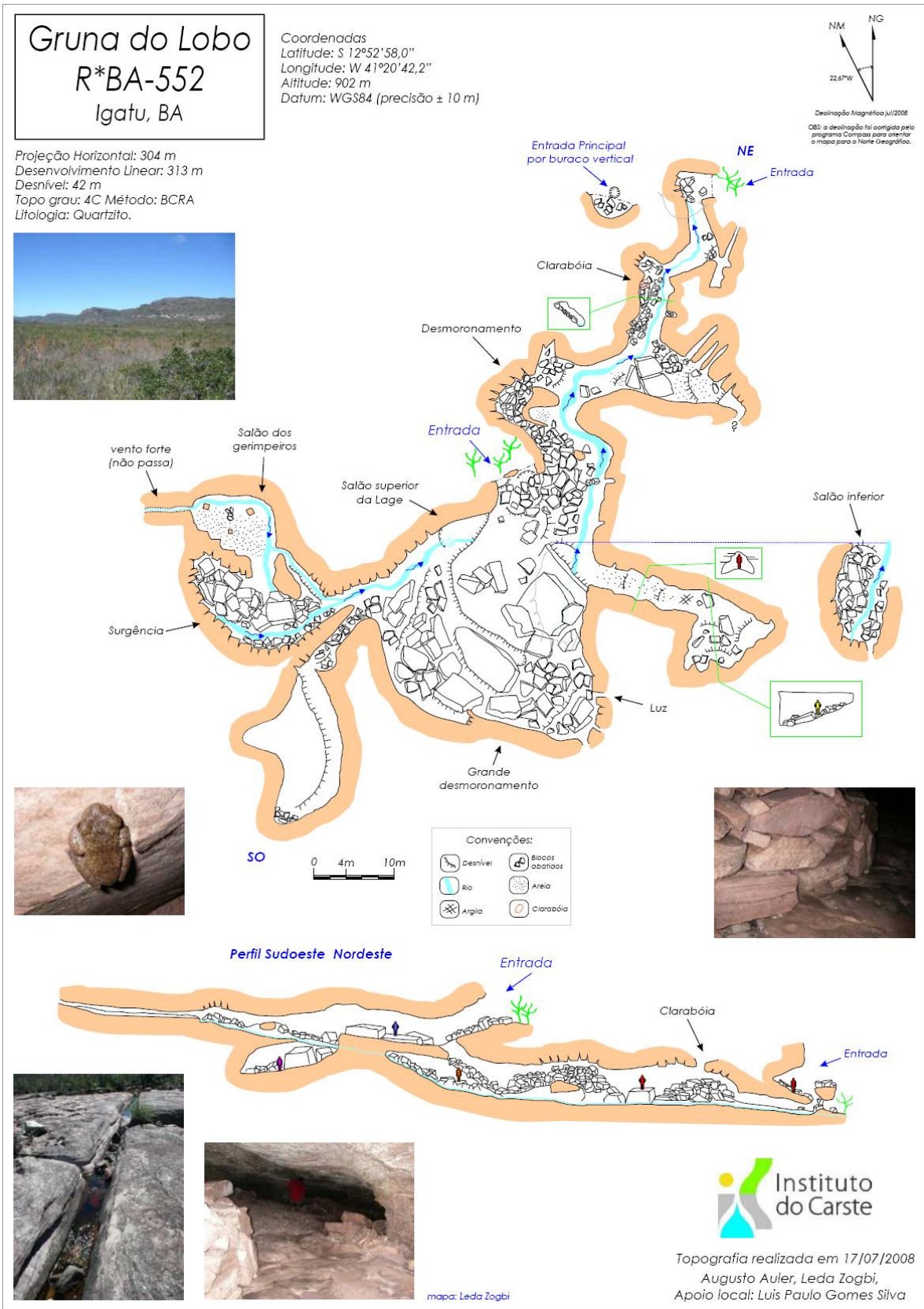


Figura 6. Mapa da Gruna do Lobo. Autoria: Augusto Auler e Leda Zogbi.

Gruta de Torras

R*BA-545

Igatu

Andaraí - BA

Coordenadas:
Latitude: S12°52'40,4"
Longitude: W 41°18'43,3"
Datum: WGS84 (erro 4 m)
Altitude: 609 m

Projeção Horizontal: 2.966 m
Desenvolvimento: 3.010 m
Desnível: 190 m
Topografia grau: 4C BCRA

Projeto:

Instituto do Carste

Realização:

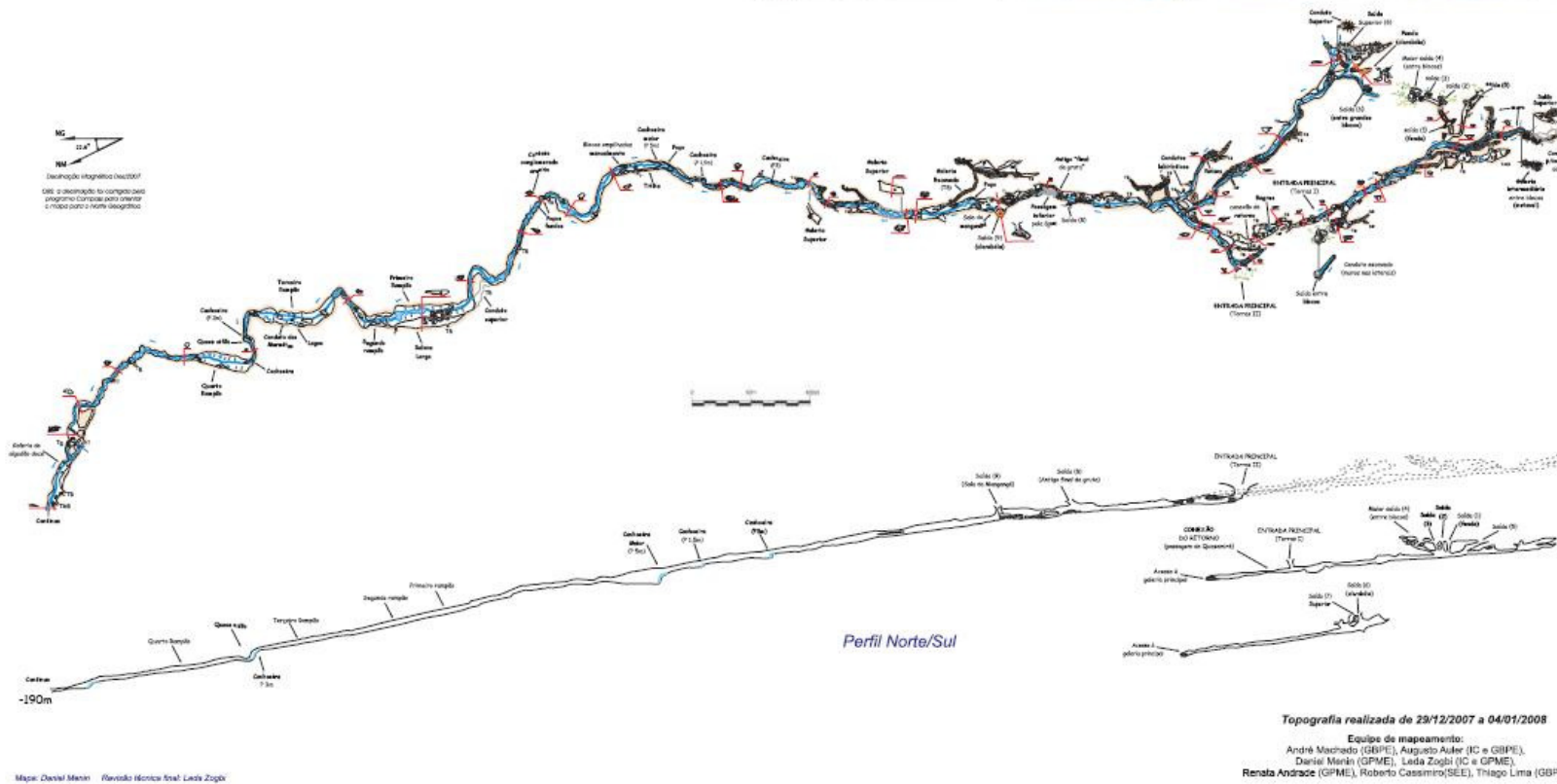



Figura 7. Mapa do Sistema Torras. Autoria: André Machado, Augusto Auler, Daniel Menin, Leda Zogbi, Renata Andrade, Roberta Cassimiro e Thiago Lima.

6. DISCUSSÃO

Analisando-se o mapa de distribuição geográfica dos copionodontíneos troglóbios, percebe-se que somente uma das sete localidades encontra-se fora dos limites do Parque Nacional da Chapada Diamantina (PNCD): Gruna das cobras. Ou seja, quase todos os locais de ocorrência destes bagres estão protegidos por lei, apesar de somente duas delas constarem na base de dados do órgão responsável no Brasil pela administração de cavernas (BRASIL, 2010).

No entanto, apesar de toda e qualquer atividade mineradora ter sido proibida na criação do PNCD, em Setembro de 1985 (ROGRIGUES & NOLASCO, 2010), o garimpo artesanal de diamante ainda é praticado ilegalmente na região, causando impactos negativos sobre a fauna e flora locais (MATTA, 2006). Praticamente em quase toda a paisagem do distrito de Igatu encontram-se marcas de mais de um século do trabalho garimpeiro: rejeitos do garimpo, muros, barragens, pontes etc. (ROGRIGUES & NOLASCO, 2010), inclusive no interior das cavernas. Ou seja, sem a devida fiscalização das atividades desenvolvidas no local, a inserção destas cavernas no parque não garante efetivamente sua proteção e de seus habitantes.

Outra ameaça aos copionodontíneos subterrâneos é a pequena amplitude de sua distribuição. Algumas espécies de peixes troglóbios apresentam distribuição ampla, o que protege a espécie de forma geral, de impactos ambientais localizados. Por exemplo, o heptapterídeo troglóbio *Rhamdiopsis krugi* Bockmann & Castro, 2010 da Chapada Diamantina é encontrado em oito cavidades subterrâneas distribuídas em uma área cárstica de mais de 300 km² (BOCKMANN & CASTRO, 2010), o que o protege da pressão cimenteira presente na região. Já a distribuição restrita dos copionodontíneos subterrâneos os sujeita a impactos ambientais locais, como o turismo não-planejado, ou o já citado garimpo.

No entanto, estas cavernas representam registros novos e estão sendo estudadas e mapeadas recentemente (M. E. BICHUETTE, com. pess.). A Chapada Diamantina tem mostrado um enorme potencial para cavernas em arenito/quartzito, sendo que uma das maiores cavernas do Brasil neste tipo de feição encontra-se na região (Sistema Torras, L. ZOGBI, com. pess.). Dessa forma, estima-se que novas localidades com ocorrência de bagres copionodontíneos sejam ainda descobertas, aumentando sua amplitude geográfica.

É interessante ressaltar que, inicialmente, acreditava-se que estes bagres eram encontrados somente em altitudes elevadas (1200 m – PINNA, 1992). No entanto, confirmou-se com o presente estudo, que estes animais também são encontrados à jusante, apresentando uma

grande variação na altitude de suas localidades (734 m). A presença destes animais em altitudes menores sugere que estes apresentam plasticidade fenotípica para enfrentar mudanças graduais no ambiente.

A descoberta de que os copionodontíneos subterrâneos coexistem em várias localidades distintas torna este cenário relevante em termos mundiais. Geralmente, nos casos conhecidos de sintopia os pares ou trios de espécies coexistem em somente uma caverna, por exemplo, as duplas *I. passensis* e *A. cryptophthalmus*, da caverna Passa Três em Goiás (TRAJANO & SOUZA, 1994) e *Cryptora thamicola* Kottelat, 1988 e *Schistura oedipus* Kottelat, 1988, da caverna Mae Lana, na Tailândia (TRAJANO et. al. 2002). A distribuição dos copionodontíneos subterrâneos na região da Chapada Diamantina consiste, portanto, em uma ótima oportunidade para o desenvolvimento de estudos de comportamento, biogeografia, moleculares etc. destes animais.

Quanto à espécie subterrânea *G. spinosum*, esta apresenta um baixo grau de variabilidade morfológica intrapopulacional, com pigmentação e tamanho de olhos reduzidos (BICHUETTE et al. 2008), características que permitem caracterizá-la como uma espécie troglóbia antiga, possivelmente isolada geneticamente há mais tempo no meio hipógeo que *Copionodon* sp. n.

Copionodon sp. n. apresenta estágios intermediários de especialização à vida hipógea e um alto grau de variabilidade morfológica, com variações individuais de pigmentação e tamanho de olhos (M. E. BICHUETTE, com. pess.). Duas hipóteses podem explicar tal variabilidade: 1. Trata-se de uma população troglóbia recente, ou 2. Ainda há fluxo gênico (hibridização) entre a população subterrânea e a epígea, de modo que ainda não há isolamento genético.

As espécies de *Copionodon* estudadas podem vir a ser um bom modelo para estudos sobre especiação simpátrica em cavernas, uma vez que há registro de ocorrência da espécie epígea *C. orthiocarinatus* no ambiente cavernícola onde *Copionodon* sp. n. habita. Este tipo de especiação é caracterizado por fortes pressões seletivas que fazem com que uma determinada população se adapte a dois ou mais regimes ambientais diferentes ou nichos, sendo que estas podem se isolar progressivamente e resultar por fim em sua especiação (BROWN & LOMOLINO, 2006).

Segundo Wilkens e Hüppop (1986), o processo de especiação da maioria de espécies subterrâneas se inicia dentro da área de distribuição de seus ancestrais, como o que ocorreu, por exemplo, com *Astyanax fasciatus* Cuvier, 1819. O isolamento genético somente é alcançado

quando as especializações à vida hipógea são fixadas, sendo adaptativas ou não, de modo que os genótipos epígeos são deslocados por mecanismos mais eficientes de achar e usar mais eficientemente fontes de energia (WILKENS & HÜPPOP, 1986). Na falta de dados robustos sobre as taxas de transformação de caracteres nos diferentes grupos, pode-se tomar o grau de troglomorfismo como uma medida grosseira da idade filogenética relativa em animais do mesmo grupo (TRAJANO & BICHUETTE, 2006). No entanto, no caso das espécies aqui estudadas, somente uma análise molecular de ambas espécies esclareceria se ainda há ou não hibridização entre elas.

7. CONCLUSÕES

A partir dos resultados obtidos, algumas conclusões podem ser estabelecidas:

- *G. spiosum* é possivelmente uma espécie troglóbia antiga;
- duas hipóteses podem explicar a variabilidade morfológica de *Copionodon* sp. n.: 1. Trata-se de uma população troglóbia recente, ou 2. Ainda há fluxo gênico (hibridização) entre a população que vive na caverna com a epígea, de modo o isolamento genético ainda não foi totalmente alcançado;
- as espécies subterrâneas aqui estudadas não estão efetivamente protegidas de impactos ambientais. Somente uma rígida fiscalização ou planejamento das atividades desenvolvidas no Parque Nacional da Chapada Diamantina protegeriam de forma eficaz sua fauna cavernícola;
- estudos adicionais são necessários para um melhor entendimento da distribuição geográfica de *Glaphyropoma spinosum* e *Copionodon* sp. n.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BICHUETTE, M. E. 2003. **Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gêneros *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) da área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás.** 2003. 330 p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BICHUETTE, M. E.; PINNA, M. C. C.; TRAJANO, E. 2008. A new species of *Glaphyropoma*: the first subterranean copionodontine catfish and the first occurrence of opercular

- odontodes in the subfamily (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 3, p. 301-306.
- BOCKMANN, F.; CASTRO, R. M. C. 2010. The blind catfish from from the caves of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil (Siluriformes: Heptapteridae): description, anatomy, phylogenetic relationships, natural history and biogeography. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, p. 673-706.
- BRASIL. 2010. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio). Instituto Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Cavernas – CECAV. **Relatório detalhado de cavidades naturais subterrâneas**. Brasília, 93 p.
- BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. 2006. **Biogeografia**. 2ª Ed. Ribeirão Preto: Funpec, 692 p.
- COX, C. B. & MOORE, P. D. 1993. **Biogeography. An ecological and evolutionary approach**. 5ª Ed. Oxford: Blackwell Science, 326 p.
- CULVER, D. C.; PIPAN, T. 2009. **Biology of Caves and Other Subterranean Habitats**. Oxford: Oxford University Press, 254 p.
- LOMOLINO, M. V.; HEANEY, L. R. 2004 (Eds.). **Frontiers of biogeography. New directions in the geography of nature**. Sunderland: Sinauer Associates, 296 p.
- MATTA, P. M. **O garimpo na Chapada Diamantina e seus impactos ambientais: uma visão histórica e suas perspectivas futuras**. 2006. 212 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Ambiental Urbana) – Escola Politécnica, Universidade Federal da Bahia, Salvador.
- PINNA, M. C. C. 1992. 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.
- PROUDLOVE, G. S. 2010. Biodiversity and Distribution of the Subterranean Fishes of the World. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- RODRIGUES, I. C.; NOLASCO, M. 2010. Paisagem e registros garimpeiros em Igatu, Chapada Diamantina/ BA. In: **Anais do XIV Seminário de Iniciação Científica da Universidade Estadual de Feira de Santana**, UEFS, Feira de Santana, 2010, p. 880-883.

- TRAJANO, E. 1997. Population ecology of *Trichomycterus itacarambiensis*, a cave catfish from eastern Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 357-369.
- TRAJANO, E. 2003. Ecology and Ethology of Subterranean Catfishes. In: ARRATIA, G.; KAPOOR, B. G.; CHARDON, M.; DIOGO, R. (Eds.). 2003. **Catfishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., v. 2, p. 601-635.
- TRAJANO, E.; BICHUETTE, M. E. 2006. **Biologia Subterrânea: Introdução**. São Paulo: Redespeleo, 92 p.
- TRAJANO, E.; SOUZA, A. M. 1994. Behaviour of *Ancistrus cryptophthalmus*, an armoured blind catfish from caves of central Brazil, with notes on syntopic *Trichomycterus* sp. (Siluriformes, Loricariidae, Trichomycteridae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 21, p. 151-159.
- WILKENS, H; HÜPPOP, K. 1986. Sympatric speciation in cave fishes? Studies on a mixed population of epi- and hypogean *Astyanax* (Characidae, Pisces). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 24, p. 223–230.

CAPÍTULO II

COMPORTAMENTO FOTOTÁTICO DOS BAGRINHOS COPIONODONTINAE PINNA, 1992 (SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE) DA CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL

1. RESUMO

A reação à luz representa o comportamento mais bem estudado nos organismos subterrâneos, e, no caso dos peixes, representantes de dez famílias no mundo já foram analisados quanto a este aspecto. O comportamento fototático de três espécies (duas troglóbias e uma epígea) de bagres Copionodontinae (Trichomycteridae) da Chapada Diamantina foi estudado visando detectar modificações relacionadas ao isolamento no ambiente subterrâneo. Foi utilizado o método de câmara de escolha, o qual simula o gradiente encontrado na interface dos habitats epígeos/subterrâneos, possibilitando uma interpretação dos traços comportamentais sob um contexto evolutivo. Três intensidades luminosas foram testadas (40, 170 e 1700 lux). Os testes foram realizados individualmente (12 de cada espécie) e os tempos de permanência nos setores claro e escuro foram contabilizados. As três espécies mostraram-se fotofóbicas, entretanto detectaram-se diferenças nos graus de fotofobia e na variabilidade da resposta exibida sob as diferentes luminosidades. As seguintes hipóteses foram geradas: 1. A menor variabilidade na resposta à luz exibida pelos copionodontíneos troglóbios sugere, em parte (em relação à variabilidade), a ação de uma pressão de seleção estabilizadora; 2. A fotofobia atenuada e a alta variabilidade exibida pela espécie epígea *C. orthiocarinatus* podem ser respostas a uma pressão de predação recente, um aspecto ecológico, e talvez esse estado de caráter está sendo fixado na população; 3. A resposta mais homogênea e acentuada à luz observada para *G. spinosum* (comparada à espécie *Copionodon* sp. n., cujas respostas são mais variáveis) sugere que esta população está provavelmente isolada há mais tempo no ambiente subterrâneo, e há fortes evidências de que a pele tem um papel relevante na percepção de luz para as espécies de Copionodontinae.

Palavras-chave: Reação à luz, fotofobia, troglóbios, *Glaphyropoma*, *Copionodon*.

2. ABSTRACT

The reaction to light is the best studied behavior among subterranean organisms and, in the case of fishes, representatives of ten families world-wide have already been analyzed regarding this aspect. The phototactic behavior of three Copionodontinae (Trichomycteridae) catfish species (two troglobites and one epigean) from Chapada Diamantina was studied in order to detect modifications related to isolation in the subterranean environment. The chamber-choice method was used, which simulates the gradient found in the epigean/subterranean habitats interface, allowing an interpretation of the behavior traces under an evolutive context. Three luminous intensities were tested (40, 170 and 1700 lux). The tests were performed individually (12 for each species) and, the time spent in light and dark section was counted. The three species showed photophobic behavior. However, differences in the degrees of photophobia and in the variability of response under different luminosities were detected. The following hypotheses were developed: 1. the lower variability in the response to light exhibited by the troglobitic copionodontine species suggest, in part (in relation to the variability), the action of stabilizing selective pressure; 2. the attenuated photophobia and the high variability exhibited by the epigean species *C. orthiocarinatus* could be an answer to a recent predation pressure, an ecological aspect and maybe this character-state is under fixation in this population; 3. the more accentuated response to light and the more homogeneous data observed for *G. spinosum* (comparing with *Copionodon* sp n.), suggest that this population is probably isolated for a longer time in the subterranean environment compared to the more variable *Copionodon* sp. n., and also there are strong evidences that the skin has a relevant role in the perception of light for the Copionodontinae species.

Key words: Reaction to light, photophobia, troglobite, *Glaphyropoma*, *Copionodon*.

3. INTRODUÇÃO

Troglóbios são organismos restritos ao meio subterrâneo (hipógeo), submetidos a um regime seletivo particular cujas características mais importantes são a tendência à escassez alimentar e à estabilidade ambiental (HOLSINGER & CULVER, 1988). Como consequência deste isolamento, os troglóbios podem exibir uma série de autapomorfias, denominadas troglomorfismos (TRAJANO, 2003).

A maioria das especializações dos troglóbios envolve regressão de caracteres, que tem sido frequentemente atribuída à perda de função ou ao relaxamento das pressões seletivas estabilizadoras (WILKENS, 1992). Além dos casos clássicos de redução de olhos e de pigmentação melânica, também há reduções de diferentes padrões comportamentais (PARZEFALL & TRAJANO, 2010). Outras modificações também observadas são o desenvolvimento de estruturas não-visuais (p. ex., antenas, apêndices), ciclo de vida do tipo precoce e uma regressão de componentes circadianos de atividade (HOLSINGER & CULVER, 1988). Assim, estes animais representam interessantes objetos de estudos de cunho ecológico-evolutivo (TRAJANO & BOCKMANN, 1999).

A reação à luz representa o comportamento mais bem estudado nos organismos subterrâneos e, no caso dos peixes, representantes de dez famílias já foram estudados quanto a este aspecto, não se evidenciando correlação taxonômica nos resultados obtidos: Characidae (gênero *Astyanax*), Cyprinidae, Balitoridae, Heptapteridae, Trichomycteridae, Loricariidae, Clariidae, Amblyopsidae, Bythitidae e Poeciliidae (e.g., TRAJANO & GERHARD, 1997; PARZEFALL, 1998; TRAJANO & BOROWSKY, 2003; PARZEFALL & TRAJANO, 2010).

No caso dos peixes troglóbios brasileiros, são observadas algumas tendências quanto ao comportamento fototático, ou seja, a preferência por luminosidades baixas ou altas: várias espécies de peixes subterrâneos exibem desde fotofobia até uma tendência à fotofilia, com alguns casos de indiferença à luz para *Taunayia* sp. (= *Rhamdiopsis* sp. 2, *cf.* TRAJANO & GERHARD, 1997), sendo que os epígeos aparentados (quando conhecidos e estudados) geralmente apresentam hábito fotofóbico acentuado comparando-se com a espécie troglóbia (LANGECKER, 1992; TRAJANO, 2003). No entanto, uma grande variabilidade ocorre para estas espécies estudadas, variando tanto em um contexto inter-específico quanto intra-específico (populacional e individual), sendo que a variabilidade observada em algumas espécies está correlacionada com a variabilidade de outros caracteres, como por exemplo, olhos e pigmentação melânica (e.g., *Ancistrus* spp. e *Ituglanis* spp. -

BESSA & TRAJANO, 2001; BICHUETTE, 2003), além de fase do desenvolvimento (SECUTTI & TRAJANO, 2009).

Langecker (1992) discute que a manutenção da fotofobia observada em várias espécies troglóbias seria um caráter relictual, de modo que sua atenuação representaria um estado apomórfico da reação à luz. Entretanto, para polarização de caracteres é necessário comparar as espécies troglóbias com pelo menos dois outros táxons epígeos, preferencialmente grupos-irmãos (MADDISON et al., 1984). Nesta mesma linha de pensamento, Poulson (1964) e Romero (1985) consideram que a manutenção da resposta à luz de peixes troglóbios seja um relicto da existência epígea, e não uma adaptação à vida na caverna.

Até o momento, foram registradas cerca de 170 espécies de peixes troglóbios no mundo, sendo que 15% dessa riqueza está no Brasil, que abriga 25 espécies, em sua maioria bagres e cascudos da ordem Siluriformes (PROUDLOVE, 2010; G. PROUDLOVE, com. pess.). Entre essas, duas espécies de bagres Trichomycteridae pertencem à subfamília Copionodontinae Pinna, 1992, endêmica da Chapada Diamantina, Bahia central, com dois gêneros e cinco espécies. As duas espécies troglomórficas, *Glaphyropoma spinosum* Bichuette, Pinna e Trajano, 2008 e *Copionodon* sp. n. (Bichuette, obs. pess.), coexistem em cavernas quartizíticas da região mais elevada da Chapada Diamantina, nos arredores de Igatu, município de Andaraí, e são objetos de estudo do presente trabalho.

Comparados aos demais tricomictérídeos, os copionodontíneos possuem uma condição plesiomórfica de vários caracteres morfológicos (PINNA, 1992). Alguns destes caracteres são compartilhados com seu grupo irmão *Trichogenes* Britski & Ortega 1983 (por exemplo, o canal infraorbital latero-sensorial completo), e uma condição primitiva única que sugere sua posição basal dentre os tricomictérídeos (posição anterior da nadadeira dorsal – PINNA, op. cit.). Muitas destas condições são relevantes tanto para o entendimento das relações destes com as demais famílias de Siluriformes, assim como a evolução de estados de caráter dentro dos loricarióides (PINNA, 1997).

Glaphyropoma spinosum e *Copionodon* sp. n. apresentam regressões de olhos e pigmentação melânica cutânea relacionadas ao isolamento no ambiente subterrâneo (BICHUETTE et al., 2008). Além disso, são sintópicas, coexistindo no mesmo sistema cavernícola, fato relativamente raro para espécies troglóbias de vertebrados em termos mundiais e raramente relatado na literatura (BICHUETTE & TRAJANO, 2003). Existem evidências de que estes copionodontíneos troglóbios ocupam o mesmo nicho, como por exemplo, a observação

de exemplares dos dois gêneros utilizando o mesmo substrato/espaco e forrageando no mesmo local. O fato de haver duas espécies troglóbias de gêneros distintos habitando o mesmo hábitat, aliado ao fato de que as pressões existentes nas cavernas são identificadas mais facilmente (TRAJANO, 2003), representam um ótimo modelo para estudos ecológicos.

No presente trabalho foi estudado o comportamento fototático em laboratório, complementado com observações naturalísticas, para verificar se há diferenças relacionadas ao isolamento no meio subterrâneo. Por tratar-se de um grupo basal, este estudo comportamental fornece informações valiosas para uma melhor compreensão da história evolutiva da família Trichomycteridae, além de contribuir com dados para a descrição de *Copionodon* sp. n. Para isso, foram estudadas comparativamente as espécies *Glaphyropoma spinosum* e *Copionodon* sp. n. (ambas troglóbias) e *Copionodon orthiocarinatus* (espécie epígea).

4. MATERIAIS E MÉTODOS

A reação à luz foi estudada usando o sistema de câmaras de escolha, uma metodologia clássica para organismos troglóbios (LANGECKER, 1992; TRAJANO & SOUZA, 1994; TRAJANO & GERHARD, 1997, BICHUETTE, 2003), que simula a interface dos hábitats epígeos/subterrâneos, possibilitando uma interpretação dos traços comportamentais sob um contexto evolutivo (TRAJANO & GERHARD, 1997). Os testes foram realizados em média um mês depois da chegada dos peixes ao laboratório. Os testes comportamentais foram realizados entre 8:00 e 18:00 h, na mesma sala em que os animais eram mantidos.

Para estes experimentos, foi utilizado um aquário de 50 l neutro, i.e., novo para os indivíduos. Metade do aquário era constantemente iluminada, enquanto a outra permanecia escura, coberta com cartolina preta. Um anteparo de PVC preto com aberturas medianas e laterais separava ambas as câmaras, de forma a permitir a passagem do peixe entre elas (Figura 1). Analisou-se o comportamento fototático em três intensidades luminosas diferentes, 40 lux (crepúsculo), 170 lux (início de crepúsculo) e 1700 lux (dia nublado), usando lâmpada branca fluorescente. Esta era ligada uma hora antes dos testes para a aclimação dos indivíduos.

