

**CAPACIDADE NATATÓRIA DE PEIXES
HIPÓGEOS E EPÍGEOS: ASPECTOS
ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS**

FRANCISCO ALEXANDRE COSTA SAMPAIO

2009

FRANCISCO ALEXANDRE COSTA SAMPAIO

**CAPACIDADE NATATÓRIA DE PEIXES HIPÓGEOS E EPÍGEOS:
ASPECTOS ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de “Mestre”.

Orientador

Prof. Rodrigo Lopes Ferreira

LAVRAS
MINAS GERAIS – BRASIL

2009

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Sampaio, Francisco Alexandre Costa.

Capacidade natatória de peixes hipógeos e epígeos: aspectos ecológicos e evolutivos / Francisco Alexandre Costa Sampaio. – Lavras : UFLA, 2009.

111 p. : il.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2009.

Orientador: Rodrigo Lopes Ferreira.

Bibliografia.

1. Cavernas. 2. Natação de peixes. 3. Velocidade crítica. 4. *Stylichthys typhlops*. 5. *Trichomycterus itacarambiensis*. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 574.52632

FRANCISCO ALEXANDRE COSTA SAMPAIO

**CAPACIDADE NATATÓRIA DE PEIXES HIPÓGEOS E EPÍGEOS:
ASPECTOS ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de “Mestre”.

APROVADA em 27 de fevereiro de 2009

Profa. Maria Elina Bichuette UFSCar

Prof. Paulo dos Santos Pompeu UFLA

Profa. Hersília de Andrade e Santos CEFET-MG

Prof. Rodrigo Lopes Ferreira UFLA
(Orientador)

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL

AGRADECIMENTOS

Quero aqui agradecer a todos que contribuíram para a realização deste trabalho; a colaboração de cada um, à sua maneira, possibilitou concretizar este projeto.

Primeiramente, agradeço a Deus, causa primária de todas as coisas.

Agradeço ao meu orientador, Rodrigo Lopes Ferreira, o Drops, por aceitar me orientar e por me apontar um caminho novo, em que meus olhos, ainda não acostumados à escuridão das cavernas, aos poucos foi vislumbrando uma luz aqui e outra adiante, para, depois, aguçar a vista para as coisas que me eram desconhecidas. Sou muito grato pela orientação e conhecimentos compartilhados.

Ao Paulo Pompeu, meu segundo orientador, pela instrução e convivência diárias, com muita paciência, boa vontade e disposição para solucionar as minhas tantas dúvidas em ictiologia, hidráulica, estatística, etc. Muito obrigado!

À Hersília Santos, agradeço pela orientação e imenso apoio na construção do aparato, pelos ensinamentos técnicos em capacidade natatória, em hidráulica, mecânica, engenharia etc. Sem a sua participação não teria conseguido o que temos hoje!

Aos biólogos Fábio Vieira e Carlos Bernardo Mascarenhas Alves, pelo auxílio financeiro para a construção do aparato hidráulico.

À professora Maria Elina Bichuette, pelo incentivo ao projeto e pelas contribuições para a melhoria deste trabalho.

À Capes, pela concessão da bolsa; à Fapemig, pelo financiamento do projeto e ao IBAMA, pela licença de coleta.

À Universidade Federal de Lavras e o Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, bem como aos professores do curso.

Ao Consórcio AHE Funil, pelo intermédio de Mauro Sette, Glycia, Fabiano (Maná), Pablo e Elder.

Agradeço a Míriam A. Castro, pelo seu valioso auxílio nos experimentos, pela ajuda e companhia nos “intermináveis” minutos que antecediam o “bateu!”.

A todos aqueles que me ajudaram na construção do aparato, em suas várias etapas. Tarefa difícil citar todos que passaram pelo laboratório e “deram uma força”. Muito obrigado a todos!

Aos meus companheiros e amigos de curso: Elton Bordoni, Arthur Tahara, Cecília Leal, Grazielle Wolf, Mariana Rodrigues, Andréia Mesquita, Carol Cambraia, Augusto Braga, Ana Paula Bueno, Marília Santos, Giuslan e os agregados (incluindo o Calorada e Ulisses), pelas trocas de idéias, discussões, ensinamentos, pela amizade e momentos de lazer.

Ao pessoal do Laboratório de Ictiologia, Cintia, Nara, Fábio, Lucas, Ceceo e Léo.

Aos que ajudaram com as coletas. Sou muito grato ao Leopoldo Bernardi, Míriam Castro, Rafael Couto, Cecília Leal e Fábio Suzuki.

Aos meus professores e amigos Ricardo Jucá Chagas e Lilian Boccardo, por me ensinarem e conduzirem no caminho acadêmico desde os primeiros períodos da graduação.

Agradeço aos meus familiares, pelo apoio constante, por sempre acreditar e confiar em mim e, principalmente, pela compreensão dos momentos privados do convívio. Aproveito pra pedir desculpas pelas minhas ausências e pela maneira de expressar o quanto amo vocês.

Ao Renato, pelo constante incentivo ao aprimoramento intelectual, pelos conhecimentos partilhados, pelos exemplos de conduta e de ética, pela amizade e companheirismo. Agradeço pelo constante apoio, até mesmo quando eu achava que não precisava. Muito obrigado, de coração!

Às companheiras do cotidiano, Carol e Vivi, pela amizade, pelo bom convívio, pelas conversas demoradas à mesa do café, pelas risadas... enfim, por serem verdadeiras companheiras!

Aos meus amigos: Dilurdes, Zé Ferreira, Sr. Ismael, Sr. Vicente, Márcia, Lili, Lenira, Dona Marlene, Ivinho e outros muitos, pelos bons momentos partilhados na casa da Di, nos cafés, nas jantãs, nas conversas carregadas de ensinamentos simples, mas de muito valor. Agradeço especialmente pelas ocasiões que me encorajaram e deram ânimo pra seguir em frente.

À Dona Cidinha, que me recebeu em sua casa quando ainda não sabia onde ficava a UFLA, tratando-me muito bem, cercando-se de carinhos e cuidado, me “ensinando” a comer do seu jeito; agradeço pelos bons momentos, hoje mais espaçados; pelos seus exemplos de trabalho e dedicação em servir: a cada dia uma nova lição de vida e para a vida.

À Dona Erilda, minha vizinha, pela amizade e cuidado que surpreende e que me faz valorizar coisas simples da vida do interior: um bom dia e uma conversa pela janela por uns minutos; um agrado no pratinho cheio de quitandas; uma visita, um café, uma pimenteira de presente e tantas outras coisas... isso é viver em Lavras.

SUMÁRIO

RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
CAPÍTULO 1.....	1
1 Introdução.....	2
2 Referencial Teórico.....	5
2.1 As cavernas e o ambiente subterrâneo.....	5
2.2 Ictiofauna subterrânea.....	8
2.3 Hidrobiologia subterrânea.....	13
2.4 Capacidade natatória em peixes.....	14
3 Metodologia.....	19
3.1 Aparato hidráulico.....	19
3.2 Procedimento experimental.....	25
3.3 Parâmetro de capacidade natatória avaliado.....	26
3.4 Espécies estudadas.....	27
3.5 Coletas.....	28
3.6 Manutenção dos peixes e condições.....	29
3.7 Análises.....	29
4 Referências Bibliográficas.....	31
CAPÍTULO 2: Capacidade natatória de caracídeos hipógeos e epígeos com ênfase no troglóbio <i>Stygichthys typhlops</i> Brittan & Böhlke, 1965.....	36
1 Resumo.....	37
2 Abstract.....	38
3 Introdução.....	39
4 Objetivos.....	42

5 Metodologia.....	43
5.1 Espécies estudadas.....	43
5.2 Coleta, transporte e manutenção dos espécimes em laboratório.....	47
5.3 Aparato e procedimento experimental.....	48
5.4 Análises.....	48
6 Resultados.....	50
7 Discussão.....	64
7.1 Relação da temperatura e a capacidade natatória.....	64
7.2 Comportamento observado durante os testes.....	65
7.3 Velocidades críticas obtidas.....	65
8 Conclusões.....	72
9 Referências Bibliográficas.....	73
CAPÍTULO 3: Capacidade natatória de bagres hipógeos e epígeos com ênfase no troglóbio <i>Trichomycterus itacarambiensis</i> Trajano & Pinna 1996	
1 Resumo.....	77
2 Abstract.....	78
3 Introdução.....	79
4 Objetivos.....	84
5 Metodologia	85
5.1 Espécies estudadas.....	85
5.2 Coleta, transporte e manutenção dos espécimes em laboratório.....	89
5.3 Aparato e procedimento experimental.....	90
5.4 Análises.....	90
6 Resultados.....	92
6.1 Comportamentos observados.....	92
6.2 Velocidades críticas obtidas.....	93
7 Discussão.....	99
7.1 Comportamentos observados.....	99