Para se quantificar a reação à luz, cada espécime foi observado sozinho e seu tempo de permanência na câmara iluminada foi cronometrado. Para os controles, todo o aquário permanecia iluminado durante uma hora, e cronometrou-se o período despendido pelo espécime na área considerada iluminada nos testes. Antes dos testes todos os indivíduos eram analisados

quanto à coloração da pigmentação melânica cutânea e tamanho de olhos, e tiveram seus comprimentos-padrão (C.P.) medidos com paquímetro digital marca Digimess (Tabela 2). Foram testados doze exemplares de cada espécie - *Glaphyropoma spinosum*, *Copionodon* sp. n. e *C. orthiocarinatus*, ou seja, 36 indivíduos no total. Todos os exemplares, com exceção dos indivíduos 13 e 25 (Tabela 2), são adultos.

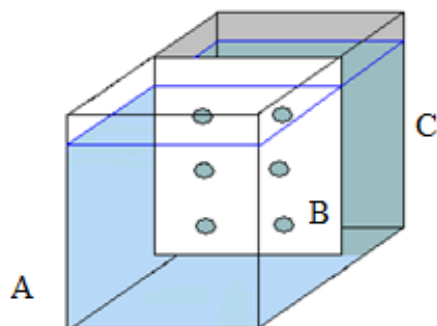


Figura 1. Esquema do aparato utilizado no teste de câmara de escolha. A. Câmara clara; B. Aparato opaco que permite a passagem dos peixes, com furos de seis centímetros de diâmetro e espaços de dois centímetros nas laterais e no fundo; C. Câmara escura.

Apesar de existirem peixes que reagem a estímulos em segundo plano, como por exemplo o esocídeo *Esox lucius* (JONES, 1963), testes pilotos indicaram que os copionodontíneos estudados são indiferentes a tais estímulos. Assim, foi possível que o observador permanecesse em frente ao aquário para cronometrar os tempos durante os testes. Ainda, foram realizados testes com diferentes períodos de aclimação, com duração de até 20 horas. Estes testes mostraram que uma hora de aclimação era suficiente para as espécies estudadas, uma vez que após este período os indivíduos apresentavam comportamentos característicos da aclimação, como respiração lenta e natação calma, ou ainda estacionários no fundo do aquário.

Diferenças estatisticamente significativas entre o tempo total despendido no setor claro do aquário em relação aos controles foram detectadas através do teste não paramétrico de Mann-Whitney (com $\alpha=5\%$ - ZAR, 1996).

5. RESULTADOS

O teste não-paramétrico de Mann-Whitney (Tabela 1) revelou que para a espécie troglóbia *G. spinosum*, as diferenças entre o tempo de permanência dos indivíduos na porção

iluminada nos testes e nos controles são significativas, nas três intensidades luminosas testadas (40 lux, U=27,5 e p=0,0110; 170 lux, U=7 e p=0,0001 e sob 1700 lux, U=22,5 e p=0,0043) . Já para *Copionodon* sp. n., observa-se que somente sob as intensidades luminosas mais baixas houve significância nos testes (40 lux, U=14,5 e p=0,0009; 170 lux, U=33,5 e p=0,028). A espécie epígea *C. orthiocarinatus* apresentou leve fotofobia para as três intensidades (Tabela 4), fato corroborado pelos testes de Mann-Whitney, os quais não foram significativos em nenhuma das três intensidades (40 lux, U=55,5 e p=0,3525; 170 lux, U=42,5 e p=0,0922; 1700 lux, U=54 e p=0,3113). Dessa forma, os resultados obtidos são consequência do comportamento fototático dos exemplares testados, e não um reflexo de sua preferência por locais específicos do aquário. Os testes não-paramétricos de Wilcoxon e o teste t paramétrico (Tabela 1) repetem os resultados encontrados para os testes de Mann-Whitney.

Tabela 1. Valores de p das três espécies, nos testes t, Wilcoxon e Mann-Whitney. Valores não-significativos estão destacados em negrito.

| Espécie | Int. luminosa | Teste t | Wilcoxon | Mann-Whitney |
|---------------------------|---------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| <i>G. spinosum</i> | 40 lux | p = 0,0004 (4,868) | p = 0,0049 W (55) | p = 0,0110 U (27,5) |
| | 170 lux | p = 0,0001 (5,56) | p = 0,0022 W (78) | p = 0,0001 U (7) |
| | 1700 lux | p = 0,0054 (3,449) | p = 0,0093 W (53) | p = 0,0043 U (22,5) |
| <i>Copionodon</i> sp. n. | 40 lux | p = 0,0025 (3,893) | p = 0,0076 W (73) | p = 0,0009 U (14,5) |
| | 170 lux | p = 0,0375 (2,364) | p = 0,0106 W (71,5) | p = 0,028 U (33,5) |
| | 1700 lx | p = 0,0294 (2,502) | p = 0,0261 W (58) | p = 0,0721 U (40,5) |
| <i>C. orthiocarinatus</i> | 40 lux | p = 0,4454 (-0,795) | p = 0,7986 W (30) | p = 0,3525 U (55,5) |
| | 170 lux | p = 0,0948 (1,828) | p = 0,6098 W (32,5) | p = 0,0922 U (42,5) |
| | 1700 lux | p = 0,0854 (1,89) | p = 0,1093 W (51) | p = 0,3113 U (54) |

A Tabela 2 mostra os caracteres morfológicos de cada exemplar testado e suas respectivas respostas fototáticas, a fim de se correlacionar a resposta fototática aos graus de variação de pigmentação e olhos.

Tabela 2. Resposta fototática apresentada por cada indivíduo testado. Comprimento-padrão (C.P.) em milímetros; pigmentação (1. Púrpuro, 2. Cinza escuro, 3. Cinza médio, 4. Cinza claro com iridescências); tamanho de olhos (R, reduzido, D, desenvolvido) e grau de fotofobia (+ fotofilia, - fotofobia, -- fotofobia acentuada, = indiferença).

| No. Ind. | Espécie | C.P. | Pigmentação | Olhos | 40 lux | 170 lux | 1700 lux |
|----------|---------------------------|------|----------------------|-------|--------|---------|----------|
| 1 | <i>G. spinosum</i> | 44,5 | 1 | R | - | -- | -- |
| 2 | <i>G. spinosum</i> | 45,0 | 1 | R | - | - | -- |
| 3 | <i>G. spinosum</i> | 45,4 | 1 | R | - | -- | -- |
| 4 | <i>G. spinosum</i> | 49,0 | 1 | R | - | -- | -- |
| 5 | <i>G. spinosum</i> | 50,5 | 1 | R | - | - | -- |
| 6 | <i>G. spinosum</i> | 50,8 | 1 | R | - | -- | -- |
| 7 | <i>G. spinosum</i> | 52,3 | 1 | R | - | -- | -- |
| 8 | <i>G. spinosum</i> | 59,3 | 1 | R | -- | -- | - |
| 9 | <i>G. spinosum</i> | 62,0 | 1 | R | -- | -- | -- |
| 10 | <i>G. spinosum</i> | 62,4 | 1 | R | -- | -- | -- |
| 11 | <i>G. spinosum</i> | 64,4 | 1 | R | -- | -- | -- |
| 12 | <i>G. spinosum</i> | 65,0 | 1 | R | - | -- | -- |
| 13 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 29,2 | 3, listras definidas | R | - | - | - |
| 14 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 31,4 | 3 | +/- D | -- | -- | -- |
| 15 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 32,8 | 3, rajado | R | - | -- | -- |
| 16 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 33,9 | 3, listras definidas | R | - | - | -- |
| 17 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 34,0 | 3 | R | -- | = | -- |
| 18 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 36,0 | 3, manchas escuras | R | - | - | -- |
| 19 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 37,6 | 2 | R | - | - | - |
| 20 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 40,3 | 2, "vitiligo" | +/- D | -- | -- | - |
| 21 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 40,5 | 3, listras definidas | R | -- | -- | -- |
| 22 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 43,8 | 2 | R | - | - | - |
| 23 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 44,0 | 3 | R | -- | -- | -- |
| 24 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 50,4 | 3, "vitiligo" | R | - | - | -- |
| 25 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 19,9 | 4 | D | - | + | - |
| 26 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 21,2 | 4 | D | + | + | + |
| 27 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 24,2 | 4 | D | + | - | - |
| 28 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 25,7 | 4 | D | + | + | = |
| 29 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 27,9 | 4 | D | -- | -- | + |
| 30 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 28,3 | 4 | D | -- | -- | -- |
| 31 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 28,4 | 4 | D | - | - | - |
| 32 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 31,1 | 4 | D | + | - | -- |
| 33 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 48,7 | 4 | D | -- | -- | -- |
| 34 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 57,1 | 4 | D | - | - | -- |
| 35 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 60,5 | 4 | D | + | -- | + |
| 36 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 79,1 | 4 | D | = | - | -- |

De modo geral, nota-se que nas três intensidades luminosas os indivíduos testados das três espécies de Copionodontinae reagiram de forma negativa à luz (Tabela 2). Não foi possível correlacionar aspectos morfológicos, nem faixa etária, com o comportamento fototático exibido pelas espécies aqui estudadas (Tabela 2).

Considerando-se a variabilidade na resposta, nota-se que os indivíduos de *G. spinosum* exibiram pouca variabilidade intrapopulacional sob as três intensidades; *Copionodon* sp. n. apresentou maior variabilidade na resposta à luz, principalmente nas intensidades luminosas mais baixas (40 e 170 *lux* - intensidades de crepúsculo/noite e crepúsculo, respectivamente); e a espécie epígea *C. orthiocarinatus* exibiu um mosaico de resultados nas três intensidades testadas (Figura 2).

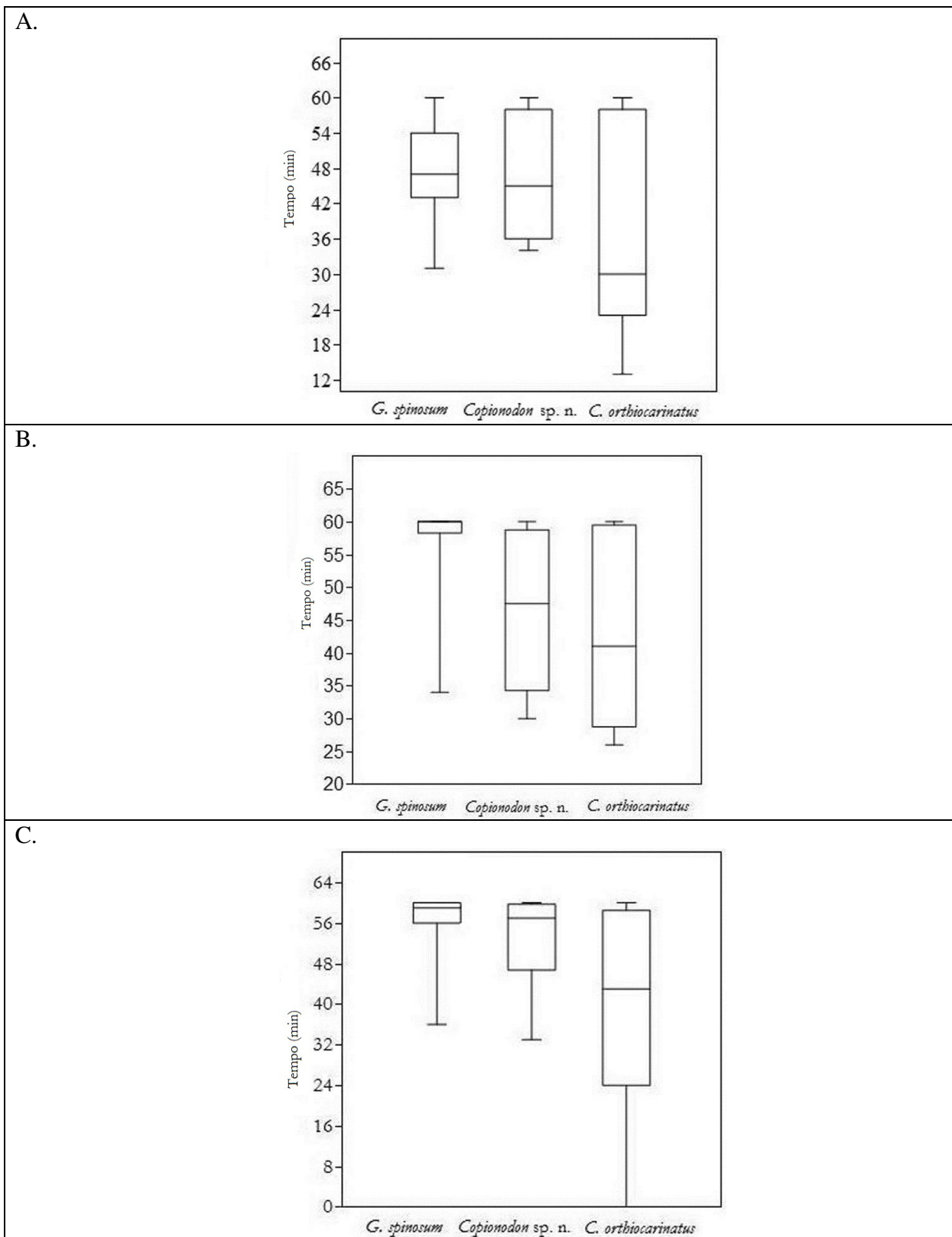


Figura 2. Média dos tempos (em minutos) de permanência dos bagres copionodontíneos no setor escuro do aquário, durante os testes. Intensidade de luz: A. 40 lux; B. 170 lux e C. 1700 lux.

Em uma análise mais detalhada do grau de fotofobia, nota-se que para as espécies troglóbias *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n., a fotofobia foi acentuada sob 1700 *lux* em ambas as espécies e, sob 170 *lux* (intensidade de crepúsculo), apenas para *G. spinosum*. Por fim, os indivíduos epígeos de *C. orthiocarinatus* mostraram-se levemente fotofóbicos, com uma resposta fotonegativa mais acentuada sob 170 *lux*.

6. DISCUSSÃO

Os dados gerados no presente trabalho mostraram uma forte fotofobia nas espécies troglóbias *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n., apesar da grande variabilidade intra-populacional exibido por esta última. Já a espécie epígea, *C. orthiocarinatus*, exibiu resposta variável sob as três intensidades luminosas, mas de maneira geral, uma fotofobia fraca.

A variabilidade exibida pelas espécies troglóbias pode estar relacionada ao grau de variação de olhos e pigmentação apresentado por estas, apesar desta variabilidade ser pequena na espécie *G. spinosum*. Ainda, a ocorrência de variação individual na reação à luz de *Copionodon* sp. n. já era esperada devido à variabilidade encontrada em outras características, tanto morfológicas como comportamentais (comportamento fototático, hábitos criptobióticos, comportamento alimentar e reação a estímulos mecânicos - ver Capítulo 4), provavelmente indicando tratar-se de uma população troglóbia recente. O mesmo foi sugerido para *P. kronei* (TRAJANO & GERHARD, 1997)

De acordo com Trajano (2003), mosaicos de estados de caráter em mosaico (apomórficos e plesiomórficos) são recorrentes em bagres troglóbios brasileiros, e os copionodontíneos da Chapada Diamantina aparentemente seguem este padrão. *P. kronei*, por exemplo, apresenta mosaico de pigmentação e olhos e comportamental, é levemente fotofóbico, entretanto, exibe grande variação intrapopulacional. Já os cascudos *Ancistrus* apresentam distribuições em mosaico de morfologia e comportamento, variando de indiferença à luz à fotofobia e no caso de *A. formoso* a reação varia individualmente (BESSA & TRAJANO, 2001). Quanto aos Trichomycteridae estudados, *I. bambui*, *I. passensis* e *I. ramiroi* (que apresentam mosaico em relação ao tamanho de olhos) são fotonegativos (BICHUETTE, 2003) e *T. itacarambiensis*, que também apresenta mosaico de caracteres comportamentais, com alguns indivíduos levemente fotopositivos (TRAJANO & GERHARD, 1997).

Apesar da grande maioria dos peixes troglóbios possuem parentes epígeos fotofóbicos (PARZEFALL & TRAJANO, 2010), o oposto foi encontrado para os peixes troglóbios no presente trabalho. Este mesmo padrão “invertido” de fotofobia também foi encontrado para os batiloridaes da Tailândia: os epígeos são geralmente diurnos, não criptobióticos e bentônicos, enquanto o troglóbio *S. oedipus* Kottelat, 1988 é indiferente a levemente negativo em luz moderada e fortemente fotofóbico em luz forte (TRAJANO et al., 2002). Estes resultados permitem interpretações evolutivas/ecológicas das mudanças na percepção e processamento dos estímulos luminosos dos copionodontíneos troglóbios. As espécies troglóbias podem ter se originado de um ancestral antigo, que exibia atividades crepusculares/noturnas e que já está extinto. Ou ainda, a espécie epígea *C. orthiocarinatus* (possível grupo irmão dos copionodontíneos subterrâneos, com base na distribuição geográfica) já apresentou hábitos noturnos em um passado recente, e mudou seu comportamento devido à recente pressão de predação. Corroborando esta idéia, grupos de *C. orthiocarinatus* (até 70 indivíduos) foram observados no ambiente natural agrupando-se em locais expostos ao sol em diferentes fases do dia, e dados de coletas no mesmo local indicam coexistência de dois predadores noturnos: o bagre nativo “molé” *Trachelyopterus galeatus* Linnaeus, 1766, e o alóctone “jeju” *Hoplerythrinus unitaeniatus* Spix & Agassiz, 1829, sendo que este foi introduzido na região há cerca de 180 anos (R. C. Santos, pers. comm.).

É interessante ressaltar que houve mudança na pigmentação dos exemplares de Copionodontinae troglóbios mantidos no aquário. Os indivíduos de *G. spinosum* apresentaram alterações de amarelo-claro para púrpuro, entre 10 a 15 dias após sua chegada ao laboratório indicando que esta espécie deve perceber estímulos luminosos pela pele, uma típica estrutura extra-ocular, comum em vertebrados (LANGECKER, 1992). Esta manifestação de pigmentação não pode ser relacionada como consequência da alimentação, pois esta variou ao longo da manutenção, nem a mudanças relacionadas com o envelhecimento, uma vez que a pigmentação manifestou-se em exemplares de diferentes faixas etárias (jovens e adultos), ao mesmo tempo. Para os exemplares de *Copionodon* sp. n., entretanto, a pigmentação foi tênue e mudou do amarelo-claro para cinza-claro, sugerindo que para esta espécie os olhos devem ser os principais receptores da luz, assim como observado por Bichuette (2003) para os bagres tricomicterídeos *Ituglanis passensis* e *I. bambui*.

Este estudo reforça a idéia de que o comportamento fototático exibido por alguns bagres troglóbios pode variar na mesma espécie de acordo com o contexto do estímulo (TRAJANO & GERHARD, 1997): em ambiente natural nenhuma das populações de copionodontíneos aqui estudadas reagiu à luz da lanterna elétrica ou de carbureto. O mesmo foi observado em *I. bambui* (BICHUETTE, 2003), *T. itacarambiensis*, *P. kronei*, *A. formoso* (TRAJANO & GERHARD, 1997) e *S. oedipus* (TRAJANO et al., 2002).

7. CONCLUSÕES

A partir dos resultados obtidos, algumas conclusões podem ser estabelecidas:

- A menor variabilidade na resposta à luz exibida pelos copionodontíneos troglóbios (comparado ao exibido pela espécie epígea), sugerem, em parte (variabilidade) a ação de uma pressão seletiva estabilizadora;
- a fotofobia atenuada e a alta variabilidade exibida pela espécie epígea *C. orthiocarinatus* podem ser respostas a uma pressão de predação recente, um aspecto ecológico, e talvez esse estado de caráter está sendo fixado na população;
- a resposta mais homogênea e acentuada à luz observada para *G. spinosum* (comparada à espécie *Copionodon* sp. n., cujas respostas são mais variáveis) sugere que esta população está provavelmente isolada há mais tempo no ambiente subterrâneo, e há fortes evidências de que a pele tem um papel relevante na percepção de luz para as espécies de Copionodontinae.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BESSA, E.; TRAJANO, E. 2001. Light reaction and cryptobiotic habits in armoured catfishes, genus *Ancistrus*, from caves in central and northwestern Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Mémoires de Biospéologie (International Journal of Subterranean Biology)**, v. 28, p. 29-37.
- BICHUETTE, M. E. 2003. **Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gêneros *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) da área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás.** 2003. 330 p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. 2003. Epigeal and subterranean ichthyofauna from the São Domingos karst area, Upper Tocantins River basin, Central Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 63, n. 4, p. 1100-1121.
- BICHUETTE, M. E.; 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.
- HOLSINGER J. R. & CULVER, D. C. 1988. The invertebrate cave fauna of Virginia and part of eastern Tennessee: Zoogeography and ecology. **Brimleyana**, v. 14, p. 1-1.
- LANGECKER, T. G. 1992. Light sensitivity of cave vertebrates—behavioral and morphological aspects. In: CAMACHO, A. I. (Ed.). 1992. **The Natural History of Biospeleology**. Madrid: Museo de Ciencias Naturales, p. 295-326.
- MADDISON, W. P., DONOGHUE, M. J., MADDISON, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. **Systematic Zoology**, v. 33, p. 83-103.
- PARZEFALL, J. 1998. Behavioral adaptation of cavefishes. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- PARZEFALL, J.; TRAJANO, E. 2010. Behavioral Patterns in Subterranean Fishes. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- PINNA, M. C. C. 1992. 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.
- PINNA, M. C. C. 1997. Behavioral characters in phylogeny reconstruction. In: XV Encontro Anual de Etologia, n° 15, 1997. **Anais de etologia**, p. 109-124.
- POULSON, T. L. 1964. Animals in aquatic environments: Animals in caves. In: CAMACHO, A. I. (Ed.). 1992. **The Natural History of Biospeleology**. Madrid, Museo de Ciencias Naturales, p. 295-326.
- PROUDLOVE, G. S. 2010. Biodiversity and Distribution of the Subterranean Fishes of the World. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.

- ROMERO, A., 1985. Can evolution regress? In: CAMACHO, A. I. (Ed.). 1992. **The Natural History of Biospeleology**. Madrid: Museo de Ciencias Naturales, p. 295-326.
- SECUTTI, S.; TRAJANO, E. 2009. Reproductive behavior, development and eye regression in the cave armored catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 (Siluriformes: Loricariidae), bred in laboratory. **Neotropical Ichthyology**, v. 7, p. 479-490.
- TRAJANO, E. 2003. Ecology and Ethology of Subterranean Catfishes. In: ARRATIA, G.; KAPOOR, B. G.; CHARDON, M.; DIOGO, R. (Eds.). 2003. **Catfishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., v. 2, p. 601-635.
- TRAJANO, E.; BOCKMANN, F. A. 1999. Evolution of ecology and behavior in Brazilian Heptapterine cave catfishes, based on cladistic analysis (Teleostei: Siluriformes). **Mémoires de Biospéologie**, v. 26, p. 123-129.
- TRAJANO, E.; BOROWSKY, R. 2003. Biological rhythms in cave fishes from Thailand. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- TRAJANO, E.; GERHARD, P. 1997. Light reaction in Brazilian cave fishes (Siluriformes: Pimelodidae, Trichomycteridae, Loricariidae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 24, p. 127-138.
- TRAJANO, E.; SOUZA, A. M. 1994. Behaviour of *Ancistrus cryptophthalmus*, an armoured blind catfish from caves of central Brazil, with notes on syntopic *Trichomycterus* sp. (Siluriformes, Loricariidae, Trichomycteridae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 21, p. 151-159.
- TRAJANO, E.; MUGUE, N.; KREJCA, J.; VIDTHAYANON, C.; SMART, D.; BOROWSKY, R. 2002. Habitat, distribution, ecology and behavior of cave batiliorids from Thailand (Teleostei: Cypriniformes). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, Germany, v. 13, n. 2, p. 169-184.
- WILKENS, H. 1992. Neutral mutations and evolutionary progress. In: TRAJANO, E.; BOCKMANN, F. A. 1999. Evolution of ecology and behavior in Brazilian Heptapterine cave catfishes, based on cladistic analysis (Teleostei: Siluriformes). **Mémoires de Biospéologie**, v. 26, p. 123-129.
- ZAR, J. H. 1996. **Biostatistical analysis**. New Jersey: Prentice-Hall International, 662 p.

CAPÍTULO III

**COMPORTAMENTO AGONÍSTICO DE BAGRES SUBTERRÂNEOS E EPÍGEOS, SUBFAMÍLIA
COPIONODONTINAE PINNA, 1992 (SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE), DA CHAPADA
DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL**

1. RESUMO

Componentes de comportamentos agressivos podem aumentar ou regredir em peixes troglóbios, comparando-se com aqueles observados em peixes epígeos. Dentre os peixes troglóbios brasileiros, somente *P. krontei* foi intensivamente estudado quanto a este aspecto. No presente capítulo foram analisados componentes de comportamento agonístico de duas espécies de bagres troglóbios brasileiros: *Glaphyropoma spinosum* e a nova espécie *Copionodon* sp. (Copionodontinae, Trichomycteridae). Estas espécies são endêmicas da Chapada Diamantina, Bahia central, coexistindo em cavernas areníticas/quartzíticas. Os resultados foram comparados com aqueles exibidos pela espécie epígea e sintópica, *Copionodon orthiocarinatus*. Os peixes foram pareados de acordo com seu *status* hierárquico, estabelecidos anteriormente aos testes. Foram utilizados aquários neutros e os indivíduos foram filmados até o estabelecimento de dominância. Existe uma nítida diferença entre o comportamento agonístico das espécies troglóbias e a epígea estudadas: ao contrário da espécie epígea *C. orthiocarinatus*, os copionodontíneos subterrâneos *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. apresentam comportamento agonístico mais complexo e agressivo, territorialidade e alta intolerância a coespecíficos. A alta tolerância interespecífica exibida pelas espécies troglóbias pode estar relacionada com a elevada oferta de alimento no ambiente hipógeo ou mesmo a ausência de competição por não haver sobreposição de nicho. A alta agressividade intraespecífica pode ser conseqüência da territorialidade, em um contexto espacial (tocas), alimentar ou mesmo seleção sexual, já que não foram identificados quais indivíduos eram machos ou fêmeas, devido a ausência de dimorfismo sexual. Já a espécie epígea *C. orthiocarinatus* é pouco agressiva, e a alta tolerância a coespecíficos e a ausência de territorialidade acentuada podem ser explicadas pela abundância de alimento ou espaço, ou mesmo ambos fatores, em seu ambiente natural. É possível que o comportamento agonístico das espécies subterrâneas seja resultado da manutenção do comportamento de seus ancestrais, ou mesmo de novas aquisições evolutivas.

Palavras-chave: comportamento agonístico, Copionodontinae, *Glaphyropoma*, *Copionodon*.

2. ABSTRACT

Components of aggressive behaviour may increase or regress in troglobite fishes, compared to those observed for epigean fishes. Among the Brazilian troglobite fishes, only *P. kronei* was intensively studied regarding this aspect. In this chapter we analyzed the agonistic behaviour components of two Brazilian troglobite catfishes: *Glaphyropoma spinosum* and the new *Copionodon* sp. species (Copionodontinae, Trichomycteridae). These species are endemic of Chapada Diamantina, central Bahia, coexisting in sandstone/quartzitic caves. The results were compared with those exhibited by the epigean and sintopic species, *Copionodon orthiocarinatus*. The fishes were paired according to their hierarchic status, previously established. Neutral aquaria were used, and the individuals were filmed until the dominancy was established. There is a clear difference between the troglobite and the epigean species agonistic behaviour: unlike the epigean species *C. orthiocarinatus*, the subterranean copionodontines *G. spinosum* and *Copionodon* sp. n. present a more complex and aggressive agonistic behaviour, territoriality and high intolerance to conspecific. The high interespecific tolerance shown by troglobite species may be related to the great food supply in the hipogean environment or the absence of competition, since there is no niche superposition. The high intraspecific aggressivity may be a consequence of the territoriality, in a spacial (shelter), feeding or even sexual selection context, since it was not possible to identify the sex of the individuals, due to the absence of sexual dimorphism. The epigean species *C. orthiocarinatus* is slightly aggressive, and the high tolerance to conspecific and the absence of an accentuated territoriality may be explained by the food and space abundance, or even by both factors, in its natural environment. It is possible that the agonistic behaviour of the subterranean species is a result of the maintenance of their ancestral behaviour, or of new evolutive acquisitions.

Key Words: Agonistic behaviour, Copionodontinae, *Glaphyropoma*, *Copionodon*.

3. INTRODUÇÃO

O comportamento social é definido como o padrão comportamental exibido por um animal, quando é estimulado por, ou age sobre outro da mesma espécie (BROWN et. al., 2006). Já o comportamento agonístico é qualquer comportamento social relacionado a lutas, ou seja, é a interação comportamental, padronizada ou não, entre organismos geralmente da mesma espécie, envolvendo comportamentos agressivos - ameaça, agressão, ou submissão, tais como conciliação, apaziguamento ou fuga (BROWN et. al., op. cit.).