7.2 Velocidades obtidas.....	100
8 Conclusões.....	104
9 Referências Bibliográficas.....	105
ANEXOS.....	109

RESUMO

SAMPAIO, Francisco Alexandre Costa. **Capacidade natatória de peixes hipógeos e epígeos: aspectos ecológicos e evolutivos**. 2009. 111p. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG. *

Foram testadas e comparadas as capacidades natatórias de oito espécies de peixes do grupo dos caracídeos (piabas) e dos siluriformes (bagres), provenientes de ambientes com diferentes características hidráulicas, como rio epígeo e subterrâneo (lótico), lagoa (lêntico) e meio freático (lêntico). Foram analisadas cinco espécies de Characidae: *Stygichthys typhlops* (de lençol freático e troglóbia), *Piabina argentea* e *Bryconamericus stramineus* (rio), *Hemigrammus marginatus* (rio/lagoa) e *Pselogrammus kennedyi* (lagoa). Dentre os Siluriformes foram testadas: *Trichomycterus itacarambiensis* (rio subterrâneo e troglóbio), *Trichomycterus brasiliensis* (rio) e *Ituglanis* sp (rio subterrâneo). Os testes de velocidades foram realizados utilizando-se a metodologia proposta por Santos (2007) em um aparato hidráulico semelhante ao idealizado por Brett (1964). O tipo de velocidade utilizado nos testes foi a crítica (a máxima velocidade que o peixe poderia manter num determinado tempo) e, para efeitos comparativos, esta foi fornecida em comprimentos por segundos. A variável comprimento corpóreo total (CT) foi a que apresentou maior poder explicativo da velocidade para todas as espécies de piabas analisadas e, para os bagres, esta foi relacionada apenas a *T. itacarambiensis*. As velocidades críticas obtidas pelas espécies de piabas, em comprimentos por segundos, foram significativamente diferentes entre si e entre *P. kennedyi* e *S. typhlops*. Para os bagres, as velocidades foram significativamente diferentes entre *T. brasiliensis* e *Ituglanis* sp. Verificou-se que ambas as espécies troglóbias apresentaram redução nas variações de velocidades, quando comparadas às demais espécies epígeas. Suas velocidades se concentraram em torno de um valor médio, indicando a ação de uma pressão seletiva sobre as populações, reduzindo os valores extremos de velocidade.

Comitê Orientador: Rodrigo Lopes Ferreira - UFLA (Orientador), Paulo dos Santos Pompeu - UFLA e Hersília de Andrade e Santos – CEFET-MG

ABSTRACT

SAMPAIO, Francisco Alexandre Costa. **Swimming performance of hypogean and epigean fishes: ecological and evolutionary**. 2009. 111p. Dissertation (Master in Applied Ecology)– Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG. *

The swimming performance of eight fish species from environments with different hydraulic traits were compared and analyzed. Five species of Characidae were analyzed: *Stygichthys typhlops* (troglobitic species from phreatic level), *Piabina argentea* and *Bryconamericus stramineus* (epigean species from rivers), *Hemigrammus marginatus* (epigean species from rivers and lagoons) and *Pselogrammus kennedyi* (epigean species from lagoons). Furthermore, three species of Siluriformes were also studied: *Trichomycterus itacarambiensis* (troglobitic species from an underground river), *Trichomycterus brasiliensis* (epigean species from rivers) and *Ituglanis* sp (troglophile species from an underground river). The velocity tests were conducted using the methodology proposed by Santos (2006), in a hydraulic apparatus similar to those idealized by Brett (1964). The types of velocity used in the tests were the critical speed and, in order to make comparisons, this type was provided in lengths per second. In this apparatus, the fish was forced to swim against a progressive incremental flow of velocity in predetermined times. The total length (TL) presented the greatest explanatory potential of velocity for all species of small characins analyzed, and to catfishes, the parameter was related only to *T. itacarambiensis*. The critical velocities obtained by the species, in decreasing order with values on length per second were: *T. brasiliensis* (3.74), *T. itacarambiensis* (3.49) and *Ituglanis* sp (2.29). The swimming performance was significantly different between *T. brasiliensis* and *Ituglanis* sp. During the tests, it was observed that *T. brasiliensis* and *Ituglanis* sp demonstrated behaviors to avoid the high flows by using the mouth and/or barbels to fasten themselves to the substrate. It was observed that *T. itacarambiensis* presented velocities near to the mean value, with minor variation amplitudes, while *T. brasiliensis* presented large velocity variations.

Guidance Committee: Rodrigo Lopes Ferreira - UFLA (Major Professor), Paulo dos Santos Pompeu - UFLA and Hersília de Andrade e Santos - CEFET-MG

CAPÍTULO 1

1 INTRODUÇÃO

O estudo das velocidades da natação de peixes recebeu significativa contribuição com os trabalhos de Houssay, em 1912, que foi o primeiro a utilizar as velocidades de nado em estudos de aspectos quantitativos. Seus trabalhos diferiram de outros realizados anteriormente, nos quais as pesquisas envolviam estudos da natação relacionados à bexiga natatória (Alexander, 1983).

Houssay foi o primeiro pesquisador a medir a velocidade da natação de um peixe, por meio da força que o mesmo utilizava para nadar. O peixe era amarrado a um sistema de roldanas e estas eram ligadas a canetas acionadas por um circuito elétrico. De acordo com a natação do peixe, era vencida a resistência de um peso fixo em uma das roldanas e, assim, acionava o circuito elétrico, sendo registrada a força despendida pelo peixe. Em seguida, com base na força registrada, era calculada a potência requerida para a natação (Alexander, 1983). A este trabalho foram acrescentadas várias modificações e aprimoramentos, até a construção de uma câmara de natação, por Brett em 1964, a qual tem sido amplamente difundida em estudos de velocidades de peixes em laboratório. Este aparato é constituído por um conduto forçado, cujo escoamento é produzido por bombas centrífugas, assim como o utilizado no presente trabalho.

A utilização dessas metodologias para a determinação de velocidades em peixes tem sido de grande importância para o entendimento das suas potenciais velocidades, da preferência de habitats de acordo com suas capacidades natatórias e para as comparações entre espécies, semelhanças ou diferenças comportamentais e adaptativas para a colonização e a manutenção de seus habitats.

Considerando a ocorrência de peixes tanto em ambientes epígeos como hipógeos e, dentro destes ambientes, a variedade de condições existentes, percebe-se que várias espécies são adaptadas a esses diferentes ambientes. Como

exemplo, nos ambientes epígeos (de superfície), podem ser encontrados sistemas com características dinâmicas muito diferentes entre si, como lagos, rios e riachos. Para os ambientes hipógeos (subterrâneos), esta diversidade entre sistemas também é observada, como os rios e os riachos subterrâneos, os lagos na interface do nível de base e o lençol freático inserido em zonas de saturação. As variações sazonais, entre outros fatores, explicam as diferenças dinâmicas entre esses sistemas. Por sua vez, os peixes adaptam-se e respondem de forma diferente a essas variações.

Dessa forma, o conhecimento da capacidade natatória desempenhada pelas espécies é uma ferramenta para a melhor compreensão desses sistemas bem como para a preservação dos mesmos. Nesse sentido, um estudo comparativo das velocidades das espécies de um mesmo grupo e com padrões morfológicos semelhantes (piabas e bagres) que ocorrem em ambientes hipógeos e epígeos constituiu o objetivo principal deste trabalho. A capacidade natatória de espécies hipógeas (troglóbias) foi analisada e comparada com a das epígeas, buscando entender aspectos ecológicos da natação e suas relações com as diferentes condições hidráulicas dos ambientes.

Formato da dissertação

A presente dissertação está organizada em três partes: na primeira se encontram, além da introdução, o referencial teórico, a descrição do aparato hidráulico e as referências bibliográficas desta parte. As duas partes seguintes são apresentadas em capítulos (1 e 2) e, por último, são apresentados os anexos.

No referencial teórico, apresenta-se uma descrição das formações das cavernas, da hidrologia e dos diferentes ambientes integrantes do carste e da fauna cavernícola, enfatizando a ictiofauna presente nos ambientes subterrâneos. Uma síntese da capacidade natatória em peixes também é apresentada, seguida pelas hipóteses de trabalho.

Na metodologia, denominada de descrição do aparato hidráulico, foi detalhada a constituição do mesmo, ilustrando suas partes componentes e discriminados os procedimentos utilizados nos dois capítulos seguintes, além da indicação das espécies analisadas.

No capítulo 2, apresentam-se e discutem-se as informações sobre a capacidade natatória de espécies de Characidae, popularmente conhecidas por piabas, com ênfase na natação de *Stygichthys typhlops*, cuja espécie é altamente especializada ao meio subterrâneo.

No capítulo 3, o enfoque é dado às espécies de bagres, pertencentes à família Trichomycteridae (gêneros *Ituglanis* e *Trichomycterus*), apresentado as velocidades alcançadas e discutindo aspectos comparativos, especialmente quanto a *Trichomycterus itacarambiensis*, e sua capacidade natatória adaptada ao ambiente subterrâneo (troglóbia).

Em seguida, são apresentadas, nos anexos, as ilustrações das espécies e de locais de coletas.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 As cavernas e o ambiente subterrâneo

As cavernas são cavidades naturais subterrâneas que ocorrem em um sistema geológico denominado carste. Este pode ser caracterizado como um complexo dinâmico em constante modificação, principalmente pela ação da água, que atua na formação, moldagem e deposição de inúmeras feições (Gibert et al., 1994; Mangin, 1994; Ferreira, 2004). O carste é comumente considerado como o resultado do processo de dissolução das rochas pelas águas, fenômeno denominado de carstificação (Mangin, 1994; Bakalowicz, 2005). Assim, o carste é caracterizado pelas formações geológicas constituídas de rochas solúveis, como as carbonáticas (calcários e dolomitos) (Ginés & Ginés, 1992; Mangin, 1994; Trajano, 2000; Bakalowicz, 2005) e outras.

Essas cavidades naturais subterrâneas apresentam constituição rochosa variada, podendo ser formadas também por quartzitos, arenitos, granitos e basalto, dentre outras, mas são mais frequentes em rochas carbonáticas (Ginés & Ginés, 1992; Mangin, 1994; Ferreira, 2004). As cavernas são, portanto, partes ou subunidades desta ampla unidade que apresenta vários canais de escoamento, com entrada e saída de água fluvial ou pluvial que, pela dissolução e erosão da rocha, vão conferindo feições ao ambiente subterrâneo (Mangin, 1994; Trajano, 2000).

As várias feições que o carste assume ocasionam grande heterogeneidade de ambientes com fisiografias distintas, como o epicarste, os sistemas vadosos, os lânticos, na interface do nível de base e os freáticos. A única escala capaz de considerar as propriedades do aquífero cárstico que corresponde a toda a sua estrutura é a abordagem por completo do sistema (Mangin, 1994). A abordagem de sistema cárstico sugerida por Mangin (1994) considera a hidrologia da superfície (formada por uma estrutura de drenagem

com rios e riachos) à qual são incorporados reservatórios (aluvial e de vários aquíferos) e que constituem uma área de captação de água. Assim, o carste é tratado como uma área de captação, para a qual tem sido sugerido o nome de sistema cárstico, definido como a área no qual o nível do fluxo do carste típico se torna organizado para constituir uma unidade da drenagem. Dessa forma, cada unidade desse sistema apresenta uma condição particular de fluxo, o qual depende da origem (fluvial, pluvial ou aquífero), da permeabilidade das rochas, etc.

A água que circula pelo carste é o principal agente que promove a reestruturação de materiais e induz a mudanças no sistema cárstico, como o aumento dos espaços intersticiais e a criação de rotas de drenagens. Esta água que flui através do carste é também o vetor que introduz energia para o sistema cárstico subterrâneo, além de transmitir informação sazonal para os organismos troglóbios por variações químicas e hidrodinâmicas, aumentando a entrada de energia devido à maior eficácia na circulação da água (Ginés & Ginés, 1992).

O sistema cárstico se desenvolve num sistema hidráulico, em que sua progressiva heterogeneidade começa organizada, hierarquizada, semelhante a um sistema fluvial. Os condutos, geralmente, apresentam vários metros de largura e quilômetros de comprimento; neles, as condições do fluxo podem ser idênticas àquelas do sistema fluvial de superfície, com fluxo livre, em altas taxas e velocidades. Condições de fluxo confinado também são encontradas em condutos freáticos, especialmente nas estações de cheias (Bakalowicz, 2005).

Nos ambientes hipógeos ou subterrâneos, as condições de permanente ausência de luz, aliadas às temperaturas com valores em torno das médias externas anuais, fazem com que os ambientes subterrâneos apresentem tendência à estabilidade (Poulson & White, 1969; Culver, 1982). Essas condições do ambiente subterrâneo impõem restrições para a colonização destes habitats para muitos táxons. Em função dessas restrições, os organismos passaram por várias

modificações, que permitiram sua sobrevivência no meio subterrâneo, como algumas evidências morfológicas, incluindo completa redução dos olhos, perda da pigmentação, perda de asas, prolongamento de membros e apêndices, aumento do tempo de vida, diminuição do número de ovos e do metabolismo respiratório, estruturas sensoriais bem desenvolvidas, além de várias estratégias metabólicas (Gibert & Deharveng, 2002; Fernández, 2004)

As comunidades subterrâneas apresentam-se de maneiras complexas, compreendendo espécies em diferentes estágios de adaptação ao ambiente hipógeo (Gibert & Deharveng, 2002; Humphreys, 2008). Essas diferentes formas de vida apresentadas pelas espécies são separadas em categorias que refletem um maior ou menor grau de especialização à vida subterrânea. As espécies mais especializadas ao ambiente subterrâneo são denominadas de troglóbias e são exclusivamente restritas a esse meio. Pelo fato de estarem submetidos às condições específicas desse ambiente, os organismos troglóbios geralmente apresentam algumas especializações evolutivas relacionadas ao isolamento hipógeo (Culver, 1982; Camacho et al., 1992; Weber et al., 1998a; Bichuette & Trajano, 2006) ou, ainda, pela ausência de pressões seletivas típicas do meio epígeo (outros ambientes não subterrâneos).

Além dos organismos troglóbios podem ser encontrados organismos em cavernas que pertencem a outras categorias ecológico-evolutivas (Holsinger & Culver, 1988 – modificado do sistema Schiner-Racovitza). Os troglóxenos são os regularmente encontrados no ambiente subterrâneo, mas que saem do mesmo para se alimentar. Ocorrem, em geral, nas porções das cavernas mais próximas à entrada, mas suas populações podem, eventualmente, também ocorrer em porções mais distantes da entrada. Troglófilos são os organismos que completam seus ciclos de vida no meio hipógeo e/ou epígeo. No meio epígeo, tanto os troglóxenos quanto os troglófilos, geralmente, ocorrem em ambientes úmidos e sombreados. Certas espécies podem, ainda, ser troglófilas sob certas

circunstâncias e troglóxenas em outras (e.g. em cavernas que apresentam baixa disponibilidade de alimento). Outra categoria, os acidentais, é formada por organismos que penetram no interior das cavernas, mas não conseguem sobreviver nelas (Howarth, 1983).

O ambiente subterrâneo apresenta grande variedade de formas viventes, a exemplo das categorias citadas, as quais são constituídas por diversos grupos biológicos. Alguns desses grupos são bem representados nesse ambiente, enquanto outros são ausentes (Gibert & Deharveng, 2002). Os invertebrados, por exemplo, são responsáveis pela grande parte da diversidade subterrânea. Dentre eles, os crustáceos têm sido muito bem sucedidos na colonização desse meio, sendo o grupo com maior número de espécies subterrâneas conhecidas, enquanto os insetos são pouco representados (Gibert & Deharveng, 2002). A escassez de alimentos e a baixa diversidade de habitats são fatores que reduzem o número de espécies que buscam os ambientes subterrâneos para estabelecerem suas populações, a exemplo dos insetos (Sket, 1999). Já os vertebrados, esses são poucos nesse meio, dos quais se destacam os anfíbios e os peixes (Humphreys, 2008), sendo apenas esses dois grupos que envolvem espécies com especializações ao meio subterrâneo (troglóbios), onde há cerca de seis vezes mais peixes que anfíbios (Weber et al., 1998b).