Dentre as especializações dos animais troglóbios, relacionadas ou não à vida em isolamento no ambiente hipógeo, pode-se citar mudanças no comportamento social (TRAJANO, 1991). Em relação ao observado para os peixes epígeos, o comportamento agressivo pode aumentar ou regredir nas espécies troglóbias. O primeiro passo da regressão dos componentes de comportamento agonístico pode ser uma diminuição na intensidade e duração das interações (PARZEFALL & TRAJANO, 2010). Uma das hipóteses para explicar a regressão destes componentes agonísticos é a regressão de componentes agressivos desencadeados pela visão, como é o caso da população de *Astyanax fasciatus* Cuvier, 1819 do sistema de cavernas Micos (LANGECKER et. al., 1995). Ou ainda, a regressão/redução pode estar relacionada com a redução de taxas metabólicas em alguns organismos, levando à diminuição de competição intraspecífica (BECHLER, 1983). Este fato foi observado para peixes ambliopsídeos norte-americanos: quanto mais especializada a espécie (por especializada entende-se “com acúmulo de estados de caracteres relacionados ao isolamento no meio subterrâneo”) - *Typhlichthys subterraneus* Girard, 1859 e *Amblyopsis rosae* Eigenmann, 1898 - mais simples e menos intensas foram as lutas registradas (BECHLER, op. cit.).

No entanto, a manutenção, ou mesmo aumento do comportamento agonístico em troglóbios também é comum, provavelmente devido à alta competição por alimento no ambiente hipógeo, comumente escasso, com poucas exceções (PARZEFALL & TRAJANO, 2010). Como exemplo, pode ser citado o caso dos bagres freáticos da família Clariidae da Somália *Uegitglanis zammaranoi* Gianferrari, 1923 (ERCOLINI et al., 1981), dos peixes Balitoridae da Tailândia *Nemacheilus troglotataractus* Kottelat e Géry, 1989 (TRAJANO & BOROWSKY, 2003) e alguns peixes subterrâneos brasileiros - *Pimelodella kronei* Miranda Ribeiro, 1907 (TRAJANO, 1991) e *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 (TRAJANO & SOUZA, 1994).

Ainda, a competição por parceiros sexuais (defesa de territórios para acasalamento) ou por alimento pode resultar em defesas de territórios (PARZEFALL & TRAJANO, 2010). Neste caso, Hausberg (1995) argumenta que o comportamento agressivo é novo e evoluiu como uma resposta adaptativa à vida na escuridão permanente. Além disso, machos podem competir dentro de um grupo social para estabelecer hierarquias (geralmente relacionados ao tamanho corporal e força física - PARZEFALL & TRAJANO, 2010).

Apesar dos vários estudos comportamentais com peixes troglóbios brasileiros, somente *P. krontei* foi intensivamente estudado quanto ao comportamento agonístico: a dominância é baseada primariamente no tamanho corporal, e seu comportamento agressivo é complexo, o qual pode estar relacionado com a competição por alimento no ambiente hipógeo (TRAJANO, 1991). Dessa forma, há para o país uma carência de trabalhos enfocando o comportamento agonístico de peixes troglóbios, abordado no presente trabalho.

Assim, o presente capítulo traz os resultados relacionados ao estudo do comportamento agonístico de bagres copionodontíneos subterrâneos: *Glaphyropoma spinosum* Bichuette, Pinna e Trajano, 2008 e a nova espécie *Copionodon* sp. (M. E. BICHUETTE, com. pess.). Estas espécies são endêmicas da Chapada Diamantina, Bahia central, coexistindo em cavernas areníticas/quartzíticas. Estes casos de coexistência são raros em termos mundiais e configuram uma ótima oportunidade para o desenvolvimento de estudos agonísticos, uma vez que a competição entre espécies similares pode ser mais intensa no ambiente subterrâneo que no epígeo, devido à base trófica limitada (TRAJANO et al., 2002). A espécie epígea sintópica às duas supracitadas, *Copionodon orthiocarinatus* Pinna, 1992, foi utilizada como comparação no estudo, a fim de se estabelecer se as diferenças observadas podem ser relacionadas à adoção do modo de vida subterrâneo. Ainda, as unidades comportamentais exibidas pelas três espécies foram descritas e quantificadas.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

Em laboratório, os bagres são mantidos em grupos intraespecíficos de 10 a 15 indivíduos por aquário. Através de observações iniciais, utilizando-se o método de *ad libitum* (ALTMANN, 1973), notou-se o estabelecimento de uma hierarquia para alguns grupos, de modo que se reconhecia facilmente os indivíduos subordinados e dominantes. Uma vez que a experiência de lutas prévias influencia os tipos de comportamento agressivo (HSU & WOLF, 2000), para a

manutenção das condições equivalentes de briga observadas para ambos os indivíduos do par, foram realizados pareamentos do tipo dominante x dominante e submisso x submisso provenientes de aquários diferentes, já que a experiência de perdedor diminui a probabilidade de o indivíduo iniciar um confronto e aumenta a tendência de retroceder em investidas do opositor, enquanto a experiência de vencedor aumenta a chance deste iniciar a briga (HSU & WOLF, op. cit.).

Os testes comportamentais foram realizados entre 8:00 e 18:00 h, na mesma sala em que os animais eram mantidos. A observação do comportamento agonístico foi realizada em média seis a oito meses após a chegada dos espécimes ao laboratório. Antes dos testes todos os indivíduos foram analisados quanto à coloração da pigmentação melânica cutânea e tamanho de olhos, e tiveram seus comprimentos-padrão (C.P.) medidos com paquímetro digital marca Digimess (Tabela 1), a fim de se correlacionar os resultados dos testes com as variáveis morfológicas. Foram realizados pareamentos em aquários neutros (i.e. aquários novos para ambos os indivíduos) de 20 l, com somente uma toca disponível, sem aeração nem filtro, em iluminação de 140 lux. Testes pilotos anteriores revelaram tratar-se de uma luminosidade que permitia boa visualização dos componentes comportamentais, além de não perturbar nenhuma das três espécies estudadas, pois estas aclimatavam-se rapidamente à luz. Ambos os indivíduos do par foram introduzidos ao mesmo tempo no aquário neutro e filmados continuamente desde este momento até 40 minutos após o estabelecimento da dominância. As filmagens foram realizadas com uma câmera digital, marca Sony, a uma distância de 15 cm do aquário. A dominância foi considerada estabelecida no momento em que o indivíduo submisso investia pela última vez contra o oponente, uma vez que testes pilotos revelaram que era comum que os indivíduos que apresentavam fuga ou surto natatório após uma agressão, voltassem a agredir o oponente. Este padrão de dominância também foi registrado para ciclídeos epígeos africanos *Oreochromis niloticus* Linnaeus, 1758 (FALTER, 1983) e foi utilizado como referência no presente trabalho.

Para cada espécie foram realizados quatro pareamentos: dois entre indivíduos dominantes e dois entre submissos. Uma vez que as espécies troglóbias são simpátricas e há evidências de que ocupam o mesmo nicho, foram feitos pareamentos do tipo *G. spinosum* x *Copionodon* sp. n. seguindo o mesmo esquema. Foram realizados 16 pareamentos no total, sendo quatro

pareamentos intraespecíficos e quatro entre *G. spinosum* x *Copionodon* sp. n. Todos os indivíduos utilizados para formar os pares eram adultos (Tabela 1).

Tabela 1. Indivíduos utilizados para formar os pares para o teste de comportamento agonístico. C.P., comprimento-padrão em milímetros (mm); Pigmentação, 1. Púrpuro, 2. Cinza escuro, 3. Cinza médio, 4. Cinza claro com iridescências; Condição, condição hierárquica inicial antes do início dos testes.

| Indivíduo | Espécie | C.P. (mm) | Coloração | Olhos | Condição |
|-----------|---------------------------|-----------|-----------|-------|-----------|
| 1 | <i>G. spinosum</i> | 77,3 | 1 | R | Dominante |
| 2 | <i>G. spinosum</i> | 63,0 | 1 | R | Dominante |
| 3 | <i>G. spinosum</i> | 67,0 | 1 | R | Dominante |
| 4 | <i>G. spinosum</i> | 47,2 | 1 | R | Submisso |
| 5 | <i>G. spinosum</i> | 38,5 | 1 | R | Submisso |
| 6 | <i>G. spinosum</i> | 52,7 | 1 | R | Submisso |
| 7 | <i>G. spinosum</i> | 43,8 | 1 | R | Submisso |
| 8 | <i>G. spinosum</i> | 55,0 | 1 | R | Dominante |
| 9 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 44,1 | 2 | R | Dominante |
| 10 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 47,7 | 3 | +/- D | Dominante |
| 11 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 45,3 | 3 | R | Dominante |
| 12 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 33,2 | 2 | R | Submisso |
| 13 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 46,1 | 3 | R | Submisso |
| 14 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 44,0 | 2 | R | Submisso |
| 15 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 39,2 | 3 | R | Submisso |
| 16 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 41,6 | 3 | +/- D | Submisso |
| 17 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 50,7 | 2 | R | Dominante |
| 18 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 46,3 | 4 | D | Submisso |
| 19 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 48,0 | 4 | D | Submisso |
| 20 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 49,4 | 4 | D | Submisso |
| 21 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 51,7 | 4 | D | Submisso |
| 22 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 59,9 | 4 | D | Dominante |
| 23 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 44,1 | 4 | D | Dominante |
| 24 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 49,9 | 4 | D | Dominante |

Observando os filmes foi possível identificar todos os componentes do comportamento agonístico: cada tipo de investida e reação de fuga exibidos foram descritos detalhadamente, buscando-se identificar o repertório agonístico destas espécies. Em seguida, os componentes agressivos, ou seja, aqueles relacionados com investidas, foram contabilizados, buscando-se determinar os fatores decisivos da relação de dominância. O Anexo 1 apresenta a listagem dos componentes agressivos identificados e a quantidade de vezes que foram exibidos por cada indivíduo.

Gráficos foram confeccionados para visualização dos componentes exibidos pelos dominantes e submissos. Com o objetivo de verificar-se se a variação no comprimento-padrão influencia a duração das lutas foi correlacionada a diferença entre os tamanhos corpóreos dos indivíduos de cada pareamento e o tempo total lutas através de uma regressão linear simples (ZAR, 1996).

5. RESULTADOS

Houve estabelecimento de dominância em todos os pareamentos, com exceção do par número 11 (Tabela 2). Assim, ao final de cada teste foram identificados com sucesso o indivíduo dominante e submisso. Geralmente, logo após a introdução dos indivíduos no aquário as espécies de copionodontíneos troglóbias rapidamente localizavam a toca e se escondiam nesta, enquanto os epígeos permaneciam estacionários fora desta. O comportamento agonístico manifestava-se geralmente entre um (1) e 15 minutos após a introdução dos espécimes no aquário, sendo que praticamente todas as lutas iniciaram-se com algum dos seguintes componentes agonísticos, que foram os mais frequentes nas lutas (Figuras 1-4): “passar ou nadar por cima”, “passar por baixo” ou “golpe frontal”.

Para as três espécies estudadas observou-se que as interações agonísticas ocorriam no fundo do aquário, tanto dentro quanto fora da toca. Uma vez estabelecida dominância, o subordinado apresentava tendência a nadar no fundo rente às paredes, em cima da toca ou permanecia estacionário em um canto do aquário, enquanto o dominante geralmente patrulhava o fundo ao redor da toca. Quando os indivíduos encontravam-se, ou até mesmo aproximavam-se, o subordinado imediatamente exibia comportamento de fuga, demonstrando que a relação de dominância parece ser mantida por um comportamento de evitação por parte do subordinado, e

de contínuas investidas por parte do dominante. A Tabela 2 mostra os resultados das lutas, com o tempo exibido em cada componente e o indivíduo dominante em cada pareamento.

Tabela 2. Número do pareamento; indivíduos estudados (ver Tabela 1); duração de lutas registradas para o par; indivíduo dominante e respectivo tempo de dominância. G, C e E para as espécies *Glaphyropoma spinosum*, *Copionodon* sp. n. e *Copionodon orthiocarinatus* (epígea), respectivamente; d e s para dominante e submisso respectivamente; * pareamentos nos quais houve alternância de dominância.

| Pareamento | Indivíduos | Duração das lutas | Dominância |
|------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| 1 | 6 x 4 (Gs x Gs) | 799s | *Maior 1:19:12 |
| 2 | 5 x 4 (Gs x Gs) | 713s | Maior 46:34 |
| 3 | 2 x 1 (Gd x Gd) | 145s | Maior 1:28:05 |
| 4 | 3 x 1 (Gd x Gd) | 317s | Maior 1:17:18 |
| 5 | 14 x 12 (Cs x Cs) | 206s | Maior 30:49 |
| 6 | 13 x 12 (Cs x Cs) | 34s | Maior 13:02 |
| 7 | 9 x 11 (Cd x Cd) | 89s | Maior 16:04 |
| 8 | 9 x 10 (Cd x Cd) | 336s | *Menor 23:55 |
| 9 | 18 x 19 (Es x Es) | 118s | Menor 33:50 |
| 10 | 20 x 21 (Es x Es) | 329s | Menor 1:10:19 |
| 11 | 22 x 24 (Ed x Ed) | - | - |
| 12 | 22 x 23 (Ed x Ed) | 195s | Menor 1:16:36 |
| 13 | 7 x 15 (Gs x Cs) | 15s | Menor (C) 06:04 |
| 14 | 4 x 16 (Gs x Cs) | 9s | Maior (G) 12:32 |
| 15 | 2 x 11 (Gd x Cd) | 102s | Menor (C) 30:09 |
| 16 | 8 x 17 (Gd x Cd) | 156s | Menor (C) 24:30 |

Nos pareamentos entre indivíduos da espécie *G. spinosum* todos os indivíduos maiores foram dominantes, entre indivíduos de *Copionodon* sp. n. somente em um pareamento (entre dominantes) o menor foi dominante (Tabela 2). No entanto, o teste não-paramétrico de Qui-

quadrado revelou ser pequena a diferença entre os comprimentos-padrão destes indivíduos ($p=0,03$). Nos pareamentos entre os epígeos, todos os indivíduos menores foram dominantes. Nos pareamentos interespecíficos entre *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n., somente em um pareamento o maior indivíduo foi dominante (pareamento 14 - Tabela 2).

Um etograma detalhando o comportamento agonístico foi elaborado, mostrando as 26 unidades comportamentais exibidas no pareamento. As categorias comportamentais comuns a todas as espécies estudadas encontram-se a seguir:

1. Mergulho ao fundo (“Bottom dive”): mergulho imediato do indivíduo para o fundo do aquário, a 45°, imediatamente após sua soltura no aquário de testes.
2. Surto natatório (“Speed increase”): aumento abrupto de velocidade, antecedente a perseguições ou ataques, ou como parte da atividade exploratória.
3. Ronda (“Patrolling”): inspeção persistente do chão do aquário, geralmente ao redor do abrigo. Na maioria das vezes os indivíduos saíam da toca e inspecionavam suas redondezas somente, e não o resto do aquário, retornando ao abrigo em seguida.
4. Golpe frontal (“Snout shove”): golpe desferido com a parte anterior da cabeça, contra o corpo ou nadadeiras do oponente, de força e duração variáveis.
5. Empurrão ventral (“Ventral shove”): golpe por baixo do abdômen do oponente, geralmente desferido com a cabeça, na tentativa de empurrar o peixe de cima para longe dos níveis mais baixos do aquário.
6. Mordida (“Bite”): mordida forte, geralmente nas laterais do corpo, mas também nas nadadeiras.
7. Ofegar (“Gasping”): abertura rápida, pronunciada e rítmica da boca e opérculo, com o peixe estacionário no chão do aquário, geralmente após brigas intensas e prolongadas.
8. Perseguição (“Chasing”): perseguição rápida de um indivíduo por outro, sendo que geralmente o peixe que persegue tenta tocar a nadadeira a caudal do perseguido. Este comportamento começa com um rápido aumento na velocidade do perseguidor e ocorre após contatos agressivos ou aleatórios, ou quando a presença do oponente é sentida claramente.
9. Perseguição mútua (“Mutual chasing”): movimento circular executado por ambos oponentes, com cada peixe tentando tocar a região posterior ou nadadeira caudal do outro.
10. Fuga (“Flight”): fuga iniciada com um aumento abrupto na velocidade do peixe que foge, após ataque ou contato aleatório.

11. Evitação (“Avoidance”): deslocamento para longe do oponente, variando entre guinada repentina e uma mudança de direção, seguida ou não de perseguição pelo outro indivíduo.
12. Ascensão (“Ascent”): natação ascendente do fundo para os níveis mais altos do aquário, comportamento geralmente ligado a brigas, perseguições ou evitamentos.
13. Pular (“Jumping”): tentativa de pular do aquário, às vezes na seqüência de “upwards posture”.
14. Passar ou nadar por cima: o peixe passa por cima, perpendicularmente, do oponente, ou nada durante alguns instantes sobre a região dorsal deste, geralmente quando o adversário está estacionário.
15. Passar por baixo: o indivíduo passa rapidamente por baixo da região ventral ou nadadeira caudal do oponente, geralmente quando este está estacionário ou nadando lentamente no fundo do aquário. Este comportamento difere do “Empurrão ventral” uma vez que o peixe que está embaixo não empurra o adversário para cima com a cabeça.
16. Tentativa de passar por baixo: o peixe coloca a cabeça embaixo da região ventral do oponente e faz movimentos rápidos com a nadadeira caudal, em claras tentativas de forçar a passagem sob o adversário, geralmente quando este está estacionário.
17. Tentativa de passar por cima: o peixe coloca a cabeça sobre a região dorsal do oponente, perpendicularmente a este, e faz movimentos rápidos com a nadadeira caudal, numa clara tentativa de passar por cima do adversário, que geralmente se move de forma sinusóide, impedindo que o outro passe efetivamente por cima de seu corpo.

Já as categorias comportamentais comuns às espécies *G. spinosum* e *C. orthiocarinatus* encontram-se descritas abaixo.
18. Beliscão (“Nip”): mordidas múltiplas, rápidas e fracas sobre partes do corpo, que não causam danos aparentes ao receptor.
19. Cabeçada (“Head shove”): golpes únicos ou repetidos com a parte lateral da cabeça no corpo do oponente, geralmente ocorrem quando ambos os indivíduos estão nadando ou estacionários lado a lado.
20. Jogo de corpo (“Lateral shove”): golpe de força e duração variáveis, com todo o corpo, quando os peixes estão nadando lado a lado, nem sempre recíproco.
21. Empurrão: o agressor encosta a região anterior do focinho em alguma parte do corpo do oponente (geralmente na região lateral da cabeça ou tronco, ou nadadeira caudal) e nada empurrando o adversário para frente.

22. Apoiar a cabeça: o agressor apóia a cabeça sobre alguma parte do corpo do oponente (geralmente cabeça, região dorsal ou nadadeira caudal) e ambos permanecem estacionários desta forma por alguns segundos ou até minutos. Geralmente ocorre quando o oponente está estacionário.

O comportamento comum às espécies troglóbias é o descrito abaixo.

23. Engalfinhamento: movimento circular muito rápido no qual ambos os indivíduos ficam atracados um ao outro, mordendo-se. Geralmente ocorre após uma série de ataques desferidos pelos dois peixes.

Os comportamentos apresentados exclusivamente por indivíduos epígeos encontram-se a seguir.

24. Postura vertical (“Upwards posture”): pausa prolongada em posição vertical, com a cabeça apontada para a superfície da água, e a barriga encostando na parede do aquário. O peixe mantém esta posição por movimentos lentos da nadadeira caudal, ocasionalmente afundando passivamente no chão onde fica imóvel por alguns segundos, com a ponta da nadadeira caudal tocando o fundo. Comportamento apresentado geralmente por submissos, após a luta.

25. Apoiar a nadadeira caudal: o agressor apóia a nadadeira caudal sobre alguma parte do corpo do oponente, geralmente sobre a cabeça, e ambos permanecem desta forma por alguns segundos ou minutos.

Uma categoria comportamental foi observada somente para os pareamentos de *G. spinosum*, sendo exclusiva a esta espécie:

26. Passar raspando: o agressor passa perpendicularmente ao oponente, raspando sua lateral no focinho ou nadadeira caudal do adversário, quando este está estacionário.

O comportamento “postura vertical” foi observado exclusivamente por subordinados, e por este motivo, foi considerado como comportamento exclusivo de submissos. Já o comportamento “perseguição” foi observado exclusivamente nos dominantes de cada par, para todas as espécies, e por isso foi considerado exclusivo de dominantes. O restante dos comportamentos foi observado, com frequências variáveis, tanto para submissos quanto dominantes de pelo menos um pareamento, e por isso podem ser considerados como exibições comuns, cuja aparição poderia ser relacionada tanto aos ataques de agressividade quanto à manutenção do *status* dominante ou subordinado. O número elevado de unidades comportamentais sugere complexidade de comportamento agonístico para as três espécies estudadas.

De modo geral, observou-se que as espécies troglóbias, *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n., apresentaram interações agonísticas mais acentuadas e complexas nos pareamentos intra-específicos (Figuras 1 e 2), apresentando intolerância acentuada a coespecíficos e comportamento de defesa territorial bem estabelecido (no caso, da toca). Suas investidas e reações eram extremamente rápidas e violentas, e após o estabelecimento da dominância os subordinados geralmente paravam de entrar na toca, e a partir deste momento era comum que o dominante saísse do abrigo e se dirigisse ao submisso para agredi-lo.

Ainda comparando ambas as espécies troglóbias em pareamentos intra-específicos, observou-se que o grande tempo gasto em lutas (Tabela 2) indica que *G. spinosum* é mais agressiva e despende mais tempo para estabelecer a dominância que *Copionodon* sp. n. *G. spinosum* também apresenta territorialismo mais evidente e um repertório agressivo mais complexo tanto qualitativa quanto quantitativamente (Figura 1). Ou seja, para estabelecer a dominância, os indivíduos de *G. spinosum* espécie fazem investidas mais longas, exibindo um repertório maior de componentes agressivos, além de um número maior de agressões. Os resultados ainda mostram que aparentemente não há correlação entre os aspectos morfológicos (olhos e pigmentação) com o comportamento agonístico exibido pelas espécies aqui estudadas (Tabelas 1, 2).

Nos pareamentos entre as espécies troglóbias, ou seja, *G. spinosum* x *Copionodon* sp. n., observou-se que a última foi dominante em 75% dos testes e, em relação aos pareamentos intra-específicos, observou-se que houve uma diminuição expressiva nas durações de lutas e tempos de estabelecimento de dominância (Tabela 2). O repertório de comportamentos agressivos foi muito pequeno e com poucas investidas (Figura 4). Apesar da dominância muitas vezes ser estabelecida rapidamente, notou-se que tanto as investidas quanto as reações eram muito menos agressivas e mais lentas, sendo comum toques ao acaso, enquanto exploravam o ambiente, sem interações agonísticas. Ainda, raramente usavam a toca. Em geral, após o estabelecimento da dominância o indivíduo dominante parava de fazer investidas, e ambos passavam a explorar o ambiente.

Quanto à espécie epígea, *C. orthiocarinatus*, apesar dos altos tempos despendidos em lutas para o estabelecimento da dominância (Tabela 2), mostraram-se pouco agressivos, com investidas e reações lentas, quando comparadas as exibidas pelas demais espécies. Também se observou que eram comuns toques ao acaso, sem interações agonísticas. A defesa de território

não ficou clara, apesar de alguns indivíduos dominantes usarem a toca durante curtos períodos. Ainda, apesar de apresentar todos os comportamentos descritos no repertório, a frequência com que os exibiam era baixa, dando preferência principalmente para “golpe frontal”, “nadar por cima” e “nadar por baixo” (Figura 3).

É interessante ressaltar que somente em um pareamento, da espécie epígea *C. orthiocarinatus* (número 11, ver Tabela 2), não houve estabelecimento de dominância. Em dois pareamentos (1 e 8), observou-se uma “alternância” de dominância, na qual os indivíduos que conquistavam momentaneamente a toca não eram capazes de mantê-la, perdendo-a para o outro indivíduo. Nos demais pareamentos observou-se que o indivíduo dominante permanecia nesta condição até o fim das observações. Ainda, nos pareamentos 6 (entre *Copionodon* sp. n. - Figura 2B) e 13 (entre *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. - Figura 4A), os submissos apresentaram número maior de componentes agressivos e de investidas que os dominantes. Entretanto, estes rebatiam de forma rápida e muito agressiva, de modo que às vezes somente uma investida era suficiente para estabelecer a dominância, e o indivíduo submisso parava prontamente de agredi-lo.

Quanto ao repertório agonístico observado entre os pareamentos do tipo dominante x dominante (d x d) e submisso x submisso (s x s), percebe-se uma clara diferença em *G. spinosum*, sendo que seus submissos foram mais agressivos que os dominantes. Ao contrário, nos pareamentos *G. spinosum* x *Copionodon* sp. n. os indivíduos dominantes foram os mais agressivos. Não foi possível estabelecer um padrão para os demais pareamentos.

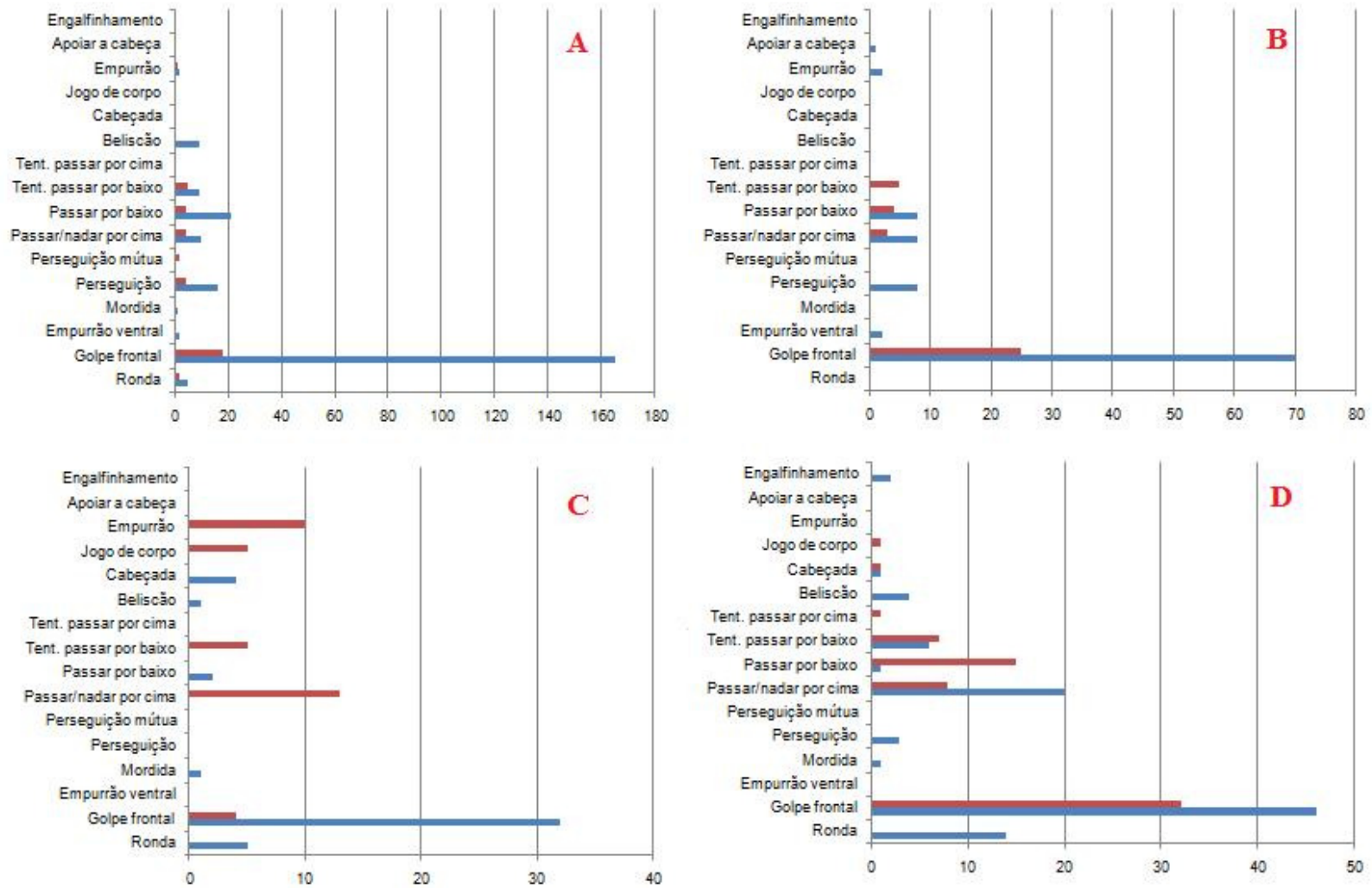


Figura 1. Somatória dos componentes agonísticos exibidos nos pareamentos entre *G. spinosum* x *G. spinosum*.
■ Dominante ■ Submisso. A. Pareamento 1, B. Pareamento 2, C. Pareamento 3, D. Pareamento 4.