2.2 Ictiofauna subterrânea

Os ambientes subterrâneos foram, inicialmente e por muito tempo, considerados como ambientes extremos, habitados por poucas espécies. Esta idéia, no entanto, está ultrapassada e diversos estudos têm mostrado que esses ambientes são capazes de abrigar comunidades diversificadas (Gibert & Deharveng, 2002). Numa escala global, pode-se considerar a diversidade subterrânea relativamente elevada, principalmente quando se considera que esses ambientes são quase totalmente desconhecidos, quando comparados aos ecossistemas externos (Gibert & Deharveng, 2002). Os dados referentes a essa

biodiversidade apresentam disparidades quanto ao número de espécies, cujos valores variam de um autor para outro. Como exemplos dessa diversidade podem ser citadas as mais de 7.000 espécies aquáticas exclusivamente subterrâneas conhecidas no mundo (Botosaneanu, 1986). Dentre os vertebrados cavernícolas, os peixes são os que apresentam maior número de espécies exclusivamente subterrâneas (Weber et al., 1998b).

Nos ambientes aquáticos subterrâneos podem ocorrer inúmeras espécies de peixes, que penetram, ativa ou passivamente, nestes ambientes. Dentre elas, destacam-se aquelas que se isolaram em cavernas e, ao longo de sua evolução, se adaptaram (em maior ou menor grau) às condições prevalentes nesses ambientes (Gibert & Deharveng, 2002). São conhecidos alguns aspectos que perderam seu significado biológico, por estarem sujeitos à regressão e porque não foram positivamente selecionados. Tais caracteres regressivos podem ser muito notáveis (como os olhos e pigmentos), ou menos conspícuos, tanto no aspecto morfológico como comportamental (Weber et al., 1998).

No meio hipógeo (subterrâneo), os peixes troglóbios apresentam, geralmente, características que os diferem dos peixes de ambientes epígeos, tais como redução ou ausência de olhos, redução da pigmentação (que pode culminar com a despigmentação total ou, mesmo, em casos mais raros, no albinismo) dentre outros aspectos que refletem as especializações ao ambiente subterrâneo (Trajano & Bichuette, 2007). O grau na perda de olhos e da pigmentação, possivelmente, é um indicador do tempo de isolamento em cavernas, ao passo que o desenvolvimento de adaptações sensoriais e metabólicas contribui para um melhor aproveitamento dos baixos suprimentos de alimentos (Barr Júnior & Holsinger, 1985). A regressão dos olhos em diferentes espécies está ligada a uma evolução denominada de convergente, embora cada uma apresente um padrão de desenvolvimento distinto, em que o grau de degeneração nas

estruturas oculares depende da idade ontogenética e da idade filogenética (Weber et al., 1998b).

Outra adaptação é quanto ao órgão pineal, cuja função neuroendócrina exerce importante papel na manutenção do ritmo circadiano de peixes epígeos, que ainda persiste nas espécies hipógeas. Embora sua forma seja um pouco reduzida, a atuação deste órgão em peixes hipógeos é enigmática porque seu significado biológico não é tão óbvio em ambientes completamente escuros como as cavernas (Weber et al., 1998b).

Segundo Camacho et al. (1992), é observada uma tendência regressiva para algumas características dos organismos em respostas ao ambiente subterrâneo (como a evidente despigmentação e perda de olhos). Por outro lado, outras características adaptativas, denominadas de “adaptações previsíveis” (Culver, 1982) ou “traços construtivos” (Weber et al., 1998b), são aquelas menos evidentes que os traços regressivos e devem ser utilizadas para a determinação de uma característica adaptativa, comparada ao seu correspondente epígeo (Weber et al., 1998b). Dentre estes aspectos está, por exemplo, o incremento em sensibilidade tátil e química, que pode ser originado do aumento do número de estruturas receptoras (higro, termo, mecânico e quimiorreceptores) (Camacho et al., 1992). Já o desenvolvimento de estruturas mecanossensoriais no sistema da linha lateral em peixes cavernícolas é controverso quanto ao aprimoramento funcional, embora algumas espécies exibam considerável desenvolvimento deste órgão enquanto outras aparentam imutáveis quando comparadas aos parentes epígeos (Weber et al., 1998b).

Alguns grupos de peixes apresentam maior facilidade para se adaptar e colonizar o meio cavernícola, como os siluriformes e os cipriniformes, enquanto outros, como os caraciformes, um importante grupo de água doce, são pobremente representados no meio ambiente subterrâneo (Trajano, 2000). Muitos siluriformes que possuem atividades noturnas, hábitos generalistas e

carnívoros possuem maior potencial para a colonização de ambientes subterrâneos (Bichuette & Trajano, 2003; Trajano & Bichuette, 2007). De acordo com Weber et al. (1998a), a maioria das espécies de peixes de cavernas da região neotropical é constituída por siluriformes. A exemplo disso, os barbilhões e os hábitos noturnos dos pimelodídeos tornam os membros dessa família pré-adaptados para o ambiente subterrâneo (Nelson, 1994). Assim, a pré-adaptação para a vida hipógea é mais evidente para aqueles peixes de hábitos predominantemente noturnos, quimicamente orientados e de hábitos alimentares onívoros ou carnívoros generalistas, embora aspectos pré-adaptativos também ocorram em algumas espécies com hábitos diurnos e visualmente orientados (Trajano, 2001a).

Entre os ambliopsídeos troglóbios, o grau de especialização morfológica, comportamental e fisiológica para a existência em cavernas varia inversamente com o tamanho. *Typhlichthys subterraneus*, o menos especializado, tem o maior tamanho, enquanto *Speoplatyrhinus poulsoni*, o mais especializado, tem o menor tamanho (Barr Júnior & Holsinger, 1985).

Quanto à riqueza e à abundância de peixes nos ambientes subterrâneos, estas são altamente variáveis e dependentes de fatores históricos (relações filogenéticas) e ecológicos (adaptação à escuridão e ambiente, geralmente, com limitada oferta de alimentos), incluindo a distribuição da fauna epígea, tanto do presente como do passado e o potencial para adoção da vida na caverna (Wilkens, 2001; Bichuette & Trajano, 2003; Trajano & Bichuette, 2007). A evolução de troglóbios, frequentemente, é caracterizada pela existência de várias formas cavernícolas que estão intimamente relacionadas a uma espécie irmã e ainda ocorrente na superfície, embora esta situação nem sempre seja verificada, como é o caso de espécies relictuais, por exemplo, o peixe troglóbio, *Stygichthys typhlops*, que ocorre no Brasil. Entretanto, quando esta situação ocorre, torna-se possível a comparação morfológica dos processos de adaptação convergente,

assim como os aspectos adaptativos que são pré-requisitos para a colonização das cavernas (Wilkens, 2001).

A diversidade da ictiofauna subterrânea no mundo abrange cerca de 145 espécies, incluindo as troglóbias e as troglomorfas, estando grande parte desses grupos de peixes localizada na China e no sudeste asiático (Proudlove, 2006). Esses números para biodiversidade de peixes no mundo é controverso, variando de autor para autor. Na América do Sul está concentrada uma das maiores biodiversidades dessa ictiofauna (Trajano & Bichuette, 2007), enquanto na América do Norte há menos espécies (Renno et al., 2007). Assim, a diversidade de peixes cavernícolas tende a aumentar devido às descobertas realizadas, especialmente nas áreas tropicais do continente americano (Trajano & Bichuette, 2007; Renno et al., 2007), onde os números dessas espécies são ampliados constantemente com novos registros.

O Brasil possui uma riqueza considerável de peixes cavernícolas, com 26 espécies troglóbias (Bichuette & Trajano, dados não publicados) e tende a se tornar mais expressiva com as novas descobertas e descrições futuras. Para *Ituglanis*, por exemplo, um gênero de Trichomycteridae restrito à região neotropical, apenas nos últimos anos foram descritas cinco espécies na região central do Brasil (Fernández & Bichuette, 2002; Bichuette & Trajano, 2004; Bichuette & Trajano, 2008) e ainda há previsão de pelo menos mais duas espécies de *Trichomycterus* a serem descritas (Bichuette & Trajano, 2008).

A ictiofauna troglóbia brasileira é representada por três ordens: Characiformes, Gymnotiformes e Siluriformes, sendo esta última a que abrange a grande maioria das espécies. *Stygichthys typhlops*, que ocorre em zona freática na região do Alto São Francisco e *Eigenmannia vicentespelaea*, em riachos de nível de base na área de São Domingos, Goiás, são as únicas espécies de Characiformes e Gymnotiformes, respectivamente. Os siluriformes estão distribuídos em quatro famílias, Loricariidae, Callichthyidae, Trichomycteridae

e Heptapteridae, a maior parte das espécies pertencentes às duas últimas. Mattox et al. (2008) publicaram, recentemente, a mais atualizada lista de peixes troglóbios brasileiros, com a ocorrência de espécies em diversos sistemas hídricos. *Ancistrus criptoptalmus*, *Aspirodoras* cf. *albater*, *Ituglanis mambai*, *Ituglanis passensis*, *Trichomycterus itacarambiensis*, *Pimelodella kronei*, *Rhamdia enfernada*, *Rhamdia* sp. e *Rhamdiopsis* sp.3 são espécies encontradas em ambientes de riachos de nível de base. *Glaphyropoma spinosum*, *Copionodon* sp., *Ituglanis bambui*, *I. ramiroi*, *Trichomycterus* sp.2 e *Pimelodella spelaea* são espécies que habitam tributários vadosos em cavernas. *Ancistrus formoso* e *Trichomycterus* sp.1 são espécies de cavernas inundadas da região de Bonito, no Mato Grosso do Sul. *Rhamdiopsis* sp.1 e *Rhamdiopsis* sp.2 ocorrem na alta zona freática de cavernas da Bahia, na Chapada Diamantina e em Campo Formoso, respectivamente. Também são encontradas na zona freática, mas de origem aluvial, *Phreatobius cisternarum* e *Phreatobius dracuncululus*, que ocorrem na bacia do Amazonas, no delta deste rio e em Rondônia, respectivamente. Além destas, *Ituglanis epikarsticus* ocorre no epicarste na região de São Domingos, Goiás.

Existe considerável conhecimento acerca da ecologia de algumas destas espécies, envolvendo estudos populacionais, comportamentais, fisiológicos (pigmentação) e outros aspectos da biologia. Entretanto, para algumas espécies, tem-se pouco conhecimento disponível, sendo necessários estudos futuros. Para as espécies troglóbias avaliadas no presente estudo, informações acerca das capacidades natatórias e seus comportamentos relacionados contribuirão para um melhor conhecimento das espécies.

2.3 Hidrologia subterrânea

Como as cavernas são ambientes fisicamente confinados, os rios que nelas penetram tendem a ter seu fluxo intensificado, em especial nas estações chuvosas. Nestes períodos, em função da pluviosidade, ocorre rápida variação na

velocidade do escoamento no interior das cavernas. Em decorrência do aumento no fluxo de água, denominado de pulso de inundação, provavelmente, os peixes apresentam mecanismos para tolerar esta condição de maior vazão de água. Um desses mecanismos, provavelmente, é um incremento no desempenho do nado.

O produto da dissolução das rochas cria espaços que progressivamente se organizam em estruturas, tais como sistemas de condutos ou rede cárstica, em uma zona vadosa ou freática. Dessa forma, o fluxo subterrâneo determina a estrutura hidrogeológica do carste (Bakalowicz, 2005).

Diferentes ambientes impõem características distintas de fluxo de água que, por sua vez, influenciam na presença de determinadas espécies de peixes ou, mesmo, nos padrões gerais de evolução de linhagens, uma vez que estas características são importantes pressões seletivas para muitos organismos (Romero, 2001; Trajano, 2001b; Bichuette & Trajano, 2006). Assim, acredita-se que, diante de uma situação típica de ambientes confinados, os peixes tendem a apresentar uma condição natatória mais eficiente ou uma estratégia comportamental para enfrentar essas condições de fluxo.

2.4 Capacidade natatória em peixes

Os estudos sobre a capacidade natatória foram inicialmente desenvolvidos por Houssay (1912) (Alexandres, 1983), Fry & Hart (1948), Brett (1964) e Beamish (1978), com o objetivo de observar as velocidades apresentadas pelos peixes e seu desempenho do nado. Brett (1964) utilizou um aparato hidráulico, denominado câmara de natação ou respirômetro, em que o peixe era submetido a uma determinada velocidade de água, minimizando a desvantagem de todos os efeitos de um padrão de fluxo irregular (Brett, 1964).

O uso de aparatos hidráulicos possibilitou a ampliação do conhecimento de vários aspectos da natação dos peixes, tais como a determinação de faixas de velocidades, a utilização de diferentes partes do corpo envolvidas na natação e os comportamentos exibidos. As principais velocidades testadas nesses aparatos

são as velocidades prolongadas e as de explosão e, em alguns casos, as sustentáveis.

Com o desenvolvimento destas pesquisas, foram determinadas três principais categorias de natação: sustentável, prolongada e de explosão (Beamish, 1978):

1. A natação sustentável é aplicada para as velocidades que podem ser mantidas por longos períodos, maiores que 200 minutos, sem resultar em fadiga. Nesta categoria estão incluídas três subcategorias: a de cruzeiro, utilizada para migrações; a de rotina, representada pelos movimentos diários, incluindo forrageamento e descanso, e de cardume (schooling), para os grupos de peixes distribuídos num arranjo regular, como os atuns (Beamish, 1978).
2. A velocidade prolongada apresenta duração mais curta, de 20 segundos a 200 minutos e termina com a fadiga do peixe. Em testes de campo é relativamente difícil separar a velocidade sustentável da prolongada, não apenas devido a dificuldades práticas, mas por considerar a variabilidade de nado expressas pelos peixes quando estão em migração ou em cardume (Beamish, 1978). A velocidade crítica, uma categoria especial da velocidade prolongada, foi definida e utilizada por Brett (1964) para determinar a máxima velocidade que o peixe poderia manter num determinado tempo. Nesta velocidade, o peixe é inserido numa câmara e forçado a nadar contra o fluxo da água sob diferentes velocidades (Brett, 1964).
3. A velocidade denominada de explosão é o mais rápido movimento exibido pelos peixes, sendo estas velocidades mantidas apenas por curtos períodos, menores que 20 segundos. É caracterizada por uma

aceleração na fase inicial do movimento, seguida de uma pausa após o rápido movimento. A capacidade de alcançar altas velocidades em curtos períodos de tempo é essencial na sobrevivência de muitas espécies, especialmente quanto à fuga de predadores, à captura de presas ou ainda à capacidade de ultrapassar rápidas correntezas de rios na época da migração para desova (Beamish, 1978).

A partir dos trabalhos de Brett (1964), a forma mais comum de se avaliar a capacidade natatória em peixes tem sido pela velocidade crítica (Plaut, 2001). Neste aparato, o peixe é monitorado dentro de um cilindro de acrílico, de forma a visualizar sua natação e registrar os valores alcançados. Assim, a obtenção desses valores gera uma curva de velocidade para os indivíduos avaliados, indicando um padrão da capacidade natatória para a espécie. Além dos aparatos, há outras formas de avaliar a capacidade natatória, como a realizada em canais abertos, com condições mais próximas às naturais (Peake, 2004)

Os condutos de uma caverna tipicamente vadosa, quando tomados pela água do pulso de inundação, modificam completamente os padrões de vazão típicos para outros períodos do ano, assim como o tempo de permanência da água. Em função desse aporte de água, o fluxo intenso torna-se uma condição limitante para muitos organismos cavernícolas, inclusive para os peixes, os quais são forçados a reagir a esta modificação. Num sistema fechado, com água circulante e um aumento progressivo das vazões, tem-se, em laboratório, uma simulação do ambiente subterrâneo. A observação de comportamentos natatórios em laboratório permite fazer inferências desses comportamentos e estratégias exibidas no ambiente natural. Dessa forma, o aparato hidráulico constitui um modelo para estudos de organismos cavernícolas e suas respostas a diferentes vazões de água.