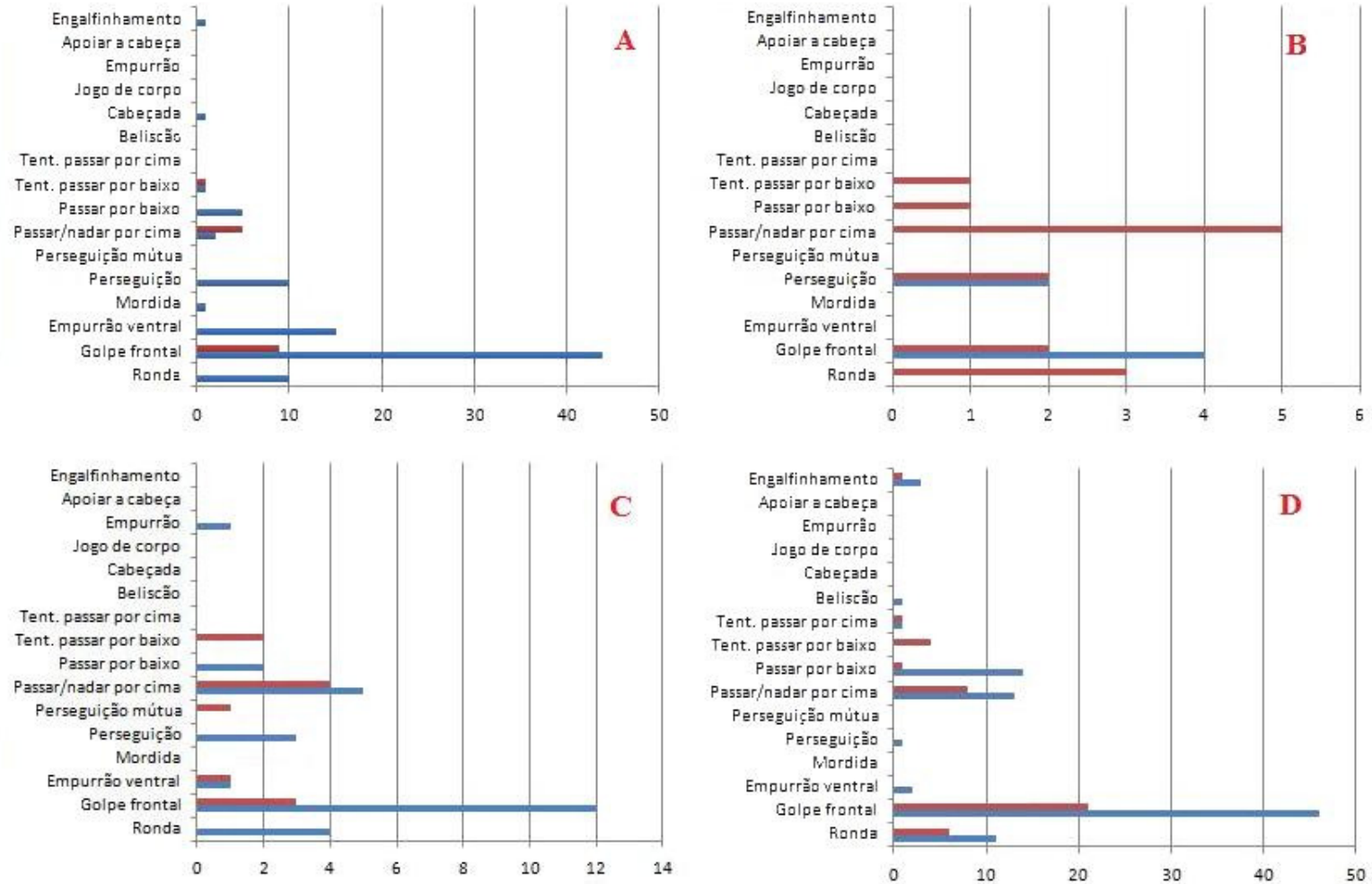


Figura 2. Somatória dos componentes agressivos exibidos nos pareamentos entre *Copionodon* sp. n. x *Copionodon* sp. n.
■ Dominante ■ Submisso. A. Pareamento 5, B. Pareamento 6, C. Pareamento 7, D. Pareamento 8.

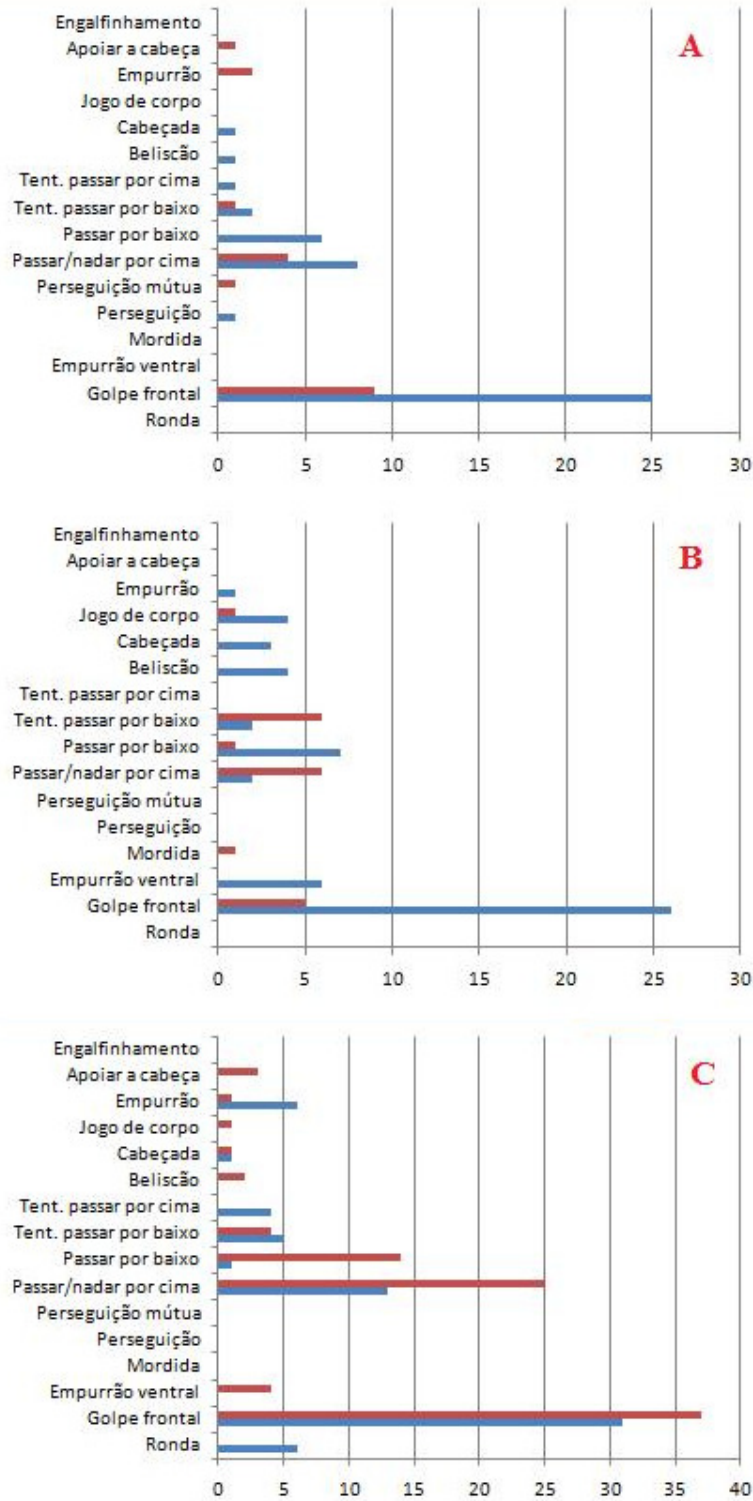


Figura 3. Somatória dos componentes agressivos exibidos nos pareamentos entre *C. orthiocarinatus* x *C. orthiocarinatus*. ■ Dominante ■ Submisso. A. Pareamento 9, B. Pareamento 10, C. Pareamento 12.

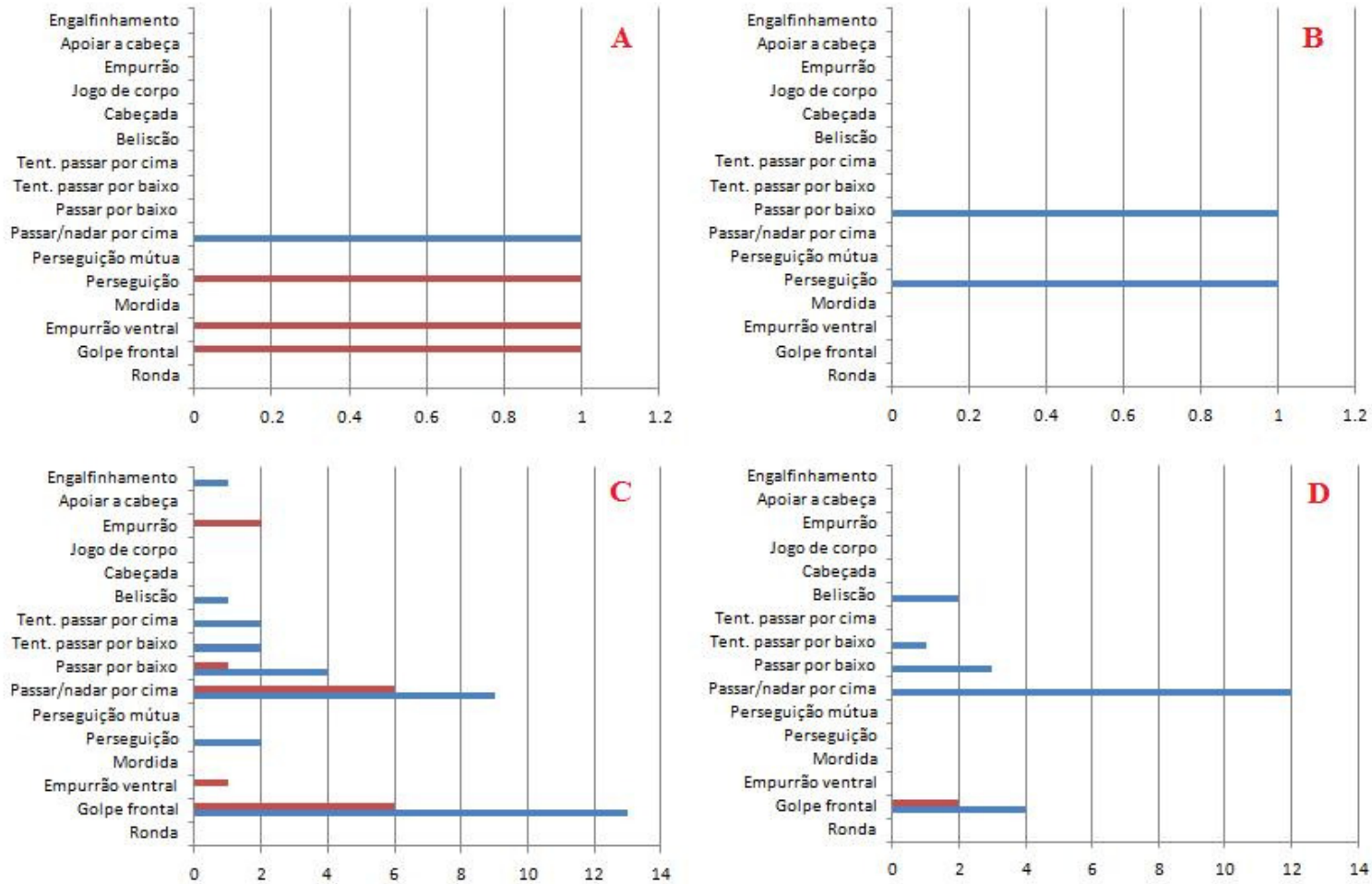


Figura 4. Somatória dos componentes agressivos exibidos nos pareamentos entre *G. spinosum* x *Copionodon* sp. n. ■ Dominante ■ Submisso. A. Pareamento 13, B. Pareamento 14, C. Pareamento 15, D. Pareamento 16.

O teste de regressão linear indicou, para os pareamentos intraespecíficos, uma relação inversamente proporcional entre a diferença de tamanho corpóreo e duração total das lutas, ou seja, quanto mais próximos os comprimentos-padrões dos indivíduos do par, mais tempo de luta é necessário para se estabelecer a dominância (Figura 5 A-C). Já o contrário foi observado para o pareamento *G. spinosum* x *Copionodon* sp. n.: quanto mais próximos os comprimentos-padrões dos indivíduos do par, menor é o tempo de luta (Figura 5 D).

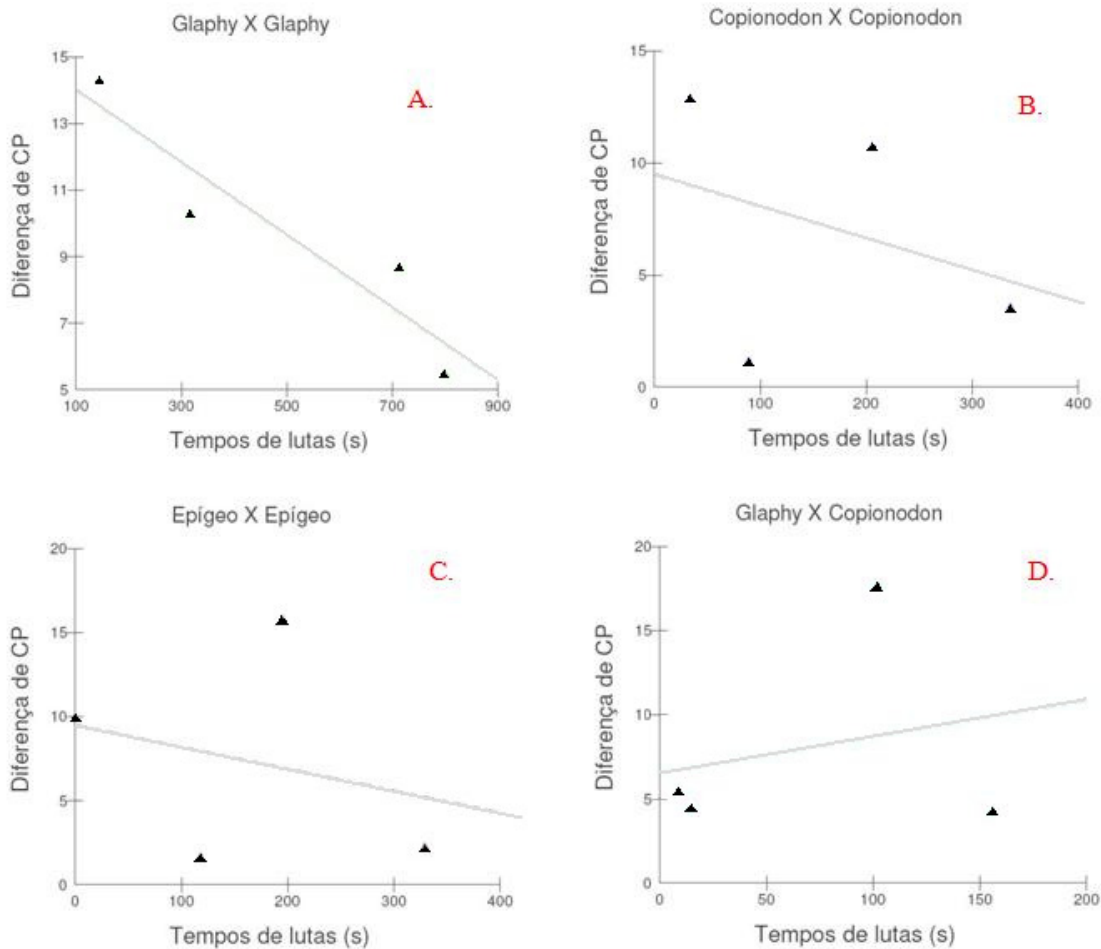


Figura 5. Regressão linear entre diferenças de comprimentos-padrão (mm) entre os pares e os tempos de lutas (s). A. Pareamento intra-específico de *G. spinosum*, B. Pareamento intra-específico de *Copionodon* sp. n., C. Pareamento intra-específico de *C. orthiocarinatus*. D. Pareamento *G. spinosum* X *Copionodon* sp. n.

6. DISCUSSÃO

A dominância nos copionodontíneos subterrâneos é baseada no tamanho corpóreo e ocupação da toca. Esta relação parece ser mantida por um comportamento de evitação por parte do subordinado, e de contínuas investidas por parte do dominante. Observações em laboratório corroboram esta idéia: os peixes troglóbios dominantes, sempre os maiores do grupo, selecionavam uma toca do aquário e a usavam continuamente, defendendo-a dos subordinados, que aparentemente não possuíam um território específico e eram atacados pelo dominante em qualquer lugar do aquário. O mesmo foi descrito para o bagre epígeo *P. transitoria* (TRAJANO, 1991). Vários fatores podem estar relacionados com a defesa de território, entre eles, a competição por parceiros sexuais (defesa de territórios para acasalamento) ou por alimento (PARZEFALL & TRAJANO, 2010). Além disso, machos podem competir dentro de um grupo social para estabelecer hierarquias, sendo que estas geralmente estão relacionadas ao tamanho corporal e força física (PARZEFALL & TRAJANO, op. cit.).

Quanto à espécie epígea *C. orthiocarinatus*, não foi possível estabelecer os fatores determinantes do estabelecimento da dominância. O fato de somente os indivíduos menores serem mais agressivos pode ser reflexo de um simples viés: poucos indivíduos foram testados, e o resultado encontrado pode ser consequência de variabilidade na resposta e personalidades. Laland e colaboradores (2003) mostraram que os peixes possuem personalidades distintas e que isto pode influenciar em seu comportamento agonístico.

Apesar de cada espécie apresentar suas peculiaridades, de maneira geral o repertório do comportamento agonístico dos copionodontíneos é similar ao descrito para *P. kronei*, *P. transitoria* Miranda Ribeiro, 1907 (TRAJANO, 1991), *Uegitglanis zammaranoi* (BERTI et al., 1983), *Ictalurus* spp. (TODD, 1971) e *Rhamdella minuta* (SAZIMA & POMBAL-JR., 1986). Este repertório corrobora, em parte, o padrão agonístico de siluriformes sugerido por Parzefall e Trajano (2010): natação em zig-zag, batidas laterais com focinho, mordidas, perseguições, fuga, evitação e natação subordinada.

No entanto, observou-se que o repertório das espécies troglóbias estudadas aqui é mais rico e complexo que outras espécies intensivamente estudadas, por exemplo, *P. kronei* (TRAJANO, 1991) e *Uegitglanis zammaranoi* (BERTI et al., 1983), uma vez que dos 31 comportamentos observados, nove são novos: “passar ou nadar por cima”, “passar por baixo”, “tentativa de passar por baixo”, “tentativa de passar por cima”, “empurrão”, “apoiar a cabeça”,

“engalfinhamento”, “apoiar a nadadeira caudal” e “passar raspando”. Infelizmente, o comportamento agressivo de nenhuma destas espécies foi quantificado, impedindo que comparações mais conclusivas sejam realizadas.

A variação do tamanho corpóreo dos copionodontíneos influencia a rapidez com que a dominância é estabelecida, sendo que lutas nas quais os indivíduos possuem tamanhos corpóreos muito distintos tendem a ser mais rápidas que aquelas nas quais os indivíduos têm tamanhos semelhantes.

Comparando-se com a espécie epígea, as interações agonísticas são mais intensas entre as espécies subterrâneas de copionodontíneos, os quais apresentam comportamento territorial e são muito intolerantes a coespecíficos, além de possuírem um repertório muito rico de comportamentos agressivos. O mesmo padrão foi encontrado para os balitorídeos *N. troglotataratus* (TRAJANO & BOROWSKY, 2003). A manutenção ou até mesmo o aumento do comportamento agonístico em peixes troglóbios é comum, devido provavelmente à grande competição intraespecífica por comida no hábitat cavernícola (PARZEFALL & TRAJANO, 2010). Como exemplo, pode-se citar *P. kronei* (TRAJANO, 1991) e *Ancistrus cryptoptalmus* (TRAJANO & SOUZA, 1994). Entretanto, considerando-se que *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. exibiram uma alta tolerância a indivíduos da outra espécie, pode-se presumir que as espécies troglóbias aqui estudadas não competem entre si, pelo menos não por tocas. Já a espécie epígea *C. orthiocarinatus* é pouco agressiva, provavelmente devido à abundância de alimento ou espaço, ou mesmo ambos fatores, em seu ambiente natural.

Existe uma clara diferença entre os comportamentos agonísticos apresentados pelas três espécies estudadas. O fato de o comportamento das espécies subterrâneas ser mais complexo e agressivo que o exibido pela epígea nos permite levantar algumas hipóteses. Uma delas seria a possibilidade de que o comportamento agonístico seria resultado da manutenção do comportamento de seus ancestrais, ou de novas aquisições evolutivas. Seguindo este raciocínio, um ancestral epígeo putativo dos copionodontíneos subterrâneos, vivendo em um ambiente com regime seletivo de restrição espacial ou alimentar, desencadearia um comportamento agonístico complexo, e, após seu isolamento no meio hipógeo, os copionodontíneos manteriam este padrão comportamental. No caso de aquisições novas, o cenário seria o oposto, sendo que o ancestral putativo viveria em um ambiente epígeo rico em alimento e sem restrição espacial e, neste caso, após o isolamento no meio hipógeo, novos componentes do comportamento agonístico surgiriam

nas espécies subterrâneas em resposta a processos de competição espacial ou por recursos alimentares. Esta última possibilidade foi discutida por Bechler (1983) para explicar o aumento do comportamento agressivo em *Chologaster agassizi* Putnam, 1872 e *Amblyopsis spelaea* DeKay, 1842. Várias evidências apontam o comportamento agonístico como importante na defesa de um suprimento de alimento (BECHLER, 1983). Essas novas aquisições consistiriam em caracteres construtivos, resultados de uma transformação decorrente da seleção natural (WILKENS, 2010). No entanto, estas alternativas só podem ser consideradas quando esta espécie for colocada em um contexto filogenético e para validar esta hipótese, estudos com grupos externos devem ser efetuados.

Por fim, ainda quanto aos componentes comportamentais exibidos, vale ressaltar que os comportamentos “fricção na parede” e “ronda” também foram observados durante o comportamento espontâneo das espécies aqui estudadas (ver Capítulo IV), sendo que este último também foi observado no comportamento espontâneo de *P. krontei* (TRAJANO, 1989). O comportamento “postura vertical” foi exibido exclusivamente por subordinados epígeos, indicando que possivelmente seja uma exibição visual de submissão. Ainda, é interessante ressaltar que o comportamento “apoiar a nadadeira caudal” foi apresentado exclusivamente por ambos os indivíduos epígeos do pareamento 11, no qual a dominância não foi estabelecida.

7. CONCLUSÕES

- Existe uma nítida diferença entre o comportamento agonístico das espécies troglóbias e a epígea estudadas: ao contrário da espécie epígea *C. orthiocarinatus*, os copionodontíneos subterrâneos *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. apresentam comportamento agonístico mais complexo e agressivo, territorialidade e alta intolerância a coespecíficos.
- a alta tolerância interespecífica exibida pelas espécies troglóbias pode estar relacionada com a elevada oferta de alimento no ambiente hipógeo ou mesmo a ausência de competição por não haver sobreposição de nicho. A alta agressividade intraespecífica pode ser consequência da territorialidade, em um contexto espacial (tocas), alimentar ou mesmo seleção sexual, já que não foram identificados quais indivíduos eram machos ou fêmeas, devido ausência de dimorfismo sexual.

- quanto à *C. orthiocarinatus*, a alta tolerância a coespecíficos e a ausência de territorialidade acentuada podem ser explicadas pelo alimento não escasso no meio epígeo, além de espaço irrestrito.
- é possível que o comportamento agonístico das espécies subterrâneas seja resultado da manutenção do comportamento de seus ancestrais, ou de novas aquisições evolutivas.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, p. 27-267.
- BECHLER, D. L. 1983. The evolution of agonistic behavior in Amblyopsid fishes. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, v. 12, p. 35-42.
- BERTI, R.; ERCOLINI, A.; CIANFANELLI, A. 1983. The aggressive behaviour repertoire of an anolphtalmic phreatic fish from Somalia. **Experientia** **39**. Birkhäuser Verlag. CH-4010.
- BROWN, C.; LALAND, K.; KRAUSE, J. **Fish cognition and Behaviour**. Cambrigde: Wiley-Blackwell, 472p.
- ERCOLINI, A.; BERTI, R.; CIANFANELLI, A. 1981. Aggressive behaviour repertoire of an anolphtalmic phreatic fish from Somalia. In: TRAJANO, E. 1991. The agonistic behaviour of *Pimelodella kronei*, a troglobitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). **Behavioural Processes**, v. 23, p. 113-124.
- FALTER, U. 1983. Les comportements agonistiques de *Sarotherodon niloticus* (Pisces, Cichlidae) et la signification évolutive de l'incubation buccale. **Bulletin de La Classe des Sciences Academie Royale de Belgique**, v. 69, n.10, p. 566-593.
- HAUSBERG, C. 1995. Das aggressions verhalten von *Astyanax fasciatus* (Characidae, Teleostei): zur ontogenie, genetic, and evolution der epigäischen und hypogäischen form. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- HSU, Y; WOLF, L. L. 2001. The winner and loser effect: what fighting behaviours are influenced? **Animal Behaviour**, v. 61, p. 777-786.
- LANGHECKER, T. G.; NEUMANN, B.; HAUSBERG, C.; PARZEFALL, J. 1995. Evolution of the optical releasers for aggressive behavior in cave-dwelling *Astyanax fasciatus* (Teleostei, Characidae). **Behavioural Processes**, v. 34, n. 2, p. 161-167.

- LALAND, K. N.; BROWN, C.; KRAUSE, J. 2003. Learning in fishes: from three-second memory to culture. **Fish and Fisheries**, v. 4, p. 199-202.
- PARZEFALL, J.; TRAJANO, E. 2010. Behavioral Patterns in Subterranean Fishes. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- SAZIMA, I.; POMBAL-JR., J. 1986. Um albino de *Rhamdella minuta*, com notas sobre comportamento (Osteichthyes, Pimelodidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 46, n. 2, p. 377-381.
- TODD, J. H., 1971. The chemical languages of fishes. In: TRAJANO, E. 1991. The agonistic behaviour of *Pimelodella kronei*, a troglobitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). **Behavioural Processes**, v. 23, p. 113-124.
- TRAJANO, E. 1989. Estudo do comportamento espontâneo e alimentar e da dieta do bagre cavernícola, *Pimelodella kronei*, e seu provável ancestral epígeo, *Pimelodella transitoria* (Siluriformes, Pimelodidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 49, n. 3, p. 757-769.
- TRAJANO, E. 1991. The agonistic behaviour of *Pimelodella kronei*, a troglobitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). **Behavioural Processes**, v. 23, p. 113-124.
- TRAJANO, E.; BOROWSKY, R. 2003. Biological rhythms in cavefishes from Thailand. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- TRAJANO, E.; SOUZA, A. M. 1994. Behaviour of *Ancistrus cryptophthalmus*, an armoured blind catfish from caves of central Brazil, with notes on syntopic *Trichomycterus* sp. (Siluriformes, Loricariidae, Trichomycteridae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 21, p. 151-159.
- TRAJANO, E.; MUGUE, N.; KREJCA, J.; VIDTHAYANON, C.; SMART, D.; BOROWSKY, R. 2002. Habitat, distribution, ecology and behavior of cave batilorids from Thailand (Teleostei: Cypriniformes). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, Germany, v. 13, n. 2, p. 169-184.
- WILKENS, H. 2010. Genes, modules and the evolution of cave fish. **Heredity**, p. 1-10.
- ZAR, J. H. 1996. **Biostatistical analysis**. New Jersey: Prentice-Hall International, 662 p.

CAPÍTULO IV

COMPORTAMENTO ESPONTÂNEO, ALIMENTAR E REAÇÃO A ESTÍMULOS MECÂNICOS DOS BAGRES COPIODONTINAE PINNA, 1992 (SILURIFORMES, TRICHOMYCTERIDAE) DA CHAPADA DIAMANTINA, BAHIA CENTRAL

1. RESUMO

No presente trabalho foram estudados os comportamentos espontâneo, alimentar e a reação a estímulos mecânicos das espécies subterrâneas de copionodontíneos *G. spinosum* e a nova espécie de *Copionodon* da Chapada Diamantina, Bahia central. Para verificar especializações e modificações relacionadas ao isolamento no meio subterrâneo, os resultados foram comparados com dados obtidos para a espécie epígea sintópica *C. orthiocarinatus*. O comportamento espontâneo focou observações naturalísticas (*ad libitum*) e em laboratório, onde os testes tiveram duração de uma hora, cronometrando-se os seguintes componentes comportamentais: entocado, estacionário fora da toca, natação no fundo, coluna d'água, superfície e na parede do aquário. *G. spinosum* é fortemente criptobiótica, esta resposta pode ser reflexo do seu acentuado territorialismo. Já *Copionodon* sp. n. é preferencialmente bentônica. As espécies subterrâneas não estendem seu comportamento exploratório para a coluna d'água, ao contrário do observado para outros peixes troglóbios que possuem parentes bentônicos. Uma vez que o uso do espaço por ambas é diferente, pode-se presumir que estas não ocupam o mesmo nicho espacial. Os epígeos *C. orthiocarinatus* também possuem hábitos criptobióticos e bentônicos, o aumento na atividade exploratória na fase clara do dia pode ser consequência da pressão de predação. O comportamento alimentar foi estudado individualmente, em laboratório, onde cada indivíduo foi isolado em seu próprio aquário. Cronometraram-se os tempos de alerta, procura, captura e ingestão do alimento que lhe era oferecido. Os exemplares epígeos possuem vantagens funcionais em relação aos troglóbios, mostrando-se mais eficientes na localização, captura e ingestão do alimento. No caso das espécies troglóbias, a eficiência alimentar possivelmente está sendo influenciada pela abundância em alimento presente nas cavernas de Igatu, diferentemente do observado em geral para peixes troglóbios no mundo. A reação a estímulos mecânicos foi testada por meio de estímulos bruscos, aplicados na superfície d'água com uma haste vibratória (frequência de 150 Hz). Todas as espécies apresentaram reações fóbicas acentuadas, tais como surtos natatórios, tentativa de pular do aquário ou cavar um buraco no substrato para se esconder. As respostas exibidas por *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. podem estar associadas à vida em isolamento no ambiente hipógeo, tais como os distúrbios que grandes enchentes causam em épocas chuvosas. Já as reações fóbicas acentuadas exibidas por *C. orthiocarinatus* devem estar relacionadas, além das enchentes, à pressão de predação.