Quanto aos peixes epígeos, o estudo da capacidade natatória foi inicialmente realizado principalmente com as espécies do hemisfério Norte (Jones et al., 1974). Estes estudos envolviam espécies de interesse comercial, cujos movimentos migratórios (reprodutivos) eram o cerne das pesquisas. Estas pesquisas serviram de base para direcionar muitos outros estudos posteriores e, dessa forma, estas informações sobre as capacidades natatórias foram amplamente difundidas e utilizadas em outros países do mundo.

Na América do Sul, devido às necessidades de construção de mecanismos de transposição de peixes (MTP) nos reservatórios, a informação utilizada para projetar as escadas de peixes, por exemplo, foi baseada no conhecimento disponível para as espécies de peixes da América do Norte, como os salmonídeos (Quirós, 1989). Entretanto, as diferenças entre essas espécies e as neotropicais, como as estratégias migratórias e o comportamento natatório, foram desconsideradas em muitos empreendimentos (Oldani et al., 2007; Santos et al., 2007).

No intuito de conhecer melhor a capacidade natatória de espécies sul-americanas e assim poder utilizar a informação disponível para adequar os mecanismos de transposição, diversos estudos brasileiros têm sido desenvolvidos (Santos, 2007; Santos et al., 2007; Santos et al., 2008). Este enfoque constitui uma das aplicações da determinação da capacidade natatória de peixes epígeos, a qual assegura que algumas espécies utilizem os mecanismos de transposição para seus deslocamentos a montante e a jusante de barragens.

O estudo da capacidade natatória torna-se, dessa forma, importante ferramenta para o entendimento da biologia das espécies, avaliando as suas particularidades de nado e níveis de tolerância a diferentes velocidades de água. O entendimento das preferências de habitats pelas espécies e as estratégias comportamentais utilizadas nos deslocamentos, como rotas de alimentação, migrações reprodutivas e outras, constituem elementos que embasam tanto as

ações de manejo em reservatórios (MTP) como a conservação dos sistemas hídricos em cavernas. Nesses ambientes, a utilização da capacidade natatória é particularmente importante para entender as velocidades alcançadas pelos peixes do ambiente subterrâneo e ainda fazer comparações com espécies aparentadas epígeas. Além disso, a determinação da capacidade natatória de espécies freatóbias é de extrema importância por permitir fazer inferências sobre um hábitat de difícil acesso.

Estudos com espécies de um mesmo táxon (família, por exemplo) e de ambientes diferentes podem inferir nos processos de adaptação aos seus diferentes habitats. É sabido que os ambientes aquáticos subterrâneos apresentam várias diferenças em relação aos de superfície, como velocidade de fluxo, inundações, vazão, etc. Em função dessas variáveis ambientais, as diferentes pressões a que estão submetidos podem resultar em capacidades natatórias diferentes entre os peixes hipógeos e epígeos.

Espera-se, com estas comparações, levantar informações que contribuam para o entendimento da biologia das espécies, no sentido de verificar se a capacidade natatória das espécies cavernícolas foi uma adaptação às condições de pulsos de inundações ou se foi originária de espécies epígeas (pré-adaptação). Além disso, buscou-se compreender aspectos relativos à capacidade natatória de peixes troglóbios, tendo como objetivos específicos as seguintes questões:

1. comparar a capacidade natatória de espécies epígeas e hipógeas, ecomorfológicamente semelhantes e de ocorrência em diferentes sistemas hídricos;
2. verificar as estratégias desenvolvidas pelos peixes para a manutenção nos diferentes ambientes em que ocorrem, relacionando aos pulsos de inundações nas cavernas.

3 METODOLOGIA

3.1 Aparato hidráulico

Os testes de capacidade natatória desenvolvidos neste trabalho foram realizados num aparato hidráulico semelhante ao construído por Brett, em 1964. Este equipamento, conhecido como respirômetro de Brett, é amplamente utilizado em estudos para a determinação das velocidades alcançadas por peixes e tem sofrido diversas adaptações (Santos, 2007). O respirômetro de Brett consiste em um conduto forçado com um escoamento produzido por uma bomba centrífuga, fazendo a água recircular pela seção em que o peixe está inserido (Brett, 1964).

O modelo de aparato aqui utilizado foi baseado nos equipamentos desenvolvidos por Santos et al. (2007), no Centro de Pesquisas Hidráulicas da Universidade Federal de Minas Gerais, que foram os primeiros aparatos construídos no Brasil. Neste mesmo Centro, Santos (2007) utilizou esses aparatos hidráulicos para avaliar, em laboratório, a capacidade natatória de três espécies de peixes migradores sul-americanos. Por se tratar de espécies de médio a grande porte, os aparatos apresentavam dimensões de 150 e 250 mm de diâmetro nominal, respectivamente.

O presente aparato, o terceiro equipamento construído no Brasil, está instalado no Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras e apresenta menores dimensões, adequadas ao tamanho corpóreo das espécies estudadas.

O aparato hidráulico utilizado para a realização dos testes neste estudo é composto por um túnel hidrodinâmico, no qual a água é forçada a circular através de uma bomba centrífuga. Ele é composto por tubos de PVC (com diâmetros internos de 100 mm), tubos flexíveis (mangotes de 100 mm de diâmetro interno) e tubo de acrílico transparente (90 mm de diâmetro interno e 1

m de comprimento). Consta ainda de uma bomba centrífuga (marca Weg 7,5 HP e vazão máxima de 27,5 m³/h), um medidor de vazão, um inversor de frequência, caixa d'água (500 L) e estruturas de sustentação (em metalon, com 1 m altura e comprimentos de 1 e 3,5 m) (FIGURA 1).

O mecanismo funciona como um conduto forçado, no qual o acionamento da bomba preenche o aparato com a água do reservatório, fazendo-a circular pela tubulação. Acoplado à bomba, há um registro para o controle e a retenção de água no interior do aparato, no momento de se inserir o peixe (FIGURA 2A). Outro registro, localizado na seção final do aparato, exerce função semelhante. Na seção inicial, a bomba é controlada por um inversor de frequência (marca Weg, modelo CFW 09), o qual regula a rotação da bomba e, conseqüentemente, a vazão no interior do aparato (FIGURA 2B). Em seguida, entre dois tubos de PVC de 1 m cada, está instalado um medidor de vazão (marca Incontrol MEV-1000), com leitor de interface digital, em m³/h (FIGURA 2C). Ao final desta seção, há uma conexão em curva, feita por dois joelhos (4") e um mangote, ligando à seção seguinte (FIGURA 2D). Esta é formada por dois segmentos de PVC e a seção de testes, localizada na região central.



FIGURA 1 Vista geral do aparato hidráulico, baseado no respirômetro de Brett (1964).

A seção de testes inicia-se com uma conexão do tipo “T”, de metal, com a abertura voltada para cima, para a inserção do peixe no aparato (FIGURA 3A). Um dos lados do “T” é isolado com uma tela de aço inoxidável, impedindo que o peixe tenha acesso a outras partes do aparato (FIGURA 3B). O fechamento do “T” é feito por uma tampa de PVC (de 4”). Conectado ao “T”, há um flange de PVC, ao qual se fixa o compartimento que restringe o peixe na seção de acrílico, denominado gaveta. Esta possui uma tela retrátil em aço inoxidável, usada para confinar o peixe no tubo de acrílico, impedindo que o mesmo fique dentro do “T” (FIGURA 3C). Através do tubo de acrílico é possível visualizar o peixe durante todo o teste, bem como seus comportamentos natatórios (FIGURA 3D). Na outra extremidade do tubo de acrílico, há uma outra gaveta, idêntica à citada

anteriormente e uma conexão “T”, com a abertura voltada para baixo, para a retirada do peixe. Neste “T” também há uma tela de aço (para o confinamento do peixe) e uma tampa de PVC semelhante à usada para inserir o peixe (FIGURA 3E). Finalizando esta seção, após o segmento de PVC, está instalado um registro, o qual influencia a velocidade do fluxo de acordo com a sua abertura. Acoplado a este registro há uma conexão em curva, feita pelo joelho, canalizando a água que circulou pelo aparato para o reservatório, através de mangote (FIGURA 3F).



FIGURA 2 Detalhes dos equipamentos utilizados no aparato hidráulico. Bomba centrífuga e registro de entrada (A); inversor de frequência (B); medidor de vazão (em azul) com leitor acoplado (C) e seção em curva feita por joelhos e tubo flexível (D).



FIGURA 3 Detalhes da seção de testes do aparato hidráulico. Abertura (“T”) para a inserção do peixe no aparato (A) e tela de aço confinadora (B); parte do tubo de acrílico e registro gaveta com abertura móvel (C); vista geral da seção de testes (D); “T” para a retirada do peixe (E) e registro para a retenção de água e o controle da vazão (F).

3.2 Procedimento experimental

Antes da realização dos testes com os peixes, o aparato hidráulico passou por uma calibração que consistiu na definição dos valores das vazões para cada velocidade de teste, bem como a definição do valor no inversor de frequência para cada vazão. Assim, para se alcançar certa vazão (mostrada no visor do medidor), foi necessária uma combinação de determinada rotação da bomba e certo número de voltas de abertura do registro de saída. Os valores das vazões obtidos na calibração foram lançados em uma tabela e utilizados para a padronização dos testes.

Ao iniciar os testes, era realizado o procedimento de escorva, no qual a água era bombeada para o aparato em elevada rotação, com registro de saída parcialmente fechado, expulsando o ar contido na tubulação. Em seguida, reduzia-se a rotação da bomba e fechavam-se os registros gaveta, mantendo a água no aparato para a inserção do peixe. Para a determinação da capacidade natatória, os testes eram iniciados com uma velocidade de 0,05 m/s e, a cada intervalo de 5 minutos (registrado num cronômetro), procedia-se um incremento fixo de velocidade (também de 0,05 m/s). Segundo Santos (2007), nesse intervalo percebem-se um melhor comportamento dos peixes e um melhor ajuste dos dados, sendo esse também adotado no presente trabalho. Durante os períodos de 5 minutos em cada velocidade, eram observados os comportamentos dos peixes, bem como suas preferências por locais de menor velocidade e sinais de fadiga. O teste era finalizado quando o peixe não conseguia vencer o escoamento (fadiga), sendo arrastado pelo fluxo para a tela de jusante da seção, ficando aderido nela. Terminado o teste, a bomba era desligada imediatamente e, em seguida, anotados o tempo e a velocidade alcançada pelo peixe.

Depois de retirados, os peixes foram medidos com o auxílio de um paquímetro (comprimentos total e padrão, altura e largura), pesados em balança semianalítica e devolvidos para o aquário.

Devido à perda de capacidade natatória e à própria fadiga devido ao teste, os peixes eram testados apenas uma vez. Nos estudos de Santos (2007), verificou-se que um piau apresentou uma velocidade crítica de 1,55 m/s e, num segundo teste, realizado 12 dias após, a velocidade alcançada pelo peixe caiu para 1,20 m/s. Foi verificada, ainda, a perda de capacidade natatória em peixes que permanecem por muito tempo em aquário. Assim, neste estudo, os testes eram iniciados 24 horas após a chegada em laboratório.

Durante todos os testes, foram monitoradas as variáveis da água, tais como oxigênio dissolvido, temperatura e pH.

3.3 Parâmetro de capacidade natatória avaliado

Os testes envolvendo a velocidade crítica foram desenvolvidos por Brett (1964) e constituem a base dos procedimentos adotados neste trabalho. A velocidade crítica corresponde à velocidade máxima (U_{max}) que um peixe poderia manter num escoamento cuja velocidade é aumentada (ΔU), num período de tempo predeterminado de 5 minutos (t_i). Como a fadiga do peixe, muitas vezes, não ocorre no final desse período, ou seja, no tempo integral de 5 minutos, uma interpolação é feita com o tempo (t_f) que o mesmo nadou dentro do intervalo. A fórmula da velocidade crítica é dada a seguir:

$$V_{crit} = U_{max} + \frac{t_f}{t_i} \times \Delta U$$

em que: U_{max} é a velocidade máxima alcançada; t_f é o tempo pelo qual o peixe nadou dentro do último intervalo; t_i é o tempo do intervalo (5 minutos) e ΔU é a velocidade de incremento.

A terminologia “capacidade natatória” utilizada neste trabalho segue a mesma definida por Brett (1964), a qual foi empregada para descrever “as velocidades que os peixes alcançavam nadando ativamente na coluna d’água” durante os experimentos. Entretanto, neste trabalho, em função da diversidade

de espécies testadas, envolvendo grupos que nadam na coluna da água e outros que nadam próximo ao fundo (bentônicos), é necessário diferenciar o significado desta terminologia para os dois grupos testados. Para os peixes de coluna será mantido o termo e seu significado original e, para os bentônicos, o termo capacidade natatória tem um significado mais abrangente, o qual deve ser entendido como a capacidade de resistir ao escoamento, incluindo também aspectos comportamentais, como, por exemplo, a capacidade de aderir ao substrato.

3.4 Espécies estudadas

Foram selecionados, para os testes, dois grupos de peixes correspondentes a duas famílias, Trichomycteridae (siluriformes) e Characidae (characiformes), incluindo em cada grupo espécies de ambientes subterrâneos e de superfície.

Família Characidae (characiformes)

Hipógeo: *Stygichthys typhlops* Brittan & Böhlke, 1965

Epígeo: *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908

Piabina argentea Reinhardt, 1867

Hemigrammus marginatus Ellis, 1911

Pselogrammus kennedyi (Eigenmann, 1903)

Família Trichomycteridae (siluriformes):

Hipógeo: *Trichomycterus itacarambiensis* Trajano & Pinna 1996

Ituglanis Costa & Bockmann 1993

Epígeo: *Trichomycterus brasiliensis* Lütken, 1874

3.5 Coletas

As coletas foram realizadas em corpos d'água das bacias dos rios São Francisco e Paraná.

Os peixes coletados nas cavernas (hipógeos) foram capturados principalmente com covos de PVC. Foram utilizadas também redes de mão (tipo de aquário), peneiras e puçás (malhas de 1mm). Os covos iscados com fígado bovino eram deixados na água, em distâncias regulares e revisados em intervalos de, aproximadamente, 20 minutos. O esforço de captura em cada caverna foi de acordo com quantidade de indivíduos desejada (máximo de 20). Quando não se utilizaram os covos, a captura foi ativa, utilizando os instrumentos de mão (redes e peneiras).

Os peixes de ambientes de superfície (epígeos) foram coletados com redes de arrasto manual (malha de 5mm) e peneiras (malha de 1mm). Os arrastos eram realizados na margem do rio, com dois coletores percorrendo esta região no sentido a favor e contrário ao fluxo, unindo as duas extremidades da rede, apreendendo os peixes. As capturas com peneiras foram realizadas também nas margens, sendo estas investidas contra a vegetação ciliar, de baixo para cima, de modo a coletar os peixes que utilizam este hábitat, bem como áreas com vegetação flutuante (macrófitas). O mesmo procedimento de captura com peneiras foi adotado na lagoa marginal do rio das Velhas. O esforço de captura

também obedeceu à quantidade de indivíduos desejados. Em cada coleta foi feita a medição de oxigênio dissolvido, temperatura e pH, utilizando um equipamento digital portátil.

Maiores informações sobre as datas e os locais de coleta são encontradas nos capítulos seguintes.

3.6 Manutenção dos peixes e condições

Após coletados, os peixes foram transportados em caixas plásticas e de isopor, com aeradores. No laboratório, eles foram transferidos para aquários preenchidos com água proveniente do local de captura. Os peixes foram mantidos em aquários (medindo 40 cm altura, 40 largura e 60 profundidade) com a temperatura da água semelhante à da água do local de captura, mantidos por termostatos. Os aquários são equipados com bombas de aeração e filtros biológicos. Aguardou-se por um período de 24 horas antes da realização dos testes, permitindo, assim, que os peixes se recuperassem da viagem e adaptassem ao aquário. A alimentação foi feita diariamente, utilizando rações comerciais (Alcon Basic e Alcon Bottom Fish) duas vezes ao dia.