Palavras-chave: Comportamento espontâneo, comportamento alimentar, reação a estímulo mecânico, *Glaphyropoma*, *Copionodon*.

2. ABSTRACT

In this study we analyzed the spontaneous and feeding behaviour, plus reaction to mechanical stimuli, of the subterranean copionodontines *G. spinosum* and the new *Copionodon* sp. species, from Chapada Diamantina, central Bahia. In order to verify specialization and modification related to the isolation in the subterranean environment, the results were compared to those obtained for the syntopic epigeal species *C. orthiocarinatus*. The spontaneous behaviour was analysed through naturalistic (*ad libitum*) and laboratory observation, where the tests were one hour long and we timed the following behavioural components: hiding, stationary outside shelter, swimming at the bottom, at water column, at surface and at the aquarium wall. *G. spinosum* is strongly cryptobiotic, this response may be a reflex of its accentuated territorialism. *Copionodon* sp. n. is preferentially benthic. The subterranean species do not expand their exploratory behaviour to water column, unlike other troglobite fishes observed, which possess benthonic relatives. Since their use of space is different, one can assume that these species do not occupy the same spacial niche. The epigeal *C. orthiocarinatus* also has cryptobiotic and benthonic habits: the higher exploratory activity during the day may be a consequence of the predation pressure. The feeding behaviour was studied individually, in laboratory, where each individual was isolated in its own aquarium. We timed the alert, seek, capture and ingestion times after food was offered to it. The epigeal fish have functional advantages, compared to the troglobite ones, showing more efficiency at food localization, capture and ingestion. Concerning the troglobitic species, the feeding efficiency is possibly under influence of the food abundance present in Igatu caves, differently from what was generally observed for troglobitic fishes worldwide. The reaction to mechanical stimuli was analyzed by abrupt stimuli means, applied at water surface using a vibratory stem (150 Hz frequency). All species presented accentuated phobic reactions, such as natatory outbreaks, attempts to jump out of the aquarium or even to dig a hole in the substratum to hide. The *G. spinosum* and *Copionodon* sp. n. responses may be associated to life in isolation at the hypogean environment, such as disturbances that the great floods cause in rainy periods. The accentuated phobic reactions exhibited by *C. orthiocarinatus* may be related to predation pressure, as well as the floods.

Key words: spontaneous behaviour, feeding behaviour, reaction to mechanical stimuli, *Glaphyropoma*, *Copionodon*.

3. INTRODUÇÃO

Para sobreviver e colonizar efetivamente o meio hipógeo é necessário que as espécies subterrâneas sejam capazes de se reproduzir e encontrar alimento nesse meio, sem a ajuda da visão (TRAJANO, 1989). Geralmente, organismos subterrâneos dependem de alimentos trazidos do meio epígeo e é comum observar em ambientes hipógeos, principalmente os freáticos, uma menor quantidade de alimento comprando-se aos ambientes superficiais (HÜPPOP, 1987). Em relação ao problema da alimentação, observam-se em certos peixes troglóbios algumas especializações comportamentais: em condições de escassez alimentar e ausência de predadores visualmente orientados, como geralmente é o caso dos ambientes subterrâneos, são favorecidos os comportamentos que aumentem a eficiência alimentar (BICHUETTE, 2003).

Uma das especializações comportamentais está relacionada ao comportamento espontâneo. Este comportamento, que constitui o uso do espaço, ou seja, a preferência por micro-habitats, distribuição espacial (fundo, meia água e superfície), além do hábito de se entocar, é um comportamento bem estudado em peixes troglóbios. Uma utilização espacial estendida no ambiente aquático pode representar uma resposta relacionada ao regime seletivo diferenciado dos ambientes subterrâneos, por exemplo, a tendência à escassez alimentar. Estender a distribuição espacial significa aumentar a probabilidade de encontrar alimento em condições de baixas densidades de presas, especialmente se associadas a baixas taxas de predação e baixa competitividade na coluna d'água (TRAJANO, 1989). Já a redução de hábitos criptobióticos pode ser explicada pela ausência de predação visualmente orientada no ambiente subterrâneo (TRAJANO, op. cit.).

De maneira geral, observa-se para bagres troglóbios uma tendência à diminuição dos hábitos criptobióticos em paralelo com um aumento da atividade na coluna d'água (PARZEFALL & TRAJANO, 2010). Como exemplos para o Brasil, podem ser citados os bagres heptapterídeos *Pimelodella kronei* Miranda Ribeiro, 1907 (TRAJANO, 1989), *Taunayia* sp. (= *Rhamdiopsis* sp. 2, *cf.* PARZEFALL & TRAJANO, 2010) e *Rhamdiopsis krugi* Bockmann e Castro, 2010 (MENDES, 1995), e os tricomictérídeos *Trichomycterus itacarambiensis* Trajano e Pinna, 1996 (TRAJANO, 1996), *I. bambui* e *I. ramiroi* Bichuette e Trajano, 2004 (BICHUETTE, 2003), que raramente utilizam abrigos como tocas ou fendas para se esconder, e apresentam hábito não estritamente bentônico, frequentemente nadando na coluna d'água e superfície.

Outra especialização a ser considerada é o comportamento alimentar, ou seja, a eficiência na localização e captura do alimento. Alguns trabalhos têm mostrado que geralmente, as espécies de peixes troglóbias mostram-se mais eficientes na detecção e captura de alimento que as espécies epígeas aparentadas. Por exemplo, quando testados no escuro, *Astyanax fasciatus* Cuvier, 1819 (população da caverna Pachón) não só detectaram mais presas que os epígeos, como também reagiam mais rapidamente aos estímulos emitidos pelas partículas alimentares, e sua habilidade em encontrá-lo foi quatro vezes superior (HÜPPOP, 1987). Neste caso, a maior eficiência na procura do alimento se deu porque alterações comportamentais acompanharam as morfológicas. Os botões gustativos dos epígeos estão restritos à região da boca, enquanto nos troglóbios estes estão distribuídos por toda a região mandibular, cobrindo inclusive as áreas ventrais da cabeça (SCHEMMEL, 1980). Isso permitiu uma mudança comportamental por parte dos *A. fasciatus* subterrâneos, que nadam e se alimentam em um ângulo de 45° em relação ao substrato, enquanto o epígeo o faz nadando verticalmente, chegando a um ângulo de 90° (SCHEMMEL, op. cit.).

O oposto foi verificado por Trajano (1989), a qual comparando os bagres *P. kronei* com seu parente epígeo *P. transitoria* Miranda Ribeiro, 1907, não observou diferenças significativas nos tempos de procura do alimento, corroborando a hipótese de que os bagres epígeos possuem caracteres ou estados de caráter (= "pré-adaptações") que possibilitam a colonização do ambiente subterrâneo (TRAJANO, 1989). Além disso, *P. kronei*, que exibe atividade na coluna d'água, também são bons catadores na superfície, já que nadam com os barbilhões tocando a superfície da água e capturam prontamente presas nesta (TRAJANO, op. cit.). A alta eficiência alimentar registrada para os bagres tricomicterídeos *I. bambui* e *I. ramiroi* também pode estar relacionada à expansão na utilização espacial e/ou ao pouco alimento disponível nos seus ambientes, já que estas duas espécies ocupam aquíferos superiores da zona epicárstica (camada mais superficial do relevo cárstico), onde a circulação de água é lenta (água de percolação) e o alimento infiltra por partículas diminutas ou este é oriundo de fases larvais de insetos que dependem da água para reprodução, no caso, larvas de dípteros Chironomidae (BICHUETTE, 2003).

As reações ante estímulos mecânicos também representam modificações importantes para garantia da sobrevivência de organismos troglóbios. Em condições limitantes de alimento e baixa densidade de parceiros potenciais para reprodução, torna-se vantajoso investigar quaisquer estímulos que possam indicar fontes de alimento ou coespecíficos em épocas reprodutivas

(HOENEN & TRAJANO, 1995). Provavelmente devido à ausência de taxas elevadas de predação, alguns peixes troglóbios, como *P. kronei* (TRAJANO, 1989), *Rhamdiopsis krugi* (MENDES, 1995), *T. itacarambiensis* (TRAJANO, 1996) e *Astyanax fasciatus* (THINÈS et al., 1966) não mostram reações fóbicas intensas a estímulos mecânicos. Já *Taunayia* sp., que possui canais de linhas laterais cefálicas maiores, exibe forte reação de evitação ante estímulos mecânicos, o que pode estar relacionado com o fato de predadores potenciais, como traíras e outros bagres, também ocorrerem na caverna (TRAJANO & BOCKMANN, 2000). No entanto, as informações sobre esta modalidade comportamental ainda é escassa para peixes troglóbios brasileiros.

Há atualmente no Brasil 25 espécies de peixes subterrâneos (PROUDLOVE, 2010). Duas delas, *Glaphyropoma spinosum* Bichuette, Pinna e Trajano, 2008 e uma nova espécie de *Copionodon*, são endêmicas da Chapada Diamantina, Bahia central, onde coexistem em cavernas areníticas/quartzíticas. Estes casos de coexistência são raros em termos mundiais e configuram uma ótima oportunidade para o desenvolvimento de estudos alimentares, uma vez que a competição entre espécies similares pode ser mais intensa no ambiente subterrâneo que no epígeo, devido à base trófica limitada (TRAJANO et al., 2002).

Neste capítulo foram estudados aspectos do comportamento espontâneo, (tais como distribuição espacial, hábito de se entocar), alguns aspectos do comportamento alimentar (procura, localização e captura do alimento) e a reação a estímulos mecânicos na superfície d'água. As espécies objetos de estudo foram *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. As observações foram efetuadas principalmente em laboratório, complementadas com observações em seu hábitat natural. Os resultados foram comparados com os dados obtidos para a espécie epígea *C. orthiocarinatus*, a qual ocorre na mesma bacia hidrográfica das troglóbias (Paraguaçu) a fim de se verificar diferenças atribuídas à adoção do modo de vida subterrâneo.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1. ESPÉCIES ESTUDADAS

As espécies subterrâneas estudadas, *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n., apresentam modificações morfológicas relacionadas com o isolamento no ambiente subterrâneo. *G. spinosum* apresenta pequena variação intrapopulacional morfológica: aparentemente houve uma regressão da pigmentação melânica cutânea, que é geralmente homogênea, amarelo-claro, e os

olhos também são regredidos. *Copionodon* sp. n. apresenta grande variação intrapopulacional morfológica: o grau de pigmentação melânica cutânea varia de acinzentado claro a acinzentado escuro, com listras conspícuas. Os olhos podem variar de reduzidos a desenvolvidos, mas também podem ocorrer casos de um olho ser mais desenvolvido que o outro. Já a espécie epígea *C. orthiocarinatus* apresenta pequena variação intrapopulacional: coloração acinzentada, com pontos iridescentes e listras conspícuas e olhos bem desenvolvidos.

Uma vez que havia possibilidade do comportamento destas espécies estar relacionado às variações morfológicas apresentadas, todos os exemplares estudados foram medidos com paquímetro digital marca Digimess (comprimento-padrão – C.P.) e o tamanho dos olhos e o grau de pigmentação foram registrados anteriormente aos testes. Todos os testes comportamentais foram realizados entre 8:00 e 18:00 h, na mesma sala em que os animais eram mantidos.

4.2. OBSERVAÇÕES NATURALÍSTICAS

O estudo do comportamento em ambiente natural foi realizado por meio de observações diretas através do método animal-focal e *ad libitum* (ALTMANN, 1974) em quatro viagens a campo: Maio de 2009, Agosto de 2009, Maio/Junho de 2010 e Agosto de 2010. As categorias comportamentais registradas foram baseadas em protocolos de estudos comportamentais propostos em outros trabalhos (e.g., BUCK, 2000): hábito de se entocar ou se enterrar (no cascalho ou sob blocos e lâminas de cascalho), distribuição espacial (natação no fundo, coluna d'água ou superfície), hábitos gregários (formação de grupos), disponibilidade de alimento, reação a estímulos luminosos (focos intermitentes da luz da lanterna) e interações inter- ou intraespecíficas. Uma descrição geral do ambiente também era realizada: correnteza ou remanso; fundo de areia, silte, cascalho, matacões ou blocos. As observações foram realizadas para populações ocorrentes nas seguintes cavernas e rios epígeos: Gruna da Parede Vermelha, Gruna Rio dos Pombos, Sistema Torras e Sistema Morro de Alvo, Rio Coisa Boa e Rio Xavier. Os resultados obtidos foram comparados com os dos estudos de laboratório para se definir se os comportamentos exibidos neste último são naturais ou um artefato relacionado ao confinamento, além de complementar as observações na verificação de padrões comportamentais.

4.3. COMPORTAMENTO ESPONTÂNEO

Os testes do comportamento espontâneo foram realizados em média um mês após a chegada dos peixes ao laboratório. Os testes foram realizados individualmente, com 12 indivíduos de cada espécie: *G. spinosum*, *Copionodon* sp. n. e *C. orthiocarinatus*.

Cada indivíduo era colocado no aquário-teste de 50 l, com somente uma toca disponível (sem filtro nem aeração), onde permanecia aclimatando por uma hora, sob iluminação de 140 lux. Testes pilotos anteriores aos testes revelaram tratar-se de uma luminosidade que permitia boa visualização das unidades comportamentais, além de não perturbar nenhuma das três espécies estudadas, pois estas se acostumavam facilmente à luz.

Após o período de aclimação, cada espécime foi observado, sob a mesma luminosidade, por uma hora. Durante os testes cronometrou-se o tempo que cada indivíduo despendeu em cada uma das seguintes categorias comportamentais: entocado (pelo menos a metade anterior do corpo encoberta), estacionário no fundo fora da toca, natação no fundo, natação na coluna d'água, natação nas paredes e natação na superfície.

As contagens de cada categoria comportamental foram organizadas em tabelas e gráficos de frequências de ocorrência individuais. Ainda, gráficos pizza foram gerados para cada população estudada, permitindo melhor visualização dos dados.

4.4. COMPORTAMENTO ALIMENTAR

Baseando-se em estudos de comportamento alimentar do bagre epígeo *Ictalurus natalis* Lesueur, 1819 (ATEMA, 1971) e dos bagres troglóbios *P. kroni* (TRAJANO, 1989) e *Ituglanis* spp. (BICHUETTE, 2003), foram verificadas as seguintes unidades comportamentais exibidas pelos copionodontíneos: alerta, procura, captura e ingestão do alimento. Foram testados 15 espécimes ao total, sendo cinco indivíduos de cada espécie estudada.

Antes da realização dos testes os animais permaneceram sem alimentação por uma semana. Uma vez que os peixes eram mantidos em grupos intraespecíficos de até 10 indivíduos, os exemplares utilizados para os testes foram previamente isolados, durante 24 horas, em seus próprios aquários (50 l). Uma hora antes do início dos testes uma lâmpada de 140 lux era acesa sob o aquário e seu filtro desligado. Após este período de aclimação, o alimento era então colocado na superfície da água a distâncias padronizadas de 10 cm dos animais, quando estes se encontravam estacionários no fundo.

O alimento oferecido durante os testes foi o mesmo habitualmente oferecido aos exemplares mantidos em laboratório (grânulos secos de *Artemia salina* e proteína animal). Os tempos de alerta, procura até a localização e tomada efetiva do alimento foram cronometrados e os resultados foram estatisticamente analisados através da análise de variância não-paramétrica (ANOVA - ZAR, 1996). Ainda, um gráfico de médias e desvios padrões foi gerado para melhor observação dos resultados.

4.5. REAÇÃO A ESTÍMULO MECÂNICO

Os testes de reação a estímulos mecânicos foram realizados em média um ano após a chegada dos espécimes ao laboratório. Os testes foram realizados individualmente, em aquários neutros (i.e. aquários novos para todos os indivíduos) de 25 l, sem tocas disponíveis, aeração ou filtro, sob iluminação de 140 lux. Foram testados 10 indivíduos de cada espécie: *G. spinosum*, *Copionodon* sp. n. e *C. orthiocarinatus*.

Testes efetuados *a priori* mostraram que nenhuma das três espécies aqui estudadas reage a estímulos mecânicos leves na superfície da água (leves batidas na superfície da água com um lápis). Sendo assim, procurou-se aplicar um estímulo mecânico que afetasse os animais, como um estímulo mecânico brusco, a fim de simular uma enchente, comum no hábitat natural dos copionodontíneos, possuindo significado biológico para estes peixes. Após um período de aclimação de uma hora, um mixer de capuccino (mini mixer de capuccino, marca Maker Café) era utilizado para aplicar o estímulo na superfície d'água. Sua haste de metal de extremidade circular era introduzida na superfície da água, a uma distância aproximada de 20 cm acima do indivíduo a ser testado, que se encontrava no fundo do aquário. Esta haste era acoplada a um motor, que a fazia girar a aproximadamente nove mil RPM (150 Hz), de forma a gerar um *vortex* de água desde a superfície até o local onde o indivíduo se encontrava (Figura 1). Este aparelho permaneceu ligado por dois minutos, na mesma posição.

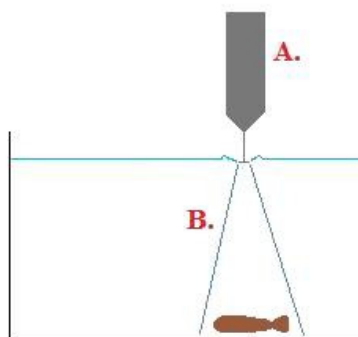


Figura 1. Esquema do aparato utilizado no teste de reação a estímulo mecânico. A. Aparelho vibratório, com haste inserida na superfície d'água; B. *Vortex* formado pelo estímulo mecânico.

Todas as reações exibidas durante este intervalo de tempo (dois minutos) e até 40 minutos após a aplicação do estímulo foram registradas, o repertório comportamental exibido pelas três espécies de copionodontíneos foi organizado em uma tabela. O tempo de reação ao estímulo mecânico apresentado por cada indivíduo também está apresentado em forma de tabela, para melhor visualização dos dados. Os tempos de reação foram analisados pelos testes não-paramétricos de Wilcoxon e Kruskal-Wallis (ZAR, 1996).

5. RESULTADOS

5.1. OBSERVAÇÕES NATURALÍSTICAS

A partir das observações realizadas em ambiente natural foi montada uma tabela descritiva e comparativa com as principais características ambientais e comportamentais das espécies subterrâneas, *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n., e da espécie epígea, *C. orthiocarinatus* (Tabela 1). Em algumas ocasiões era difícil a distinção das espécies troglóbias (*G. spinosum* e *Copionodon* sp. n.) em ambiente natural, e, nestes casos, as observações destas foram agrupadas e consideradas como comportamentos de “copionodontíneos troglóbios”.

Tabela 1. Descrição do ambiente e comportamento exibido no hábitat natural para os bagres copionodontíneos troglóbios e epígeos da Chapada Diamantina, Bahia central. **Prof.**, profundidade, **M.O.**, matéria orgânica.

| | Troglóbios | <i>C. orthiocarinatus</i> |
|-----------------------------------|---|--|
| Hábitat | Poções de 0,2 a 0,5 m de prof. , lânticos ou com correnteza variando de fraca a forte. | Rio Coisa Boa: trecho principal do rio, com correnteza variando de fraca a forte; ou poções de 0,3 a 0,7 m de prof. , lânticos ou de correnteza fraca a moderada. Rio Xavier: trecho principal do rio com correnteza variando de fraca a forte; ou poções de 0,2 a 0,4 m de prof. , lânticos ou de correnteza fraca a moderada. |
| Substrato | Rocha-mãe, areia, cascalho, seixos, matacão, pouca M.O. | Rio Coisa Boa: regato com rocha-mãe, quantidades variáveis de M.O. e areia; poções de rocha-mãe, quantidades variáveis de M.O. , seixos, cascalho e matacão. Rio Xavier: regato com rocha-mãe, quantidades variáveis de M.O. , seixos, cascalho e matacão; poções iguais ao descrito acima. |
| Atividade | Estacionários ou natação exploratória, às vezes contra-correnteza. | Preferência por natação exploratória, contra-correnteza ou ainda estacionários. |
| Distribuição espacial | Fundo, desentocados, ou escondidos sob seixos, raramente na coluna d'água. | Expostos no fundo ou escondidos sob o "teto" da rocha-mãe, raramente na coluna d'água. Preferência por áreas rasas. |
| Reação à luz | Indiferentes. | Não foi observado. |
| Reação a estímulo mecânico | Reação fóbica acentuada, fuga. | Reação fóbica acentuada, fuga. |
| Comportamento agonístico | Indivíduos maiores perseguiram e afugentaram menores, engalinhamentos. | Alguns indivíduos perseguiram e afugentaram outros, não necessariamente menores que o primeiro. |
| Hábito gregário | Solitários ou em grupos de até 46 indivíduos. | Grupos de três a 70 indivíduos, com tendência a "encardumear", raramente solitários. |

As diferentes localidades de ocorrência das espécies troglóbias apresentam basicamente as mesmas características físicas (fundo de rocha-mãe, com cascalho, matações e areia, água em geral escura e avermelhada, devido ao alto teor de matéria orgânica). Observou-se que tanto os indivíduos solitários quanto os grupos, ocorrentes em cavernas distintas, apresentaram o mesmo padrão de comportamento: natação calma e exploratória principalmente no fundo, em algumas ocasiões desentocados (expostos) ou escondidos entre seixos. Estímulos mecânicos bruscos (como por exemplo, a entrada do observador na água) geralmente eram respondidos com natação agitada à procura de abrigo ou natação contra a correnteza, em sentido mais à montante.

Quanto à espécie epígea *C. othiocarinatus*, tanto os indivíduos solitários quanto os que apresentaram hábitos gregários exibiram basicamente o mesmo padrão comportamental: natação calma e exploratória principalmente no fundo, expostos ou sob um “teto” formado pela rocha-mãe. A reação dos indivíduos a estímulos mecânicos bruscos consistia em natação agitada sempre para longe do estímulo. É interessante ressaltar que apesar das diferenças de substrato encontradas entre os dois rios (Coisa Boa e Xavier), a espécie apresentou o mesmo comportamento de natação de fundo em ambas as localidades. Ainda, não foram observadas interações com girinos ou piabas constantemente presentes nos trechos subterrâneos de rios, mesmo que estivessem próximas aos grupos de bagres.

As transcrições das anotações de campo encontram-se nos Anexos II.

5.2. COMPORTAMENTO ESPONTÂNEO

As contagens de cada categoria comportamental, resultantes do teste de comportamento espontâneo, foram organizadas em gráficos de frequências de ocorrência, a seguir (Figura 2).

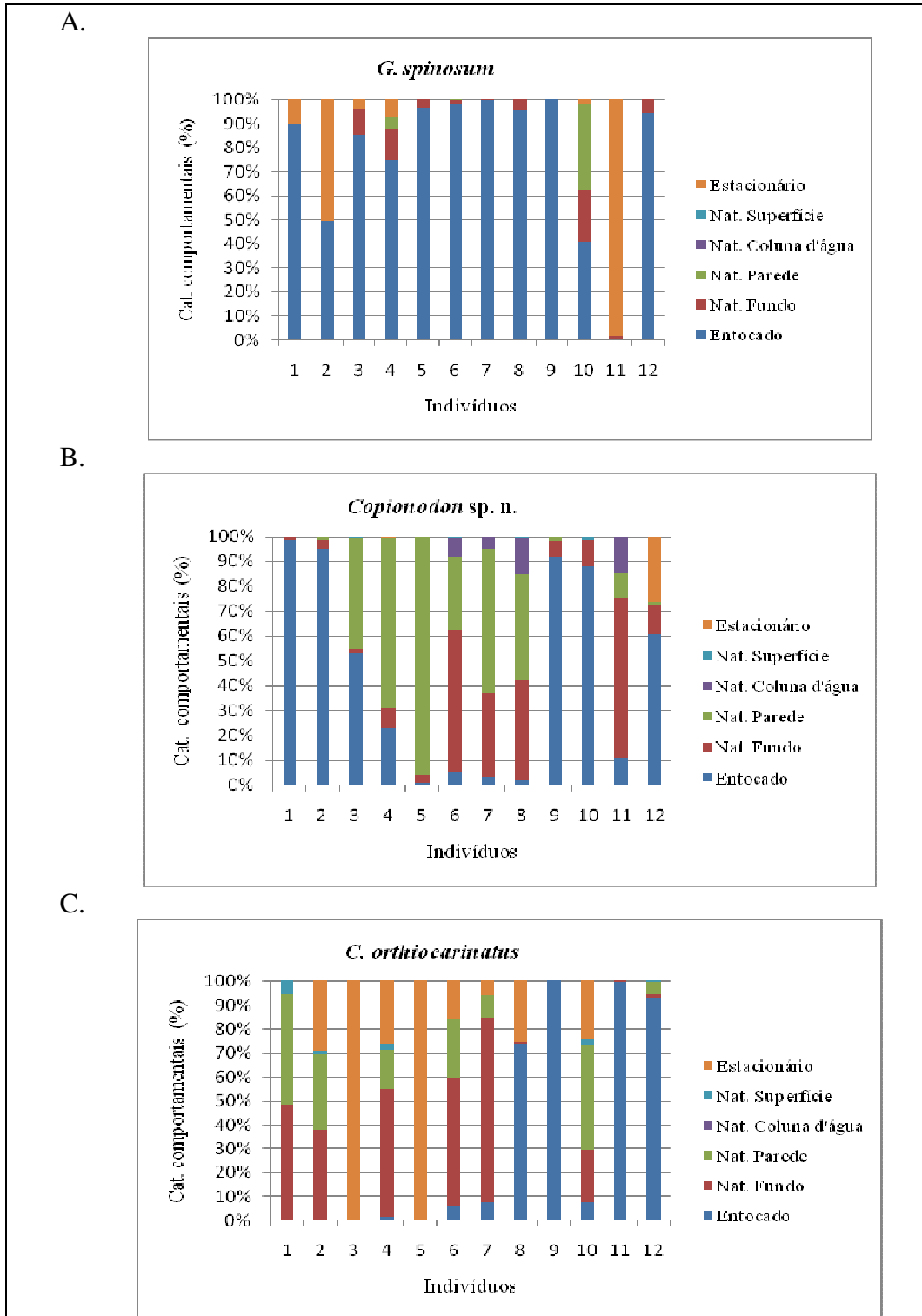


Figura 2. Frequências de ocorrência individuais das categorias comportamentais registradas para os copionodontíneos da Chapada Diamantina, Bahia central. A. *Glaphyropoma spinosum*; B. *Copionodon sp. n.*, C. *Copionodon orthiocarinatus*.

A espécie troglóbia *Glaphyropoma spinosum* apresentou a menor variabilidade intrapopulacional nos componentes de distribuição espacial, mostrando clara preferência pela categoria comportamental “entocado” (Figura 2). Já *Copionodon* sp. n. e *C. orthiocarinatus* apresentaram grande variação intrapopulacional. Em relação a esta variabilidade, resultados similares foram observados nos testes de comportamento fototático (ver Capítulo 2).

Os tempos de todos os indivíduos foram somados e são mostrados na Tabela 2, a seguir.

Tabela 2. Somatória das categorias comportamentais, em porcentagens, para cada população de bagres copionodontíneos da Chapada Diamantina, Bahia central.

| | Entocado | Nat. Fundo | Nat. Parede | Nat. Coluna d'água | Nat. Superfície | Estacionário |
|---------------------------|-----------------|-------------------|--------------------|---------------------------|------------------------|---------------------|
| <i>G. spinosum</i> | 76,9 | 5,3 | 3,4 | 0 | 0 | 14,4 |
| <i>Copionodon</i> sp. n. | 44,4 | 20,1 | 29,5 | 3,5 | 0,2 | 2,3 |
| <i>C. orthiocarinatus</i> | 32,4 | 24,7 | 14,7 | 0 | 1 | 27,2 |

A partir da Tabela 2 foram gerados gráficos pizza para cada população estudada, permitindo melhor visualização dos dados (Figura 3).

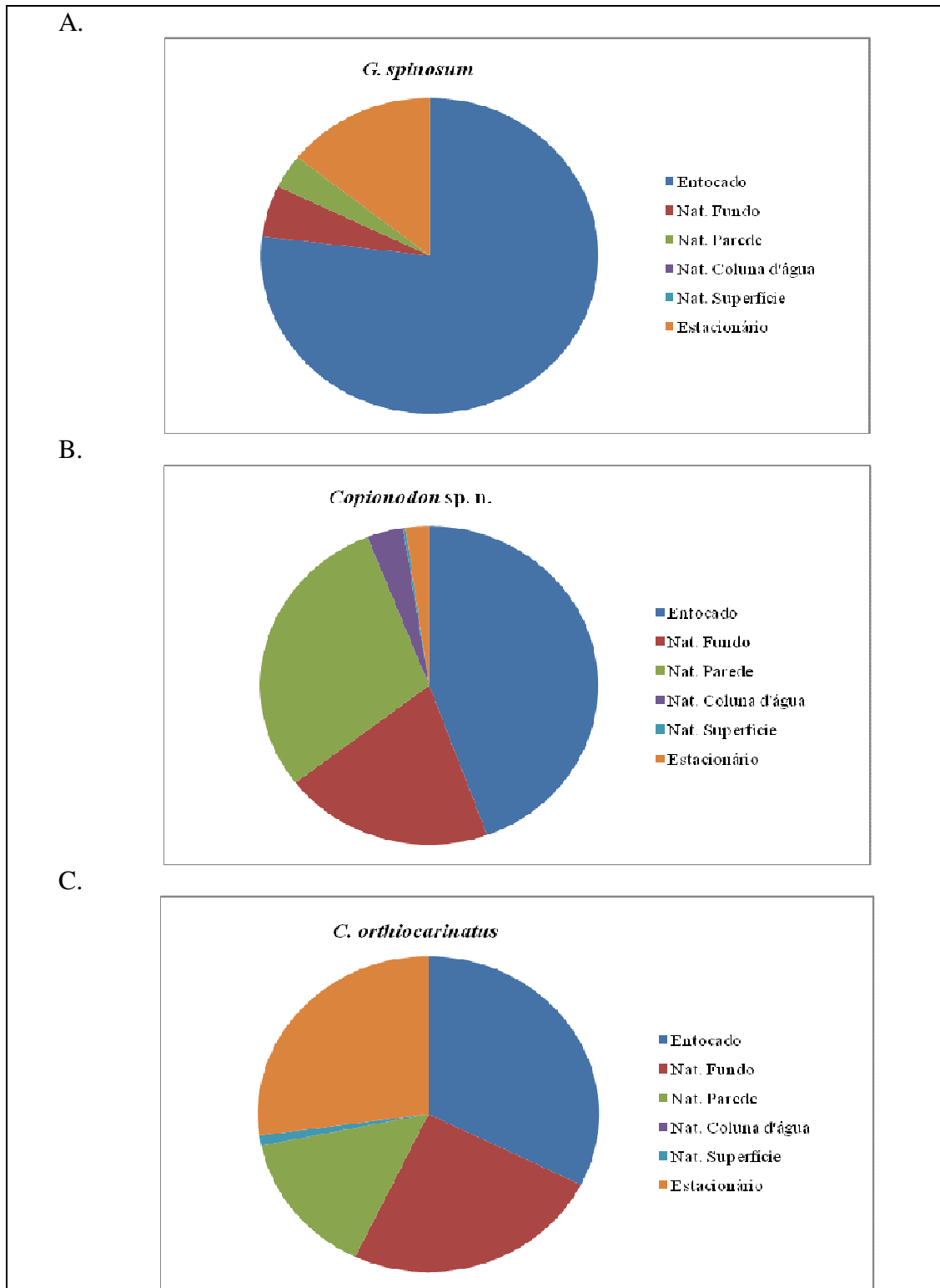


Figura 3. Somatória das categorias comportamentais exibidas pelos bagres copionodontíneos da Chapada Diamantina, Bahia central. A. *Glaphyropoma spinosum*; B. *Copionodon* sp. n., C. *Copionodon orthiocarinatus*.

Glaphyropoma spinosum é a espécie com hábitos criptobióticos mais acentuados quando comparada às demais espécies (Tabela 2 e Figura 3), sendo que somente um indivíduo não apresentou este comportamento, permanecendo estacionário quase todo o tempo (98,5% - Figura 1). As demais categorias comportamentais exibidas pelos indivíduos desta espécie foram natação no fundo, nas paredes e estacionário fora da toca, não apresentando natação na coluna d'água nem na superfície.

Assim como observado para *G. spinosum*, a nova espécie de *Copinodon* também mostrou tendência em entocar-se, registrado em 44,4% do tempo (Tabela 2). No entanto, também permaneceu grande parte do tempo em natação no substrato (fundo e paredes) que, se somados, ultrapassam o tempo despendido dentro da toca (natação fundo + natação parede = 49,5%), indicando preferência por nadar encostando a região ventral no substrato. Ainda, os indivíduos somente usavam a coluna d'água para atravessar o aquário de um lado para o outro, e os tempos despendidos nas demais categorias comportamentais são tênues.

Por fim, a espécie epígea *C. orthiocarinatus* também passou maior tempo entocada. No entanto, assim como *Copinodon* sp. n., também permaneceu grande parte do tempo em natação no substrato (natação fundo + natação parede = 39,4% - Tabela 2), indicando preferência por nadar encostando a região ventral no substrato, hábito tipicamente bentônico. Os indivíduos desta espécie não apresentaram, em nenhum momento, natação na coluna d'água.

5.3. COMPORTAMENTO ALIMENTAR

Os indivíduos testados somente percebiam o alimento, ou seja, somente mostravam algum sinal de alerta, quando os grânulos de alimento chegavam ao fundo do aquário. Geralmente, este sinal consistia em movimentos laterais sutis da cabeça. A procura consistia em natação acelerada, com mudanças bruscas de direção e batimento opercular acelerado. A captura e ingestão das partículas alimentares eram muito rápidas, praticamente simultâneas, com tempos inferiores a um segundo. Como o alimento oferecido era muito diminuto, os indivíduos o abocanhavam inteiro, sendo deglutido instantaneamente. Assim, estes tempos foram descritos como imediatos ao evento da captura. A Tabela 3 apresenta os tempos cronometrados de alerta, procura e tempo total, quando os indivíduos abocanhavam o alimento por completo.

Tabela 3. Tempos exibidos pelos bagres copionodontíneos testados para o repertório do comportamento alimentar. Número do indivíduo; Espécie; Comprimento-padrão (C.P.) em mm; Coloração, 1. Púrpuro, 2. Cinza escuro, 3. Cinza médio, 4. Cinza claro com iridescências; Tempos de Alerta, Procura e tempo total (Alerta + Procura+Ingestão), em segundos. Obs. Todos os indivíduos testados apresentavam olhos reduzidos.

| Número | Espécie | C.P. | Coloração | Alerta | Procura | Tempo total |
|--------|---------------------------|------|-----------|--------|---------|-------------|
| 1 | <i>G. spinosum</i> | 51,0 | 1 | 2,7 | 28,1 | 30,9 |
| 2 | <i>G. spinosum</i> | 65,0 | 1 | 13,9 | 11,7 | 25,6 |
| 3 | <i>G. spinosum</i> | 65,7 | 1 | 31,4 | 19,0 | 50,4 |
| 4 | <i>G. spinosum</i> | 66,7 | 1 | 10,6 | 10,2 | 20,8 |
| 5 | <i>G. spinosum</i> | 67,8 | 1 | 2,6 | 26,1 | 28,7 |
| 6 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 40,3 | 2 | 6,0 | 6,2 | 12,2 |
| 7 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 40,5 | 2 | 5,1 | 22,0 | 27,1 |
| 8 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 43,0 | 2 | 6,2 | 13,0 | 19,2 |
| 9 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 43,8 | 3 | 12,9 | 3,4 | 16,3 |
| 10 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 44,0 | 2 | 14,0 | 41,8 | 55,8 |
| 11 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 48,7 | 4 | 7,5 | 3,2 | 10,7 |
| 12 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 55,2 | 4 | 6,8 | 2,7 | 9,5 |
| 13 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 57,1 | 4 | 10,2 | 2,2 | 12,4 |
| 14 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 60,5 | 4 | 8,0 | 19,1 | 27,1 |
| 15 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 79,1 | 4 | 9,5 | 3,6 | 13,1 |

A partir dos valores de tempos totais (Tabela 3), foi gerado um gráfico de médias e desvios-padrões para as três espécies estudadas (Figura 4).

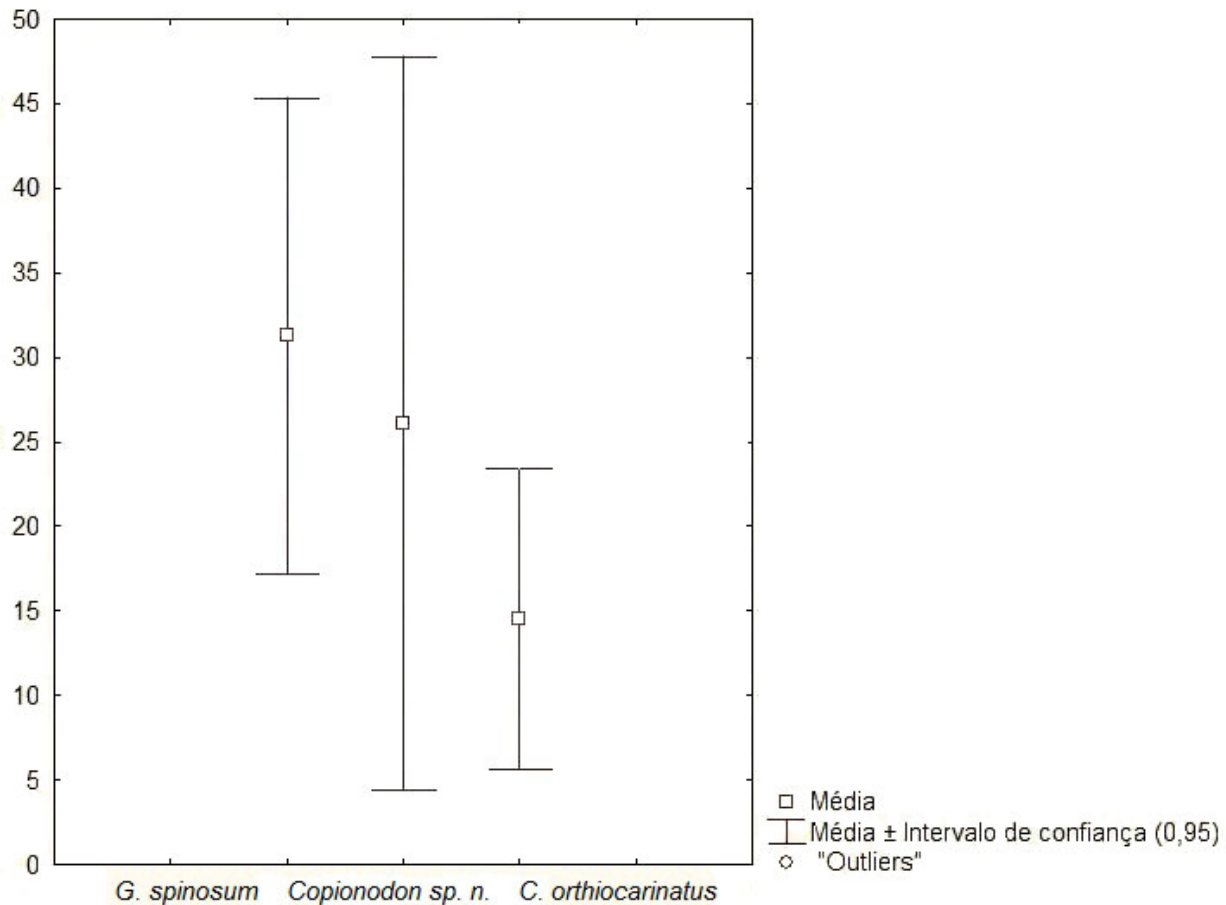


Figura 4. Médias e erros-padrão dos tempos totais para as espécies *G. spinosum*, *Copionodon sp. n.* e *C. orthiocarinatus*. Intervalo de confiança - 95%.

Considerando-se as médias dos tempos totais (Tabela 3), nota-se que apesar da grande variação entre os valores encontrados para as três espécies (Figura 4), a espécie epígea *C. orthiocarinatus* é a mais eficiente na detecção e captura do alimento, apresentando a menor média de tempos totais (média de 14,56 s, contra 31,28 s de *G. spinosum* e 26,12 s de *Copionodon sp. n.*). Já a espécie troglóbia *G. spinosum* é a menos eficiente.

A análise de variância mostrou que as diferenças entre as médias são significativas (ANOVA, $F = 24,579$; $p = 0,0393$), corroborando a ideia de que *C. orthiocarinatus* é a espécie mais eficiente dentre as três, ou seja, apresenta os menores tempos de procura e captura do alimento.

Ainda, *G. spinosum* apresentou grande variabilidade intra-populacional nos tempos de alerta e procura, exibindo tempos muito variáveis em grande escala (Tabela 3). O mesmo pode

ser notado para os tempos de procura da espécie *Copionodon* sp. n. No entanto, apesar da grande variação intra-populacional, observa-se que os indivíduos 5 e 6 (*G. spinosum*) perceberam o alimento mais rapidamente.

Já a espécie epígea *C. orthiocarinatus* apresentou uma variabilidade intra-populacional baixa para os tempos obtidos. Ainda, esta espécie apresentou o menor tempo de procura, ou seja, os indivíduos encontraram o alimento de maneira mais eficiente (com exceção do indivíduo 14 – Tabela 3).

5.4. REAÇÃO A ESTÍMULO MECÂNICO

Praticamente todos os indivíduos testados de copionodontíneos aumentaram a frequência do batimento opercular logo no início do teste, indicando aumento de frequência respiratória, ou seja, percebendo o estímulo imediatamente.

O tempo de reação ao estímulo mecânico apresentado por cada indivíduo encontra-se na Tabela 4.

Tabela 4. Indivíduos observados durante o teste de reação a estímulo mecânico. Número do indivíduo, espécie, e seus respectivos comprimento-padrão (em milímetros), coloração (1. Púrpuro, 2. Cinza escuro, 3. Cinza médio, 4. Cinza claro com iridescências) e tempo de reação.

| No | Espécie | C.P. | Coloração | Olho | Tempo de Reação |
|----|---------------------------|------|------------------|------|-----------------|
| 1 | <i>G. spinosum</i> | 43,3 | 1 | R | Imediato |
| 2 | <i>G. spinosum</i> | 46,2 | 1 | R | 8 segundos |
| 3 | <i>G. spinosum</i> | 46,2 | 1 | R | 3 segundos |
| 4 | <i>G. spinosum</i> | 47,0 | 1 | R | 3 segundos |
| 5 | <i>G. spinosum</i> | 47,2 | 1 | R | 4 segundos |
| 6 | <i>G. spinosum</i> | 47,7 | 1 | R | 3 segundos |
| 7 | <i>G. spinosum</i> | 48,8 | 1 | R | 3 segundos |
| 8 | <i>G. spinosum</i> | 55,9 | 1 | R | Imediato |
| 9 | <i>G. spinosum</i> | 66,1 | 1 | R | Imediato |
| 10 | <i>G. spinosum</i> | 75,0 | 1 | R | Imediato |
| 11 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 32,8 | 3 | R | Imediato |
| 12 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 39,0 | 3 | R | Imediato |
| 13 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 41,9 | 2 | R | 2 segundos |
| 14 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 42,2 | 3 | R | 4 segundos |
| 15 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 44,3 | 2, c/ "vitiligo" | R | 5 segundos |
| 16 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 45,5 | 2 | R | 1 segundo |
| 17 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 47,5 | 3 | +/-D | 15 segundos |
| 18 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 48,9 | 2 | R | Imediato |
| 19 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 49,8 | 2 | R | 4 segundos |
| 20 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 56,5 | 2 | R | Imediato |
| 21 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 46,6 | 4 | D | 5 segundos |
| 22 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 47,5 | 4 | D | Imediato |
| 23 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 48,5 | 4 | D | 2 segundos |
| 24 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 49,1 | 4 | D | Imediato |
| 25 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 52,1 | 4 | D | Imediato |
| 26 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 55,3 | 4 | D | 10 segundos |
| 27 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 55,8 | 4 | D | 1 segundo |
| 28 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 57,8 | 4 | D | 2 segundos |
| 29 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 59,7 | 4 | D | 8 segundos |
| 30 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 59,7 | 4 | D | 3 segundos |

A espécie troglóbia *G. spinosum* exibiu os resultados mais homogêneos entre as três espécies e, de modo geral, observa-se que apresentam uma tendência a reagir rapidamente ao estímulo (média de 2,4 s). Apesar da grande variação intra-populacional, esta tendência também foi observada para *Copionodon* sp. n. (média de 3,1 s), com exceção de apenas um indivíduo. Por fim, a espécie epígea apresentou os resultados mais heterogêneos entre as três espécies, apresentando o mesmo tempo médio de reação a estímulos mecânicos bruscos que *Copionodon* sp. n. (média de 3,1 s).

No entanto, não foram encontradas diferenças significativas entre os tempos de reação de cada espécie (Kruskal-Wallis: $K = 0,0864$, $p = 0,9577$). O teste não-paramétrico de Wilcoxon repete os resultados encontrados para os testes de Kruskal-Wallis (Tabela 5).

Tabela 5. Valores do Teste de Wilcoxon para cada pareamento de espécies.

| Pareamento | Probabilidade |
|--|-----------------------------|
| <i>G. spinosum</i> x <i>Copionodon</i> sp. n. | $Z = 0,3381$, $p = 0,7353$ |
| <i>G. spinosum</i> x <i>C. orthiocarinatus</i> | $Z = 0,4077$, $p = 0,6835$ |
| <i>Copionodon</i> sp. n. x <i>C. orthiocarinatus</i> | $Z = 0,14$, $p = 0,8886$ |

Durante os dois minutos nos quais o estímulo era aplicado, todos os indivíduos apresentaram aumento da frequência respiratória, evidenciado pelo aumento de batimento opercular. No entanto, alguns indivíduos se mostraram indiferentes ao estímulo, ou seja, apesar de percebê-lo (evidenciado pelo aumento da frequência respiratória), não exibiram nenhuma reação a ele (indivíduos 2 e 6 - *G. spinosum* e 23, 24 e 30 - *C. orthiocarinatus*).

Uma vez que todas as espécies mostraram tipos de reações variáveis ao estímulo, uma tabela foi montada com o repertório comportamental exibido pelas três espécies de copionodontíneos (Tabela 6).

Tabela 6. Componentes comportamentais exibidos pelos bagres copionodontíneos durante os dois minutos de aplicação de estímulo mecânico: *G. spinosum* (indivíduos de 1 a 10), *Copionodon* sp. n. (indivíduos de 11a 20) e *C. orthiocarinatus* (indivíduos de 21a 30).

| Componente comportamental | Indivíduos |
|---|---|
| Virar a cabeça lateralmente no início do estímulo | 1, 2, 21, 30 |
| Natação agitada longe do estímulo | 1, 4, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 26 |
| Natação contra a correnteza | 3, 7, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 26 |
| Aumento de atividade natatória (surto) | 4, 5, 9, 12, 18, 19, 20, 21, 25, 27, 28, 29 |
| Estacionário ou natação agitada no substrato sob o estímulo | 1, 4, 7, 8, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 25, 26, 27, 28 |
| Natação na parede em direção ao estímulo | 11, 13, 15, 16, 25 |
| Cavar o substrato | 22, 26, 28 |

A “natação agitada” descrita na Tabela 6 distingue-se do “comportamento exploratório” pelo fato de ser mais rápida, com mudanças bruscas de direção. O “surto natatório”, por sua vez, distingue-se da natação agitada por envolver mudanças frenéticas de sentido, não se restringindo ao substrato.

Ainda observando a Tabela 6, percebe-se que cinco indivíduos de *G. spinosum* se afastaram da área do *vortex* (inds. 1, 4, 7, 8 e 9), exibindo natação agitada no substrato e paredes (neste caso, nunca chegando aos níveis superiores do aquário). Destes indivíduos, quatro retornaram, nadando de maneira agitada no substrato ou permanecendo estacionários sob o estímulo, mas nunca tentando chegar perto de sua fonte (inds. 1, 4, 7 e 8).

Quanto à espécie *Copionodon* sp. n., nota-se que, com exceção de um indivíduo (ind. 15), todos os indivíduos se afastaram da área do *vortex* (Tabela 6). Destes, oito retornaram, exibindo principalmente “estacionário ou natação agitada sob o estímulo” (inds. 11, 12, 13, 14, 16, 18 e 19) e “natação contra correnteza” (inds. 11, 13, 14, 15, 16, 17 e 19). Ainda, quatro indivíduos fizeram tentativas de subir na parede, nadando em direção ao estímulo (inds. 11, 13, 15 e 16) (Tabela 6). Após a retirada do estímulo, 60% dos indivíduos exibiram o mesmo comportamento exploratório calmo observado no teste de comportamento espontâneo.

Somente os epígeos apresentaram todas as categorias comportamentais. Somente dois indivíduos se afastaram do estímulo, retornando segundos depois (inds. 22 e 26). Assim, seis indivíduos permaneceram estacionários ou nadando sob o estímulo (inds. 21, 22, 25, 26, 27 e 28), três cavaram o substrato, para logo em seguida permanecer estacionários no buraco (inds. 22, 26 e 28), e somente um indivíduo nadou na parede em direção à fonte de estímulos (ind. 25) (Tabela 6).

6. DISCUSSÃO

6.1. *Comportamento espontâneo*

A forte criptobiose apresentada pela espécie subterrânea *G. spinosum* é corroborada por observações em campo e laboratório, onde poucas vezes os indivíduos foram observados expostos, estacionários no fundo do aquário, e raramente explorando demais espaços, como parede e coluna d'água.

Embora *Copionodon* sp. n. apresente uma grande variação intrapopulacional, alguns padrões puderam ser detectados. A espécie também possui hábitos criptobióticos e bentônicos, e apesar de não apresentar natação na coluna d'água nem na superfície, *Copionodon* sp. n. exibe uma utilização espacial ampliada se comparada a *G. spinosum*, com natação exploratória principalmente no substrato (parede e fundo). Observações em campo e laboratório corroboram os resultados obtidos. O mesmo foi descrito para os tricomicterídeos troglóbios *Ituglanis passensis* Bichuette & Fernández, 2002, *I. bambui* e *I. ramiroi* (BICHUETTE, 2003). Apesar da possibilidade da variabilidade nas respostas ser derivada da morfológica, não foi possível relacionar as características morfológicas apresentadas por cada espécime com suas respectivas respostas.

A espécie epígea, *C. orthiocarinatus*, além dos hábitos criptobióticos, também exibiu natação exploratória no substrato (parede e fundo) ou estacionária fora da toca. Assim, também pode ser considerada uma espécie bentônica. Observações em campo e laboratório corroboram os resultados obtidos.

Em geral, observa-se nos peixes troglóbios uma tendência a aumentar a atividade na coluna d'água, em paralelo com a diminuição nos hábitos criptobióticos (PARZEFALL & TRAJANO, 2010). No entanto, observou-se que as espécies troglóbias aqui estudadas retiveram hábitos bentônicos, assim como *Pimelodella spelaea* Trajano, Reis e Bichuette, 2004 e

Rhamdiopsis de Cordisburgo (BICHUETTE & TRAJANO, 2005) e criptobióticos, assim como *Ancistrus cryptophthalmus*, que mostrou uma graduação no hábito de entocar-se para três diferentes populações (BESSA & TRAJANO, 2001). É interessante ressaltar que as espécies da Tailândia apresentam uma variabilidade nos estados de caráter, sendo que a menos troglomórfica, *Schistura oedipus* Kottelat, 1988 nada na coluna d'água e a mais troglomórfica, *Cryptotora thamicola* Kottelat, 1988, não (TRAJANO et al., 2002).

Uma utilização espacial estendida do ambiente aquático aumenta a probabilidade de encontrar presas no ambiente subterrâneo (TRAJANO, 1993), sendo que a redução de hábitos criptobióticos também pode ser explicada pela ausência de predação visualmente orientada nesse meio. Como exemplo de peixes troglóbios brasileiros com estes comportamentos, podem ser citados *P. kronei* (TRAJANO, 1989), *Taunayia* sp. (= *Rhamdiopsis* sp. 2, *cic* TRAJANO & BOCKMANN, 2000), *Rhamdiopsis krugi* (MENDES, 1995), *Trichomycterus itacarambiensis* (TRAJANO, 1996), e *Rhamdia enfurnada* Bichuette e Trajano, 2005 (BICHUETTE & TRAJANO, 2005).

Ainda, em uma situação de alta competição intra-específica, o hábito de entocar pode ser desvantajoso, pois aumenta o tempo de procura do alimento (TRAJANO, 1989). No entanto, é possível que o comportamento fortemente criptobiótico da espécie *G. spinosum* seja reflexo do forte territorialismo observado na espécie (ver Capítulo 3). Quanto aos epígeos, é possível que o aumento na atividade exploratória (e, portanto, diminuição da criptobiótica) no período diurno (quando se realizaram os testes) seja consequência da pressão de predação exercida pelas espécies predadoras noturnas (o “jeju” *Hoplerythrinus unitaeniatus* Spix & Agassiz, 1829 e o bagre “molé” *Trachelyopterus galeatus* Linnaeus, 1766), presentes em seu hábitat.

Por fim, observando as diferenças no comportamento espontâneo das espécies troglóbias (criptobiose x atividade bentônica), pode-se presumir que uma vez que o uso do espaço por ambas é diferente, estas não ocupam o mesmo nicho. Como já mencionado, o fato de uma espécie não apresentar comportamento agressivo contra a outra (ver Capítulo 3) indica que não há competição inter-específica, corroborando esta idéia. O estudo da dieta destes animais encontra-se em andamento e deverá esclarecer se há competição entre as espécies troglóbias pelos mesmos itens alimentares (M. E. BICHUETTE, com. pess.).

6.2. *Comportamento alimentar*

Os indivíduos de todas as espécies somente mostravam algum sinal de alerta, ou seja, somente percebiam o alimento quando os grânulos de alimento chegavam ao fundo. Quando, em laboratório, foram feitas tentativas de alimentá-los com alimentos flutuantes, observou-se que os indivíduos de todas as espécies mostravam sinal de alerta para este tipo de alimento, mas somente o procuravam no substrato. É provável que esta seja uma resposta a sinais químicos (odores) provenientes do alimento flutuante, e não ao estímulo mecânico em si (ver item 6.3).

Ainda, é possível que as espécies aqui estudadas não estendam o comportamento exploratório para a coluna d'água, exibindo principalmente hábitos bentônicos (ver item 6.1), porque seu alimento em ambiente natural fica no fundo. Em ambiente natural, as três espécies de Copionodontinae foram observadas forrageando somente o substrato. Dessa forma, é possível que após seu isolamento na caverna, os copionodontíneos subterrâneos mantiveram este padrão comportamental, provavelmente porque o valor adaptativo deste comportamento permaneceu inalterado. No entanto, esta hipótese ainda deve ser testada.

Apesar da grande variabilidade intrapopulacional apresentada pelas espécies troglóbias *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n., nota-se que estas possuem tempos de procura superiores aos da espécie epígea. O mesmo foi encontrado para o bagre troglóbio *P. kroni*, mas neste caso a diferença não é acentuada (TRAJANO, 1989).

Quanto à espécie troglóbia *G. spinosum*, não se esperava a grande variabilidade intrapopulacional apresentada nos tempos de alerta e procura, visto que nos testes de reação à luz (ver Capítulo 1) e também para o comportamento espontâneo, esta foi a espécie que exibiu menor variação nas respostas. No entanto, a variabilidade no tempo de procura pode ser explicada pelo fato de que alguns indivíduos hesitavam em sair da toca após perceberem o alimento; o mesmo foi relatado para o bagre epígeo *P. transitoria* (TRAJANO, 1989). Apesar da grande variação intrapopulacional, observa-se que dois indivíduos desta espécie perceberam o alimento mais rápido que os indivíduos das outras espécies.

Os epígeos *C. orthiocarinatus* apresentaram natação com várias mudanças de direção na procura pelo alimento, o que provavelmente indica que estes também usam sinais químicos para encontrá-lo, além da visão. Assim, de modo geral, pode-se presumir que os epígeos ainda têm vantagens em relação aos troglóbios, auxiliado possivelmente pela visão, fato sustentado por encontrarem o alimento de maneira mais eficiente. Entretanto, uma maior eficiência na procura

de alimento em troglóbios pode ser considerada como uma especialização à vida subterrânea (TRAJANO, 1989). Os lambaris *Astyanax* da população da caverna Pachón, por exemplo, possuem um modo de forrageio, que, aliado ao desenvolvimento de botões gustativos na região ventral à abertura bucal (externamente), desencadeou um padrão comportamental que permite encontrar alimento de modo mais eficiente que os epígeos (HÜPPOP, 1987). Ainda, a grande eficiência alimentar pode ser resultante da extensão na utilização espacial observada em *P. kroni* (TRAJANO, 1989) e *T. itacambiensis*, além da disponibilidade de alimentos em suas localidades, como para *Ituglanis bambui* e *I. ramiroi* (BICHUETTE, 2003). Como já citado, esta utilização espacial estendida pode ser considerada adaptativa em ambientes hipógeos, pois resultaria em uma maior possibilidade de encontrar alimento (TRAJANO, 1993). No entanto, isto não foi observado para as espécies aqui estudadas, indicando que a eficiência alimentar possivelmente está sendo influenciada pelo fato das cavernas de Igatu apresentarem uma tendência a alimento em abundância (M. E. Bichuette, com. pess.), diferentemente do observado em geral para peixes troglóbios no mundo. Avaliar o aporte de alimento e correlacionar com os dados obtidos da dieta irão elucidar esta hipótese.

6.3. Reação a estímulo mecânico

Apesar dos tempos de reação das três espécies estudadas serem estatisticamente semelhantes, alguns padrões puderam ser detectados. Notou-se que nenhuma das espécies estudadas reage a estímulos mecânicos superficiais leves, como o toque de um lápis na superfície ou de alimentos flutuantes (ver item 6.2). No entanto, este comportamento pode ser um reflexo do tempo de permanência das espécies em cativeiro (aproximadamente um ano ao início dos testes). Em situação de alta competição intra-específica e ausência de predadores, seria vantajoso dirigir-se para quaisquer fontes de estímulos: *P. kroni*, por exemplo, geralmente respondem as perturbações (não bruscas) manifestando comportamento alimentar, ou seja, aproximam-se das fontes de estímulos, talvez os interpretando como evidência da presença de alimento nas proximidades (TRAJANO, 1989). O mesmo foi relatado para *A. fasciatus* (THINÈS et al., 1966).

Apesar da espécie troglóbia *G. spinosum* apresentar aumento na atividade natatória como resposta ao estímulo, esta era agitada com mudanças aleatórias de direção e não pode ser considerada como comportamento exploratório de procura por alimentos. Portanto, a natação agitada e surtos exibidos pela espécie podem caracterizá-la como fóbica acentuada. Porém, é

interessante ressaltar que esta fobia somente foi apresentada durante a aplicação do estímulo, pois esses comportamentos cessaram logo após a retirada do estímulo: todos os indivíduos apresentaram batimento opercular normal e retornaram às suas respectivas posições iniciais no aquário, onde permaneceram até o fim dos testes.

Já a espécie *Copionodon* sp. n., assim como *G. spinosum*, respondeu ao estímulo com um aumento de natação agitada e surtos. No entanto, ao contrário desta, quase todos os indivíduos *Copionodon* sp. n. que se afastaram do estímulo retornaram e fizeram tentativas de se aproximar de sua fonte, nadando na parede, provavelmente em uma tentativa de pular do aquário. Assim, esta espécie também pode ser considerada fóbica acentuada durante fortes estímulos mecânicos. O mesmo foi observado para *P. kronei*, que só apresenta reações fóbicas quando os estímulos (iluminação, vibrações) são muito bruscos ou fortes, habituando-se rapidamente aos mesmos (TRAJANO, 1989). Segundo Poulson (1964), peixes troglóbios tendem a se tornar resistentes a perturbações, apesar da maior sensibilidade, devido à pobreza ou ausência de predadores e à estabilidade típica do meio subterrâneo, o que explicaria o comportamento exibido pelos dois indivíduos de *G. spinosum* que se mostraram indiferentes.

As respostas fóbicas a estímulos mecânicos bruscos exibidas pelas espécies troglóbias podem estar associadas à vida em isolamento no ambiente hipógeo, tais como os distúrbios que grandes enchentes causam em épocas chuvosas, fato registrado em dois anos de estudo na região. Após o período chuvoso é comum encontrar marcas de matéria orgânica em porções elevadas das cavernas, indicando a altura e força das inundações. Assim, acredita-se que os indivíduos apresentem respostas fóbicas e tentem subir corredeiras para se abrigar em locais mais seguros para não serem carregados para porções mais baixas da caverna pela água.

Quanto à espécie epígea *C. orthiocarinatus*, observou-se que também apresentam reações fóbicas acentuadas, apresentando natação agitada e surtos, inclusive procurando se esconder em buracos cavados no substrato. Talvez estas respostas estejam relacionadas, além das enchentes, à pressão de predação. O mesmo foi observado para o epígeo *P. transitoria*, que apresenta reações fóbicas a qualquer estímulo (TRAJANO, 1989). Ainda, embora seja comum encontrar grupos de até 70 indivíduos nadando contra a correnteza em ambiente natural, em laboratório somente um indivíduo apresentou este comportamento.

Por fim, é interessante ressaltar que o comportamento “virar a cabeça lateralmente no início do estímulo” também foi observado nos testes alimentares, como sinal de alerta, e em

situações agonísticas, quando o oponente se aproxima. Assim, é possível que esta seja a reação genérica dos copionodontíneos a qualquer estímulo.

7. CONCLUSÕES

A partir dos resultados obtidos, algumas conclusões podem ser estabelecidas:

- As espécies subterrâneas não estendem seu comportamento exploratório para a coluna d'água, não exibindo um aumento na exploração espacial como observado para outros peixes troglóbios que possuem parentes bentônicos;
- a forte criptobiose exibida por *G. spinosum* pode ser reflexo do seu acentuado territorialismo. *Copionodon* sp. n. é preferencialmente bentônica. Uma vez que o uso do espaço por ambas é diferente, pode-se presumir que estas não ocupam o mesmo nicho espacial. Os epígeos *C. orthiocarinatus* também possuem hábitos criptobióticos e bentônicos, o aumento na atividade exploratória na fase clara do dia pode ser consequência da pressão de predação;
- quanto ao comportamento alimentar, a espécie epígea *C. orthiocarinatus* possui vantagens funcionais em relação aos troglóbios, mostrando-se mais eficientes na localização, captura e ingestão do alimento. No caso das espécies troglóbias, a eficiência alimentar possivelmente está sendo influenciada pelo fato das cavernas de Igatu apresentarem alimento em abundância, diferentemente do observado em geral para peixes troglóbios no mundo;
- as respostas fóbicas ao estímulo mecânico exibidas por *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. podem estar associadas à vida em isolamento no ambiente hipógeo, tais como os distúrbios que grandes enchentes causam em épocas chuvosas, fato registrado em dois anos de estudo na região. Já as reações fóbicas acentuadas exibidas por *C. orthiocarinatus* devem estar relacionadas, além das enchentes, à pressão de predação.
- o comportamento “virar a cabeça lateralmente no início do estímulo”, observado em todas as espécies, parece ser uma reação genérica dos copionodontíneos a qualquer estímulo.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, p. 27-67.
- ATEMA, J. 1971. Structures and functions of sense of taste in the catfish *Ictalurus natalis*. **Brain Behavioural Evolution**, v. 4, p.273-294.

- BESSA, E.; TRAJANO, E. 2001. Light reaction and cryptobiotic habits in armoured catfishes, genus *Ancistrus*, from caves in central and northwestern Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Mémoires de Biospéologie (International Journal of Subterranean Biology)**, v. 28, p. 29-37.
- BICHUETTE, M. E. 2003. **Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gêneros *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) da área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás.** 2003. 330 p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BICHUETTE, M. E.; TRAJANO, E. 2005. A new cave species of *Rhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae) from Serra do Ramalho, northeastern Brazil, with notes on ecology and behavior. **Neotropical Ichthyology**, v. 3, n. 4, p. 587-595.
- BUCK, S. 2000. **Alimentação e reprodução em peixes Siluriformes (Teleostei) em um rio da Mata Atlântica, Alto da Ribeira, São Paulo.** 2000. 141 p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- HOENEN S. M. M.; TRAJANO, E. 1995. Locomotor Responses of *Pimelodella* spp. from Southeastern Brazil to Chemical Signals of other Individuals. **Mémoires de Biospéologie**, v. 22, p. 57-63.
- HÜPPOP, K. 1987. Food-finding ability in cave fish (*Astyanax fasciatus*). **International Journal of Speleology**, v. 16, p. 59-66.
- MENDES, L. F. 1995. Observations on the ecology and behavior of a new species of troglotic catfish from northeastern Brazil (Siluriformes: Pimelodidae). **Mémoires de Biospéologie**, v. 22, p. 99-101.
- PARZEFALL, J.; TRAJANO, E. 2010. Behavioral Patterns in Subterranean Fishes. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes.** Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- POULSON, T. L. 1964. Animals in aquatic environments: Animals in caves. **Animal Physiology Society**, v. 27, p. 749-771.
- PROUDLOVE, G. S. 2010. Biodiversity and Distribution of the Subterranean Fishes of the World. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes.** Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.

- SCHEMMEL, C. H. 1980. Studies on the genetics of feeding behavior in the cave fish *Astyanax fasciatus f. anoptichthys*. In: TRAJANO, E., BICHUETTE, M. E.; KAPOOR, B. G. (Eds.). 2010. **Biology of Subterranean Fishes**. Enfield, USA: Science Publishers, Inc., 480 p.
- THINÈS, G.; SOFFIE, M.; VANDENBUSSCHE, E. 1966. Analyse du comportement alimentaire du poisson cavernicole *Anoptichthys* Gen. et d'hybrides F1 (*Astyanax* X *Anoptichthys*) et F2. In: HÜPPOP, K. Food-finding ability in cave fish (*Astyanax fasciatus*). **International Journal of Speleology**, v. 16, p. 59-66, 1987.
- TRAJANO, E. 1989. Estudo do comportamento espontâneo e alimentar e da dieta do bagre cavernícola, *Pimelodella kronei*, e seu provável ancestral epígeo, *Pimelodella transitoria* (Siluriformes, Pimelodidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 49, n. 3, p. 757-769.
- TRAJANO, E. 1993. Considerations about systematics and the evolution of behaviour in siluriform cave fishes. **Mémoires de Biospéologie**, v. 20, p. 257-260.
- TRAJANO, E. 1996. **Ecologia, comportamento e evolução de peixes subterrâneos. Estudo de caso: Trichomycterus sp. da caverna Olhos d'Água, Itacarambi, MG.** 1996. 83 p. Tese (Livre Docência em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- TRAJANO, E.; BOCKMANN, F. A. 2000. Ecology and behaviour of a new cave catfish of the genus *Taunayia* from Northeastern Brazil (Siluriformes: Pimelodidae). **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, Germany, v. 11, n. 3, p. 207-216.
- TRAJANO, E.; MUGUE, N.; KREJCA, J.; VIDTHAYANON, C.; SMART, D.; BOROWSKY, R. 2002. Habitat, distribution, ecology and behavior of cave batilorids from Thailand (Teleostei: Cypriniformes). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, Germany, v. 13, n. 2, p. 169-184.
- ZAR, J. H. 1996. **Biostatistical analysis**. New Jersey: Prentice-Hall International, 662 p.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir dos resultados obtidos, algumas conclusões podem ser estabelecidas:

- Estudos adicionais são necessários para um melhor entendimento da distribuição geográfica de *Glaphyropoma spinosum* e *Copionodon* sp. n., que é atualmente restrita (24, 75 km²). Apesar da maioria dos locais de ocorrência estar inserida no Parque Nacional da Chapada Diamantina, somente uma rígida fiscalização ou planejamento das atividades desenvolvidas no parque protegeriam de forma eficaz sua fauna cavernícola;
- os copionodontíneos subterrâneos são mais fotonegativos que a espécie epígea, é possível que estes tenham se originado de um ancestral de atividade noturna. *G. spinosum* provavelmente utiliza pele como receptora de luz, assim como observado em vários vertebrados. A espécie epígea *C. orthiocarinatus* é levemente fotofóbica, e sua variabilidade intrapopulacional pode ser uma resposta ecológica à recente pressão de predação noturna, hipótese a ser testada;
- existe uma nítida diferença entre o comportamento agonístico das espécies troglóbias e a epígea estudadas. Ao contrário da espécie epígea *C. orthiocarinatus*, os copionodontíneos subterrâneos *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. apresentam comportamento agonístico mais complexo e agressivo, territorialidade e alta intolerância a coespecíficos. É possível que o comportamento agonístico das espécies subterrâneas seja resultado da manutenção do comportamento de seus ancestrais, ou de novas aquisições evolutivas. Já *C. orthiocarinatus*, a alta tolerância a coespecíficos e a ausência de territorialidade acentuada podem ser explicadas pelo alimento não escasso no meio epígeo, além de espaço irrestrito.
- quanto ao comportamento espontâneo, observou-se que as espécies subterrâneas não estendem seu comportamento exploratório para a coluna d'água, ao contrário do observado para outros peixes troglóbios que possuem parentes bentônicos. A forte criptobiose exibida por *G. spinosum* pode ser reflexo do seu acentuado territorialismo. *Copionodon* sp. n. é preferencialmente bentônica. Uma vez que o uso do espaço por ambas é diferente, pode-se presumir que estas não ocupam o mesmo nicho espacial. Os epígeos *C. orthiocarinatus* também possuem hábitos criptobióticos e bentônicos, o aumento na atividade exploratória na fase clara do dia pode ser consequência da pressão de predação;
- quanto ao comportamento alimentar, a espécie epígea *C. orthiocarinatus* possui vantagens funcionais em relação aos troglóbios, mostrando-se mais eficientes na localização, captura e

ingestão do alimento. No caso das espécies troglóbias, a eficiência alimentar possivelmente está sendo influenciada pelo fato das cavernas de Igatu apresentarem alimento em abundância, diferentemente do observado em geral para peixes troglóbios no mundo;

- as respostas fóbicas ao estímulo mecânico exibidas por *G. spinosum* e *Copionodon* sp. n. podem estar associadas à vida em isolamento no ambiente hipógeo, tais como os distúrbios que grandes enchentes causam em épocas chuvosas, fato registrado em dois anos de estudo na região. Já as reações fóbicas acentuadas exibidas por *C. orthiocarinatus* devem estar relacionadas, além das enchentes, à pressão de predação;

- por fim, em relação às espécies subterrâneas, *G. spinosum* é possivelmente mais especializada ao meio hipógeo, podendo ser considerada uma espécie troglóbia antiga. Esta idéia é corroborada pelo fato desta espécie apresentar baixa variabilidade intrapopulacional, tanto morfológica (pigmentação e tamanho de olhos reduzidos) quanto comportamental (respostas pouco variáveis quanto ao comportamento fototático, espontâneo e agonístico). Ao contrário, *Copionodon* sp. n. apresenta estágios intermediários de especialização à vida hipógea, exibindo alto grau de variabilidade morfológica (variações individuais de pigmentação e tamanho de olhos) e comportamental (grande variabilidade de respostas em todos os testes comportamentais a qual foi submetida). Duas hipóteses podem explicar esta grande variabilidade: 1. Trata-se de uma população troglóbia recente, ou 2. Ainda há fluxo gênico (hibridização) entre a população que vive na caverna com a epígea, de modo o isolamento genético ainda não foi totalmente alcançado.

ANEXO I

Tabela 1. Somatória dos comportamentos agressivos apresentados pelos indivíduos de cada pareamento durante os testes. Dom. X Dom., pareamentos realizados entre dominantes, Subm. X Subm., pareamentos realizados entre submissos, D indivíduo dominante após o estabelecimento da dominância no teste, S. indivíduo subordinado após o estabelecimento da dominância no teste.

| | G x G | | | | | | | | C x C | | | | | | | | E x E | | | | G x C | | | | | | | | | |
|-------------------------------|---------------|----|----|----|-------------|----|----|----|---------------|---|---|---|-------------|---|----|----|---------------|---|-------------|----|---------------|---|----|---|-------------|---|----|---|----|---|
| | Subm. X Subm. | | | | Dom. X Dom. | | | | Subm. X Subm. | | | | Dom. X Dom. | | | | Subm. X Subm. | | Dom. X Dom. | | Subm. X Subm. | | | | Dom. X Dom. | | | | | |
| | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | | 6 | | 7 | | 8 | | 9 | | 10 | | 12 | | 13 | | 14 | | 15 | | 16 | |
| | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S | D | S |
| Ronda | 5 | 2 | - | - | 5 | - | 14 | - | 10 | - | - | 3 | 4 | - | 11 | 6 | - | - | 6 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | |
| Golpe frontal | 165 | 18 | 70 | 25 | 32 | 4 | 46 | 32 | 44 | 9 | 4 | 2 | 12 | 3 | 46 | 21 | 25 | 9 | 31 | 37 | 26 | 5 | - | 1 | - | - | 13 | 6 | 4 | 2 |
| Empurrão ventral | 2 | - | 2 | - | - | - | - | - | 15 | - | - | - | 1 | 1 | 2 | - | - | - | - | 4 | 6 | - | - | 1 | - | - | - | 1 | - | - |
| Mordida | 1 | - | - | - | 1 | - | 1 | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | |
| Perseguição | 16 | 4 | 8 | - | - | - | 3 | - | 10 | - | 2 | 2 | 3 | - | 1 | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 | 1 | - | 2 | - | - | - | |
| Perseguição mútua | - | 2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | |
| Passar/nadar por cima | 10 | 4 | 8 | 3 | - | 13 | 20 | 8 | 2 | 5 | - | 5 | 5 | 4 | 13 | 8 | 8 | 4 | 13 | 25 | 2 | 6 | 1 | - | - | - | 9 | 6 | 12 | - |
| Passar por baixo | 21 | 4 | 8 | 4 | 2 | - | 1 | 15 | 5 | - | - | 1 | 2 | - | 14 | 1 | 6 | - | 1 | 14 | 7 | 1 | - | - | 1 | - | 4 | 1 | 3 | - |
| Tent. passar por baixo | 9 | 5 | - | 5 | - | 5 | 6 | 7 | 1 | 1 | - | 1 | - | 2 | - | 4 | 2 | 1 | 5 | 4 | 2 | 6 | - | - | - | - | 2 | - | 1 | - |
| Tent. passar por cima | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | - | 4 | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | - |
| Beliscão | 9 | - | - | - | 1 | - | 4 | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 | - | 0 | 2 | 4 | - | - | - | - | - | 1 | - | 2 | - |
| Cabeçada | - | - | - | - | 4 | - | 1 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 | 1 | 3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Jogo de corpo | - | - | - | - | - | 5 | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 4 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Empurrão | 2 | 1 | 2 | - | - | 10 | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | 2 | 6 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | 2 | - | - | |
| Apoiar a cabeça | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Engalfinamento | - | - | - | - | - | - | 2 | - | 1 | - | - | - | - | - | 3 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - |

Anexo II

As observações realizadas em ambiente natural são apresentadas a seguir, em forma de etogramas.

Observações em rios hipógeos.

Sistema Torras

- 11-05-2009
- Observações individuais

| | Tempo observação | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Entocado | Reação luz | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|--------|---------------------|--------------|----------------|-------------|----------|------------|-------------------------|---------------------|
| Ind. 1 | 5 min. | | X | | | | | |
| Ind. 2 | 2 min. | | | | X | | | |
| Ind. 3 | 1 min. | | X | | X | | X (surto) | |
| Ind. 4 | 6 min. | | X | | | | | |

Gruna da Parede Vermelha

- 23-08-09
- Observações individuais

| | Tempo observação | Estacioná- rio | Nat. substrato | Nat. coluna | Entocado | Reação luz | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|---------|---------------------|-------------------|-------------------------|-------------|----------|------------|-------------------------|--|
| Ind. 1 | 3 min. | | X | X | | | | |
| Ind. 2 | 2 min. | | X | X (surto) | | | | |
| Ind. 3 | 1 min. | | X | X (surto) | | | | |
| Ind. 4 | 1 min. | | X | | | | | |
| Ind. 5 | 7 min. | | X (calma/ surto 5 s) | | | | | X (persegue e expulsa) |
| Ind. 6 | 1 min. | | X | X (agitada) | | | | |
| Ind. 7 | 2 min. | | X | X | | | | |
| Ind. 8 | 1 min. | | X | | | | | |
| Ind. 9 | 1 min. | | X | | | | | X (persegue e expulsa) |
| Ind. 10 | 1 min. | | X | | | | | X (engalfinhamento e persegue e expulsa) |

- 23-08-09
- Observações individuais

| | Tempo observação | Estacio- nário | Nat. substrato | Nat. coluna | Entocado | Reação luz | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|---------|---------------------|-------------------|-------------------|----------------|----------|---------------|-------------------------|------------------------|
| Ind. 1 | 1 min. | | | X | X | ? | X | |
| Ind. 2 | 3 min. | | X | | X | | | |
| Ind. 3 | 4 min. | | X | | X | | | |
| Ind. 4 | 1 min. | | X | | X | | | |
| Ind. 5 | 5 min. | | X | | | | | X (persegue e expulsa) |
| Ind. 6 | 4 min. | | X | | X | | | |
| Ind. 7 | 3 min. | | X | | | | | |
| Ind. 8 | Avistamento | | | | X | | | |
| Ind. 9 | Avistamento | | | | X | | | |
| Ind. 10 | Avistamento | | | | X | | | |

- Observações de grupos

| | Tempo observação | Hábito gregário | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Entocado | Reação luz | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|-----------|---------------------|--------------------|--------------|-------------------|-------------|----------|---------------|-------------------------|---------------------|
| Grupo I | 15 min. | 15 ind. | | X | X | X | | X | X (se repeliam) |
| Grupo II | 15 min. | 30 ind. | | X | X | X | | | |
| Grupo III | 15 min. | 46 ind. | | X | X | X | | | X (se repeliam) |
| Grupo IV | Avistamento | 42 ind. | | X | | | | | |

Sistema Morro de Alvo

- 01-06-10
- Observações individuais

| | Tempo observação | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Nat. contra- correnteza | Entocado | Reação luz | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|----------|---------------------|--------------|-------------------|----------------|----------------------------|----------|---------------|-------------------------|---------------------|
| Ind. 1 | 3 min. | | X | | | | | X | |
| Ind. 2 | 5 min. | | X | X | X | | | | |
| (epígeo) | | | | | | | | | |
| Ind. 3 | 1 min. | X | | | | | | X (subiu o rio) | |
| Ind. 4 | 2 min. | | X | | | | | | |
| Ind. 5 | Avistamento | | X | | | | | X (subiu o rio) | |

- Observações de grupos

| | Tempo observação | Hábito gregário | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Entocado | Reação luz | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|---------|---------------------|--------------------|--------------|-------------------|----------------|----------|---------------|-------------------------|------------------|
| Grupo I | 5 min. | 3 ind. | | X | | X | | | |

Observações em rios epígeos: nestes rios não foram realizados testes de reação à luz.

Rio Coisa Boa (Poço da Madalena)

- 27-08-2009
- Observações de grupos

| | Tempo observação | Hábito gregário | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Nat. contra- correnteza | Entocado | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|-----------|---------------------|--------------------|--------------|-------------------|----------------|----------------------------|----------|-------------------------|-------------------------|
| Grupo I | 15 min. | 5 ind. | | X | | | | | |
| Grupo II | 15 min. | 30 ind. | | X | | X | | | |
| Grupo III | 15 min. | 15 ind. | | X | | X | | | X (persegue e afugenta) |
| Grupo IV | 15 min. | 12 ind. | | X | | X | X | | |
| Grupo V | 15 min. | 15 ind. | | X | X | | | | X (persegue e afugenta) |
| Grupo VI | 15 min. | 15 ind. | | X | X (surto) | X | | | X (persegue e afugenta) |

- 31-05-2010
- Observações de grupos

| | Tempo observação | Hábito gregário | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Nat. contra- correnteza | Entocado | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|-----------|---------------------|--------------------|--------------|-------------------|----------------|----------------------------|----------|-------------------------|-------------------------|
| Grupo I | 10 min. | 6 ind. | | X | | | X | | X (persegue e afugenta) |
| Grupo II | 10 min. | 27 ind. | | X | | X | X | | |
| Grupo III | 10 min. | 8 ind. | | X | | X | | | |
| Grupo IV | 10 min. | 12 ind. | | X | | | X | | X (persegue e afugenta) |
| Grupo V | 10 min. | 30 ind. | X | X | X | | | | |
| Grupo VI | 10 min. | 3 ind. | | X | | | | | |
| Grupo VII | 10 min. | 9 ind. | X | X | | | | | |

Rio Coisa Boa (Fundo das Ruínas)

- 01-08-2010
- Observações de indivíduos

| | Tempo observação | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Nat. contra- correnteza | Entocado | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|--------|---------------------|--------------|-------------------|-------------|----------------------------|----------|-------------------------|---------------------|
| Ind. 1 | 15 min. | | X | | | | | |
| Ind. 2 | 15 min. | | X | | | | X (surto) | |

- Observações de grupos

| | Tempo observação | Hábito gregário | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Nat. contra- correnteza | Entocado | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|-----------|---------------------|--------------------|--------------|-------------------|----------------|----------------------------|----------|-------------------------|---------------------|
| Grupo I | 15 min. | 15 ind. | | | X | | | | |
| Grupo II | 15 min. | 15 ind. | X | X | X | | | | |
| Grupo III | 15 min. | 12 ind. | X | X | | | | X (surto/fuga) | |
| Grupo IV | 15 min. | 70 ind. | X | X | | X | | X (surto/fuga) | |
| Grupo V | 15 min. | 12 ind. | | X | X | X | | | |
| Grupo VI | 15 min. | 15 ind. | | X | | | | X (surto/fuga) | |

Rio Xavier (Bacia do Xavier)

- 02-06-2010
- Observações individuais

| | Tempo observação | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Nat. contra- correnteza | Entocado | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|--------|---------------------|--------------|----------------|----------------|----------------------------|----------|-------------------------|---------------------|
| Ind. 1 | 5 min. | | X | | | | | |

- Observações de grupos

| | Tempo observação | Hábito gregário | Estacionário | Nat. substrato | Nat. coluna | Nat. contra- correnteza | Entocado | Reação est. mecânico | Comp. agonístico |
|-----------|---------------------|--------------------|--------------|-------------------|----------------|----------------------------|----------|-------------------------|--|
| Grupo I | 10 min. | 3 ind. | X | X | | | | | X (se expelem e persegue e afugenta) |
| Grupo II | 10 min. | 5 ind. | | X | | | X | | |
| Grupo III | 10 min. | 3 ind. | | X | | X | X | | |
| Grupo IV | 10 min. | 3 ind. | | X | | | | | |

ANEXO III

Manuscrito submetido à revista Journal of Fish Biology, em Maio de 2011.

Phototatic behaviour of Copionodontinae Pinna, 1992 catfishes (Siluriformes, Trichomycteridae) from Chapada Diamantina, central Bahia, Northeastern Brazil

Rantin, B. and Bichuette*, M. E.

Laboratório de Estudos Subterrâneos, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos. Rodovia Washington Luís, km 235. CP. 676. CEP: 13565-905, São Carlos, São Paulo, Brazil.

*Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +55 16 33617946; fax: +55 16 33518322; email: bichuette@uol.com.br

Suggesting Running Title: Phototatic behaviour of copionodontine fishes

ABSTRACT

The phototactic behaviour of three Copionodontinae (Trichomycteridae) catfish species (two troglobites and one epigean) from Chapada Diamantina was studied in order to detect modifications related to isolation in the subterranean environment. The three species showed photophobic behavior. However, differences in the degrees of photophobia and in the variability of response under different luminosities were detected. The following hypotheses were developed: 1. the lower variability in the response to light exhibited by the troglobitic copionodontine species suggest, in part (in relation to the variability), the action of stabilizing selective pressure; 2. the attenuated photophobia and the high variability exhibited by the epigean species *C. orthiocarinatus* could be an answer to a recent predation pressure, an ecological aspect and maybe this character-state is under fixation in this population; 3. the more accentuated response to light and the more homogeneous data observed for *G. spinosum* (comparing with *Copionodon* sp. n.), suggest that this population is probably isolated for a longer time in the subterranean environment compared to the more variable *Copionodon* sp. n., and also there are strong evidences that the skin has a relevant role in the perception of light for the Copionodontinae species.

Key words: Reaction to light, photophobia, cave catfishes, *Glaphyropoma*, *Copionodon*.

INTRODUCTION

Troglobitic or troglobite species are organisms restricted to the subterranean (hypogean) environment, submitted to a particular selective regime. The main characteristics observed in the hypogean habitat are the tendency to food scarcity and environmental stability, this latter due to the rock buffering effect (Holsinger & Culver, 1988). Some troglobitic species show a series of autapomorphies (= morphological specializations), called troglomorphisms (Trajano, 2003).

Most troglobite specializations involve character regression, frequently assigned to the loss of function or to the relaxing of stabilizing selective pressure (Wilkins, 1992). Besides the classic troglomorphisms (changes in morphological characters), like eye and melanic pigmentation regressions until total loss of these characters, there are also regressions of some behaviour patterns (Parzefall & Trajano, 2010). Also, the development of non-visual structures (e.g., elongation of antennae and locomotor appendices); a precocial life cycle, compared to epigean relatives, and the regression or loss of activity components of circadian rhythmicity (Holsinger & Culver, 1988) are also observed in troglobite populations. Therefore, subterranean organisms are good models for studies of ecology/behaviour and evolution (Trajano & Bockmann, 1999).

Reaction to light represents the best studied behaviour on subterranean organisms and, considering the fishes, at least ten families were studied regarding this aspect (Characidae - genus *Astyanax*, Cyprinidae, Balitoridae, Heptapteridae, Trichomycteridae, Loricariidae, Clariidae, Amblyopsidae, Bythitidae and Poeciliidae), with no taxonomic evidence in the obtained results (e.g., Trajano & Gerhard, 1997; Parzefall, 1998; Trajano & Borowsky, 2003; Parzefall & Trajano, 2010). According to Trajano and Gerhard (1997) the phototatic behaviour displayed by some troglobite catfishes may vary in the same species according to the stimulus context, ie, between controlled tests with choice chamber in the laboratory and sudden illumination in the natural environment. Therefore, the responses are part of different behavioural traits, displayed in different functional contexts and possibly following independent evolutionary paths (Trajano and Gerhard, op. cit.).

There are around 170 species of subterranean fishes in the world and 25 species occur in Brazil (15% of the total richness) (Proudlove, 2010; G. Proudlove, pers. comm.). Most of Brazilian subterranean fishes belong to the Order Siluriformes: catfishes (Trichomycteridae,

Heptapteridae and Callichthyidae families) and armoured catfishes (Family Loricariidae) (Proudlove, op. cit). Considering the Trichomycteridae catfishes, the subfamily Copionodontinae Pinna, 1992 is endemic of Chapada Diamantina, central Bahia, and nowadays there are records of two genera and five species in the region, two of them occurring and coexisting (syntopic) in the sandstone/quartzitic caves of Chapada Diamantina, showing variability in the troglomorphic characters (regression of eyes and melanic pigmentation): *Glaphyropoma spinosum* Bichuette, Pinna & Trajano, 2008 and *Copionodon* sp., this latter represents a new species, under description (M. E. Bichuette, pers. comm.).

Compared to other trichomycterids, copionodontines show plesiomorphic condition of many morphological character-states, shared with its possible sister group Trichogenes Britski & Ortega 1983 (for instance, the complete infraorbital latero-sensory canal), and a unique primitive condition that suggests its basal position within Trichomycteridae (the more anteriorly located dorsal fin) (Pinna, 1992). Many of these conditions are relevant to understand the relationships among other families of Siluriformes and also within the Loricarioidea group (Pinna, 1997).

Behaviour studies of Brazilian subterranean fishes included Heptapteridae catfishes - *Pimelodella kronei* Miranda-Ribeiro 1907 (e.g. Trajano, 1989; Hoenen, 1996), *Taunayia* sp. (= *Rhamdiopsis* sp. 2) (Trajano & Gerhard, 1997; Trajano & Bockmann, 1999) and *Rhamdiopsis krugi* Bockmann & Castro 2010 (Mendes, 1995; Bichuette, in prep.); Trichomycteridae catfishes - *Trichomycterus itacarambiensis* Trajano & Pinna 1996 (Trajano & Gerhard, 1997), *Ituglanis passensis* Fernández & Bichuette 2002, *I. bambui* Bichuette & Trajano 2004, and *I. ramiroi* Bichuette & Trajano 2004 (Bichuette, 2003) and Loricariidae armoured catfishes - *Ancistrus cryptoptalmus* Reis 1987 and *A. formoso* Sabino & Trajano 1992 (Trajano & Souza, 1994; Bessa & Trajano, 2001).

A huge variation is observed on the phototactic behaviour of Brazilian subterranean fishes: many species exhibit from a photophobia to a tendency to fotofilia, with cases of indifference to light [e.g., *Taunayia* sp. (= *Rhamdiopsis* sp. 2 - Trajano & Gerhard, 1997)]. Moreover, a variation in the response to light is observed for intraspecific and interspecific contexts (populational and individual) and the variability of this behaviour is related to variation of morphological characters, for example, eyes and melanic pigmentation (e.g., for the armoured catfishes *Ancistrus* spp. and *Ituglanis* catfishes - Bessa & Trajano, 2001; Bichuette, 2003); and to the developing life cycle (Secutti & Trajano, 2009). When compared to the epigeal relatives (in

the case of known and/or existing species), some tendencies are observed, for example, the epigean fish show marked photophobic habits compared to the troglobitic ones (Langecker, 1992; Trajano, 2003).

Langecker (1992) proposed that the maintenance of photophobia in the troglobitic species could be a relictual characteristic, being a plesiomorphic character-state. However, to polarize this character, comparing the troglobitic species with at least two other epigean taxa is necessary (Maddison et al., 1984). Following this thought, Poulson (1964) and Romero (1985) consider that the maintenance of photophobia in troglobitic fishes is a relict of the epigean existence and not an adaptation to the cave life.

In this study the reaction to light was analyzed in laboratory, and eventual observations were made in the natural environment, in order to detect modifications related to the isolation in the subterranean environment. Copionodontinae catfishes probably represent a basal group in the phylogeny of trichomycterid (Pinna, 1992) and the study of behaviour traits can provide valuable information to corroborate the relationships within Trichomycteridae. So, we compare the response to light in three copionodontine species from the same region: *Glaphyropoma spinosum* and *Copionodon* new species (both troglobite) and the epigean species *Copionodon orthiocarinatus*.

MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA AND STUDIED SPECIES

Chapada Diamantina region (Fig. 1) is an extension of Serra do Espinhaço mountain-chain and its relief is composed of hills, mountains and subterranean galleries formed by metasedimentary rocks from the Paraguaçu and Chapada Diamantina groups. These rocks were deposited about one billion years ago and the dominant lithologies are sandstone, siltstones, argillites, conglomerates and pelites (Schobbenhaus et al., 1999). The altitudes vary from 1,000 to 1,700 m, representing a watershed between the São Francisco and the East Basins. The climate is tropical semi-arid, with distinct wet/dry periods, Aw following Köppen (1948) classification. Medium annual temperature is around 20° C (Nimer, 1989).

The troglobite copionodontines (*G. spinosum* and *Copionodon* new species) occur in the following sandstone/quartzitic caves: Gruna das Cobras, Gruna da Parede Vermelha, Morro de Alvo System (Gruna Morro de Alvo and Ressurgência do Morro de Alvo caves), Gruna Rio dos

Pombos, Gruna do Criminoso, Gruna do Lobo and Torras System (Torras I e II caves). These caves are located inside the Chapada Diamantina National Park. The epigean species, *C. orthiocarinatus*, occur in the Rio Coisa Boa, in the boundaries of the cave localities. This epigean species was also recorded inside the caves where the troglobite occur, showing an interesting case of syntopy (Fig. 1).

G. spinosum shows eyes and pigmentation regression (showing iridescence), with little variability in these characters, configuring an homogeneous population (Bichuette et al., 2008). For the *Copionodon* new species, a higher morphological variability is observed, with not so pronounced regression of eyes (from small to normal eyes) and a mosaic of characters concerning pigmentation, varying from pale yellow to light gray (M. E. Bichuette, pers. comm.). The epigean species is homogeneous, showing developed black eyes and typically dark gray coloration, with dark and iridescent aspect in the sides of the body.

SPECIMEN COLLECTING AND LABORATORY MAINTENANCE

Copionodontinae catfishes were captured with hand nets and transported in three liter gallons, conditioned in thermal boxes, with low temperature achieved with addition of recycled hipergel. Intraspecific groups of 10 to 15 individuals are maintained in 50 liter aquaria with continuous filtration and aeration and available shelters. The aquaria are installed at Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES) of the Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva / Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), under continuous darkness (except during maintenance activities). Epigean Copionodontinae species (*C. orthiocarinatus*) are also maintained at LES, however the aquaria are covered by a black shield and with a lamp attached to a timer to simulate the day phase (12 hours per day). The catfishes have been fed once a week with commercial food for carnivorous fishes (dry or frozen *Artemia salina*) at no fixed days and times.

REACTION TO LIGHT TESTS

The choice-chamber method was used in the tests of light reaction, as in the study of other troglobitic catfishes (Langecker, 1992; Trajano & Souza, 1994; Trajano & Gerhard, 1997; Bichuette, 2003), which simulates the interface between epigean and subterranean environments

(Trajano & Gerhard, 1997). The tests were performed one month after the catfishes arrived in the laboratory.

For these experiments, one sector of a 50 liters aquarium was illuminated and the other remained dark, covered with a black cardboard. A black plastic screen with openings in the middle and at the sides separated the two chambers. The plastic screen prevented the entrance of light, but did not block the movements of the catfishes across the aquarium floor and through the walls. We studied the reaction to light using a white fluorescent bulb, 40 *lux* (twilight), 170 *lux* (beginning of twilight) and 1,700 *lux* (cloudy day). Twelve (12) specimens of each species (*G. spinosum*, *Copionodon* new species and *C. orthiocarinatus*) were tested (Table I). Only the individuals 13 and 25 were juveniles, the remaining being adults (Table I).

In order to determine the acclimation time, we made previous observations, which demonstrated that an acclimation time varying from one hour to three hours before the beginning of tests was enough, since the individuals showed low and calm swimming and opercular beating.

The test duration was of one hour and the lamp was lighted one hour before each one. During the tests, the time spent in the lighted sector of the aquarium was recorded. For control tests, the whole aquarium remained illuminated and we counted the total time that each individual spent in the sector that would be the illuminated chamber during the actual tests.

Statistically significant differences between the total time spent in the illuminated sector in relation to the control tests were detected by non-parametric tests of Mann-Whitney with $\alpha=5\%$ (Zar, 1996).

RESULTS

Statistically significant differences between control and the tests were found for the troglobitic species *G. spinosum* under the three light intensities (40 *lux*, $U=27,5$ and $p=0,0110$; 170 *lux*, $U=7$ and $p=0,0001$; 1,700 *lux*, $U=22,5$ and $p=0,0043$). For the other troglobitic species, *Copionodon* sp. n., statistically significant differences were observed only under the lower light intensities (40 *lux*, $U=14,5$ and $p=0,0009$; 170 *lux*, $U=33,5$ and $p=0,028$). The epigean species, *C. orthiocarinatus*, showed weak photophobia for the three light intensities, corroborated by the statistical results of the Mann Whitney tests, which did not show significance (40 *lux*, $U=55,5$ and $p=0,3525$; 170 *lux*, $U=42,5$ and $p=0,0922$; 1,700 *lux*, $U=54$ and $p=0,3113$) (Table I). In general, the

three species of Copionodontinae from Chapada Diamantina reacted to light negatively. However, it can be noted that there is a degree of photophobia exhibited by the three species: *G. spinosum* and the new species of *Copionodon* (both troglobite), showed accentuated photophobia under 1,700 lux (considering the intensity of 170 lux only *G. spinosum* reacted strongly), and the epigean species *C. orthiocarinatus* reacted weakly to the three intensities, however, all individuals showed photophobia.

In addition, the phototactic responses were correlated to the degree of variation in the eyes and melanic pigmentation (Table I). Considering the variability in the response to light, it is noted that the individuals of *G. spinosum* exhibited little intrapopulation variability under the three light intensities (Fig. 2) and the same is observed for the eyes and pigmentation (tendency to more homogeneous population) (Table I); *Copionodon* sp. n. showed the greater variability in the response to light, mainly in the lower intensities (40 and 170 lux) (Fig. 2) and also showed a huge variability in the eyes and pigmentation (Table 1). For the epigean species *C. orthiocarinatus*, a mosaic was observed in the response to light (Fig. 2), however, the population is clearly homogeneous in relation to eyes and pigmentation (Table I), indicating no pattern for this latter case.

DISCUSSION

Regarding the response to light showed by Copionodontinae catfishes, we can argue that the variability showed herein by the troglobitic species (*G. spinosum* and the new species of *Copionodon*) may be related to the variation degree of eyes and pigmentation. Other studies on Brazilian cave fishes corroborate our results, for example, the same was observed for the troglobitic catfish *P. kronei* (Trajano & Gerhard, 1997), which shows a mosaic of eye size and melanic pigmentation allied to a weak photophobia intrapopulation variability; for armoured catfishes from central Brazil (genus *Ancistrus*) a mosaic of characters was recorded for behaviour and external morphology, the further varying from indifference to light to photophobia. Indeed, for the *Ancistrus formoso* species, the observed variation was at an individual level (Bessa & Trajano, 2001). For the Trichomycteridae catfishes *Ituglanis* and *Trichomycterus* genera, the same pattern was observed: photophobia in variable populations and correlated to eye size and pigmentation for the former (*Ituglanis* spp.) and weak photophobia for the latter (*T. itacarambiensis*), which is variable in many morphological levels, including true albinism (Bichuette, 2003; Trajano & Gerhard, 1997).

Trajano (2003) advocates that the character-states in mosaic (plesiomorphic and apomorphic) exhibited by Brazilian subterranean catfishes are recurrent, and the subterranean Copionodontinae from Chapada Diamantina apparently follow this pattern.

Most troglobitic catfishes studied concerning reaction to light present epigeal relatives displaying photophobia (Parzefall & Trajano, 2010). However, for the epigeal species *C. orthiocarinatus*, we found out an inverse pattern, the troglobitic species displayed more photophobic habits than the epigeal one. This inverted pattern was also observed for Balitoridae fishes (Eurasian Cypriniformes) from Thailand, while the epigeal representatives are generally diurnal and non-cryptobiotic/benthonic, the troglobitic species *Schistura oedipus* Kottelat 1988 shows since indifference to light until weak photophobia under lower light intensities and a strong photophobia under higher light intensities (Trajano et al., 2002). These results lead to an evolutionary/ecological interpretation of changes in the perception and processing of light stimuli of troglobitic copionodontines. Whether the actual cave species had been originated from an older ancestral with twilight/nocturnal activities which no longer exists, or the epigeal *C. orthiocarinatus* (sister-group of the cave copionodontines) could have had nocturnal habits and changed its behaviour due to recent predation pressure. Corroborating this latter idea, *C. orthiocarinatus* form medium groups (ca 70 individuals) in exposed places during the day phase and data from collectings in the same local indicated the coexistence of two nocturnal predators: trahiras *Hoplerethrinus unitaeniatus* Linnaeus, 1766, an alloctonous fish introduced about 180 years ago – R. C. Santos, pers. comm.; and the native catfishes *Trachelyopterus galeatus* Linnaeus, 1766.

It is important to point out the pattern changes of pigmentation that we observed for the copionodontine remained in captivity. The specimens of *G. spinosum* changed from pale yellow to purple about 10-15 days after arrived from the field, indicating that this species must percept light by the skin, a typical extraocular photoreception (EOP), very common in vertebrates (Langecker, 1992). Indeed, these pigmentation changes cannot be related to food, since the food is variable during maintenance in laboratory, nor to changes related to aging, as it manifested in both juvenile and adult specimens. For *Copionodon* sp. n., however, the pigmentation changes were subtle, changing from pale yellow to light gray, suggesting that the eyes in this species must be the main light receptor.

This study reinforces the idea of different reactions to light according to the stimulus context (gradation in laboratory and sudden stimuli in natural habitat) since Copionodontinae catfishes did

not show any reactions under lantern light in the natural environment. The same was observed for trichomycterid catfishes *I. bambui* and *T. itacarambiensis*, heptapterid catfishes *P. kronei*, and armoured loricariid catfishes *A. formoso* (Bichuette, 2003; Trajano & Gerhard, 1997), besides the balitoriid cave fishes from Thailand *S. oedipus* (Trajano et al., 2002).

Concluding, some behavioural patterns could emerge concerning the phototactic perception and interpretations, and three hypotheses rose, which must be tested in future works: the lower variability in the response to light exhibited by the troglobitic copionodontine species suggest, in part (in relation to the variability), the action of a stabilizing selective pressure; the attenuated photophobia and the high variability exhibited by the epigean species *C. orthiocarinatus* could be an answer to a recent predation pressure, an ecological aspect and maybe this character-state is under fixation in this population; the more accentuated response to light and the more homogeneous data observed for *G. spinosum* (comparing with *Copionodon* sp. n.), suggest that this population is probably isolated for a longer time in the subterranean environment compared to the more variable *Copionodon* sp. n. and also there are strong evidences that the skin has a relevant role in the perception of light for the Copionodontinae species. To corroborate or to refute the hypotheses presented above, it is necessary to polarize these character-states in a proposed phylogeny within Trichomycteridae or other higher taxa.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to several colleagues and friends who helped us during the field and laboratory work, specially to R. C. dos Santos (“Xiquinho”), our guide in Igatu, J. E. Gallão, L. B. Simões and T. L. C. Scatolini for help in the fieldwork; this work is part of Master degree of B. Rantin and part of a major research project of M. E. Bichuette, both were financially supported by the Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado de São Paulo (FAPESP, processes numbers 2008/08910-8 and 2008/05678-7). Thanks also to the environment governmental agency ICMBIO (Instituto Chico Mendes de Biodiversidade) for the collecting permission (license number 20165-1) and to the Post Graduation Program PPGERN/UFSCar (Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos/ Brasil) for the infrastructure to develop this work; E. Trajano (IBUSP), N. Nordi (UFSCar) and A. Peripato (UFSCar) contributed with suggestions and critical considerations for the manuscript.

REFERENCES

- Bessa, E. & Trajano, E. (2001). Light reaction and cryptobiotic habits in armoured catfishes, genus *Ancistrus*, from caves in central and northwest Brazil (Siluriformes: Loricariidae). *Mémoires de Biospéologie* **28**, 29-37.
- Bichuette, M. E. (2003). Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gêneros *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) da área cárstica de São Domingos, Nordeste de Goiás. Unpublished Phd. Thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, 330p.
- Bichuette, M. E., Pinna, M. C. C. & Trajano, E. (2008). A new species of *Glaphyropoma*: the first subterranean copionodontine catfish and the first occurrence of opercular odontodes in the subfamily (Siluriformes: Trichomycteridae). *Neotropical Ichthyology* **6**, 301-306.
- Hoenen, S. M. M. (1996). Behavioural studies on *Pimelodella kronei* from Bombas Ressurgence, southeastern Brazil (Siluriformes: Pimelodidae). *Mémoires de Biospéologie* **22**, 57-63.
- Holsinger, J. R. & Culver, D. C. (1988). The invertebrate cave fauna of Virginia part of Eastern Tennessee: Zoogeography and ecology. *Brimleyana* **14**, 1-1.
- Köppen, W. (1948). *Climatología*. Mexico city: Fondo de Cultura Economica.
- Langecker, T. G. (1992). Light sensitivity of cave vertebrates—behavioral and morphological aspects. In *The Natural History of Biospeleology* (Camacho, A. I., ed.), pp. 295-326. Madrid: Museo de Ciencias Naturales.
- Maddison, W. P., Donoghue, M. J. & Maddison, D. R. (1984). Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* **33**, 83-103.
- Mendes, L. F. (1995). Observations on the ecology and behavior of a new species of troglotic catfish from northeastern Brazil (Siluriformes: Pimelodidae). *Mémoires de Biospéologie* **22**, 99-101.
- Nimer, E. (1989). *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro: SUPREN.
- Parzefall, J. (1998). Behavioral adaptation of cavefishes. In *Biology of Subterranean Fishes* (Trajano, E., Bichuette, M. E. & Kapoor, B. G., eds.), pp. 1-480. Enfield, USA: Science Publishers, Inc.

- Parzefall, J & Trajano, E. (2010). Behavioral Patterns in Subterranean Fishes. In Biology of Subterranean Fishes (Trajano, E., Bichuette, M. E. & Kapoor, B. G., eds.), pp. 1-480. Enfield, USA: Science Publishers, Inc.
- Pinna, M. C. C. (1992). 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* **106**, 175-229.
- Pinna, M. C. C. (1997). Behavioral characters in phylogeny reconstruction. *Anais de etologia* **15**, 109-124.
- Poulson, T. L. (1964). Animals in aquatic environments: Animals in caves. In *The Natural History of Biospeleology* (Camacho, A. I., ed.), pp. 295-326. Madrid: Museo de Ciencias Naturales.
- Proudlove, G. S. (2010). Biodiversity and Distribution of the Subterranean Fishes of the World. In *Biology of Subterranean Fishes* (Trajano, E., Bichuette, M. E. & Kapoor, B. G., eds.), pp. 1-480. Enfield, USA: Science Publishers, Inc.
- Romero, A. (1985). Can evolution regress? In *The Natural History of Biospeleology* (Camacho, A. I., ed.), pp. 295-326. Madrid: Museo de Ciencias Naturales.
- Secutti, S. & Trajano, E. (2009). Reproductive behavior, development and eye regression in the cave armored catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 (Siluriformes: Loricariidae), bred in laboratory. *Neotropical Ichthyology* **7**, 479-490.
- Trajano, E. (1989). Estudo do comportamento espontâneo e alimentar e da dieta do bagre cavernícola, *Pimelodella kroneri*, e seu provável ancestral epígeo, *Pimelodella transitoria* (Siluriformes, Pimelodidae). *Revista Brasileira de Biologia* **49**, 757-769.
- Trajano, E. (2003). Ecology and Ethology of subterranean Catfishes. In *Catfishes, Vol. 2* (Arratia, G., Kapoor, B. G., Chardon, M. & Diogo, R., eds.), pp. 601-635. Enfield, USA: Science Publishers, Inc.
- Trajano, E. & Bockmann, F. A. (1999). Evolution of ecology and behavior in Brazilian Heptapterine cave catfishes, based on cladistic analysis (Teleostei: Siluriformes). *Mémoires de Biospéologie* **26**, 123-129.
- Trajano, E. & Borowsky, R. (2003). Biological rhythms in cave fishes from Thailand. In *Biology of Subterranean Fishes* (Trajano, E., Bichuette, M. E. & Kapoor, B. G., eds.), pp. 1-480. Enfield, USA: Science Publishers, Inc.

- Trajano, E & Gerhard, P. (1997). Light reaction in Brazilian cave fishes (Siluriformes: Pimelodidae, Trichomycteridae, Loricariidae). *Mémoires de Biospéologie* **24**, 127-138.
- Trajano, E. & Souza, M. A. (1994). Behaviour of *Ancistrus cryptophthalmus*, an armoured blind catfish from caves of central Brazil, with notes on syntopic *Trichomycterus* sp. (Siluriformes, Loricariidae, Trichomycteridae). *Mémoires de Biospéologie* **21**, 151-159.
- Trajano, E., Mugue, N., Krrejca, J., Vidthayanon, C., Smart, D. & Borowsky, R. (2002). Habitat, distribution, ecology and behavior of cave batilorids from Thailand (Teleostei: Cypriniformes). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **13**, 169-184.
- Wilkens, H. (1992). Neutral mutations and evolutionary progress. In Trajano, E. & Bockmann, F. A. (1999). Evolution of ecology and behavior in Brazilian Heptapterine cave catfishes, based on cladistic analysis (Teleostei: Siluriformes). *Mémoires de Biospéologie* **26**, 123-129.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*, 3rd edn. Englewood Cliffs: Prentice Hall.

Electronic References

- Schobbenhaus, C., Campos, D. A., Queiroz, E. T., Winge, M. & Berbert-Born, M. (1999). Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Available at <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio072/sitio072.htm> (last accessed 23 August 2010).

Table I. Phototatic response showed by Copionodontinae catfishes from Chapada Diamantina, central Bahia. Standard-length (L_S) in millimeters. Pigmentation: 1. Purple; 2. Dark gray; 3. Medium Gray; 4. Light gray with iridescence. Eyes Size: R, reduced; D, developed. Photophobia degree: + fotofilia; - photophobia; -- marked photophobia; = indifference to light.

| Ind. | Species | L_S | Pigmentation | Eyes | 40 lux | 170 lux | 1,700 lux |
|------|---------------------------|-------|--------------|-------|--------|---------|-----------|
| 1 | <i>G. spinosum</i> | 44.5 | 1 | R | - | -- | -- |
| 2 | <i>G. spinosum</i> | 45.0 | 1 | R | - | - | -- |
| 3 | <i>G. spinosum</i> | 45.4 | 1 | R | - | -- | -- |
| 4 | <i>G. spinosum</i> | 49.0 | 1 | R | - | -- | -- |
| 5 | <i>G. spinosum</i> | 50.5 | 1 | R | - | - | -- |
| 6 | <i>G. spinosum</i> | 50.8 | 1 | R | - | -- | -- |
| 7 | <i>G. spinosum</i> | 52.3 | 1 | R | - | -- | -- |
| 8 | <i>G. spinosum</i> | 59.3 | 1 | R | -- | -- | - |
| 9 | <i>G. spinosum</i> | 62.0 | 1 | R | -- | -- | -- |
| 10 | <i>G. spinosum</i> | 62.4 | 1 | R | -- | -- | -- |
| 11 | <i>G. spinosum</i> | 64.4 | 1 | R | -- | -- | -- |
| 12 | <i>G. spinosum</i> | 65.0 | 1 | R | - | -- | -- |
| 13 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 29.2 | 3 | R | - | - | - |
| 14 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 31.4 | 3 | +/- D | -- | -- | -- |
| 15 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 32.8 | 3 | R | - | -- | -- |
| 16 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 33.9 | 3 | R | - | - | -- |
| 17 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 34.0 | 3 | R | -- | = | -- |
| 18 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 36.0 | 3 | R | - | - | -- |
| 19 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 37.6 | 2 | R | - | - | - |
| 20 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 40.3 | 2 | +/- D | -- | -- | - |
| 21 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 40.5 | 3 | R | -- | -- | -- |
| 22 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 43.8 | 2 | R | - | - | - |
| 23 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 44.0 | 3 | R | -- | -- | -- |
| 24 | <i>Copionodon</i> sp. n. | 50.4 | 3 | R | - | - | -- |
| 25 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 19.9 | 4 | D | - | + | - |
| 26 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 21.2 | 4 | D | + | + | + |
| 27 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 24.2 | 4 | D | + | - | - |
| 28 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 25.7 | 4 | D | + | + | = |
| 29 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 27.9 | 4 | D | -- | -- | + |
| 30 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 28.3 | 4 | D | -- | -- | -- |
| 31 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 28.4 | 4 | D | - | - | - |
| 32 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 31.1 | 4 | D | + | - | -- |
| 33 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 48.7 | 4 | D | -- | -- | -- |
| 34 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 57.1 | 4 | D | - | - | -- |
| 35 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 60.5 | 4 | D | + | -- | + |
| 36 | <i>C. orthiocarinatus</i> | 79.1 | 4 | D | = | - | -- |

Figure captions

Fig. 1: Map of Chapada Diamantina region, central Bahia, northeastern Brazil. In gray color - Chapada Diamantina National Park: 1. Boundaries of the National Park; 2. Main Roads; 3. Secondary Roads; 4. Rivers and small drainages; 5. Cities; 6. Locality of occurrence of Copionodontinae catfishes: Povoado de Igatu, Andaraí county, Bahia state.

Fig. 2: Individual times (in minutes) exhibited by the copionodontine catfishes in the light sector of aquarium (a) *G. spinosum*; (b) *Copionodon* new species and (c) *C. orthiocarinatus*. Light intensity: 40, 170 and 1,700 *lux*.

Figure 1

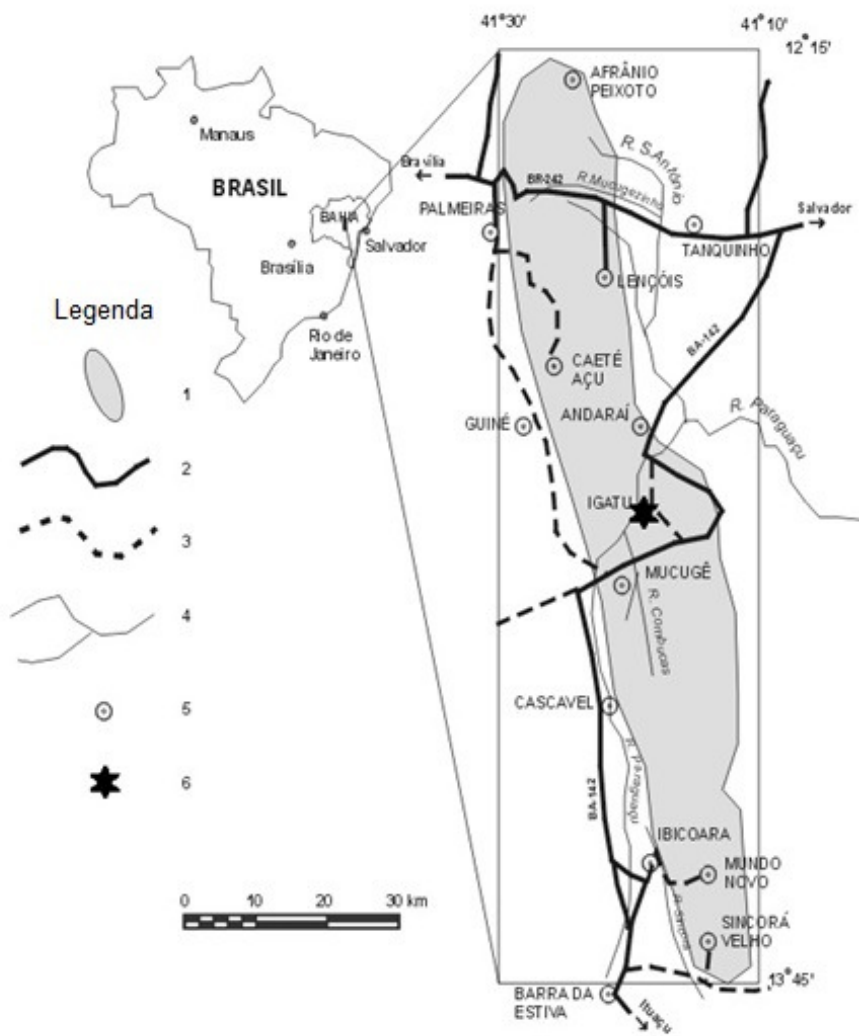


Figure 2