3.7 Análises

A análise das velocidades críticas alcançadas pelos peixes, bem como o tempo de nado, foi realizada pelo software Statistica 7 for Windows. A principal ferramenta utilizada foi a regressão múltipla linear. Utilizando-se o software Excel (Microsoft), foram ordenadas as informações de tamanhos de comprimentos (total e padrão), massa, tempo de nado e, ainda, realizada a correção de Rae & Pope (1966), na qual se relativizou o volume do peixe pela área interna do aparato, corrigindo a obstrução causada pelo corpo do peixe no fluxo no tubo:

$$V_{\text{corrigida}} = \frac{V_{\text{medido}} K_3 V_1 (\text{volume peixe})}{C}$$

em que: K_3 é o fator da forma do corpo, τ_1 é o fator sobre a forma circular da seção interna do tubo e C a área transversal do túnel.

Esta correção foi feita para cada teste. Esse tipo de correção é necessária, pois cada medida realizada no interior do tubo hidrodinâmico sofre o efeito das paredes internas (Webb, 1975). Após as correções das velocidades críticas, foram realizadas regressões múltiplas para as variáveis: velocidade crítica, comprimento total (CT), comprimento padrão (CP) e peso corporal.

4 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALEXANDER, R M.C. The history of fish mechanics. In: WEBB, P.W.; WEIHS, D. **Fish Biomechanics**, New York: Praeger, 1983. cap.1, p.1-35.

BAKALOWICZ, M. Karst groundwater: a challenge for new resources. **Hydrogeology Journal**, Beirute, v.13, n.1, p.148-160, Mar. 2005.

BARR JÚNIOR, T.C.; HOLSINGER, J.R. Speciation in cave faunas. **Annual Review Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.16, p.313-337, Jan./Dec. 1985.

BEAMISH, F.W.H. Swimming capacity. In: HOAR, W.S.; RANDALL, D.J. (Ed.). **Fish Physiology**. New York: Academic, 1978. p.101-187.

BICHUETTE, M.E.; TRAJANO, E. Epigeal and subterranean ichthyofauna from São Domingos karst area, upper Tocantins river basin, Central Brazil. **Journal of Fish Biology**, Londres, v.63, n.5, p.1100-1121, Nov. 2003.

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

BICHUETTE, M.E.; TRAJANO, E. Morphology and distribution of the cave knifefish *Eigenmannia vicentespelaea* Triques, 1996 (Gymnotiformes: Sternopygidae) from Central Brazil, with an expanded diagnosis and comments on subterranean evolution. **Neotropical Ichthyology**, Porto Alegre, v.4, n.1, p.99-105, jan./mar. 2006.

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

BOTOSANEANU, L. (Ed.). **Stygofauna Mundi**. Leiden: E. J. Brill and Dr. W Backhuys, 1986.

BRETT, J.R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**, Ottawa v.21, n.5, p.1183-1226, 1964.

CAMACHO, A.I.; BELLO, E.; BECERRA, J.M.; VATICON, N. A natural history of the subterranean environment and its associated fauna. In: Camacho, A.I. (Ed.). **The natural history of biospeology**. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales, 1992. p.175-197.

CULVER, D.C. **Cave life: evolution and ecology**. Cambridge:Harvard University, 1982.189p.

FERNÁNDEZ, H.R. Does wrong procedence assignment lead to underestimates in groundwater biodiversity? **Ecología Austral**, Buenos Aires, v.14, n.1, p.77-81, June 2004.

FERNÁNDEZ, L.; M.E. BICHUETTE. A new cave dwelling species of *Ituglanis* from the São Domingos karst, central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, Munchen, v.13, n.2, p.273-278, June 2002.

FERREIRA, R.L. **A medida da complexidade ecológica e suas aplicações na conservação e manejo de ecossistemas subterrâneos**. 2004. 158p. Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre)– Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

FRY, F. E. J.; HART, J. S. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. **The Biological Bulletin**, Woods Hole, v. 94, n.1, p. 66-77, 1948.

GIBERT, J.; DEHARVENG, L. Subterranean ecosystems: a truncated functional biodiversity. **BioScience**, Berkeley, v.52, n.6, p. 473-481, July 2002.

GINÉS, A.; GINÉS, J. Karst phenomena and biospeleological environments. In: Camacho, A.I. (Ed.). **The natural history of biospeology**. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales, 1992. p.31-56.

HOWARTH, F.G. Ecology of cave arthropods. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v.28, p.365-89, Jan. 1983.

HOLSINGER, J.R.; CULVER, D.C. The invertebrate cave fauna of Virginia and a part of eastern Tennessee: zoogeography and ecology. **Brimleyana**, Raleigh, v.14, p.1-162, 1988.

HUMPHREYS, W.F. Hydrogeology and groundwater ecology: does each inform the other? **Hydrogeology Journal**, Beirute, v.17, n.1, Feb. 2008.

- JONES, D.R.; KICENIUK, J.W.; BAMFORD, O.S. Evaluation of the swimming performance of several fish species from the Mackenzie river. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**, Ottawa, v.31, n.10, p.1641-1647, 1974.
- KOLOK, A.S. The swimming performance of individual largemouth bass (*Micropterus salmoides*) are repeatable. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v.170, n.1, p.265-270, Jan. 1992.
- MANGIN, A. Karst hidrogeology. In: GIBERT, J.; DANIELOPOL, D.L.; STANFORD, J.A. **Groundwater ecology**. San Diego: Academic, 1994. p.43-67.
- MACHADO, A.B.M.; DRUMMOND, G.M.; PAGLIA, A.P. (Ed.). **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção**. Belo Horizonte, MG : Fundação Biodiversitas, 2008. 2v. (Biodiversidade; 19).
- MATTOX, G.M.T.; BICHUETTE, M.E.; SECUTTI, S.; TRAJANO, E. Surface and subterranean ichthyofauna in the Serra do Ramalho karst area, northeastern Brazil, with updated lists of Brazilian troglobitic and troglophilic fishes. **Biota Neotropica**, Campinas, v.8, n.4, p.145-152, out./dez. 2008.
- NELSON, J.S. **Fishes of the world**. New York: J. Wiley, 1994, 601p.
- OLDANI, N.O.; BAIGUN; C.R.M.; NESTLER, J.M.; GOODWIN, R.A. Is a fish technology saving fish resources in the lower La Plata river basin? **Neotropical Ichthyology**, Porto Alegre, v.5, n.2, p.89-102, mar./abr. 2007.
- PARZEFALL, J. Behavioural adaptations of cave fishes. fishes In: Juberthie, C.; Decu, V. (Eds.) **Encyclopaedia Biospeologica**. Bucarest: Société de Biospéologie, 1998. p. 1191-1200.
- PEAKE, S. An evaluation of the use of critical swimming speed for determination of culvert water velocity criteria for smallmouth bass. **Transactions of the American Fisheries Society**, Bethesda, v.133, n.6, p.1472-1479, Nov. 2004.
- POULSON, T. L.; WHITE, W. B. The cave environment. **Science**. Washington v.165, n.5, p.971-981, Sept. 1969.

PLAUT, I. Critical swimming speed: its ecological relevance. **Comparative Biochemistry and Physiology**: part A, Nova York, v.131, n.1, p.41-50, Dec. 2001.

PROUDLOVE, G.S. **Subterranean fishes of the world**: an account of the subterranean (hypogean) fishes described up to 2003 with a bibliography 1541-2004. Welshpool: International Society of Subterranean Biology, 2006. 300p.

QUIRÓS, R. **Structures assisting the migrations of non-salmonid fish**: Latin America. Rome: FAO, 1989. 41p.

RAE, W. H.; POPE, A. **Low-speed wind tunnel testing**. New York: J. Wiley, 1966. 534p.

RENNO, J.F.; GAZEL, C.; MIRANDA, G.; POUILY, L. M.; BERREBI, P. Delimiting species by reproductive isolation: the genetic structure of epigeal and hypogean *Trichomycterus* spp. (Teleostei, Siluriformes) in the restricted area of Torotoro (Upper Amazon, Bolivia). **Genetica**, Dordrecht, v.131, n.3, p.325-336, Nov. 2007.

ROMERO, A. Scientists prefer them blind: the history of hypogean fish research. **Environmental Biology of Fishes**, Dordrecht, v.62, n.3, p.43-71, Oct. 2001.

ROMERO, A.; PAULSON, K. M. It's a wonderful hypogean life: a guide to the troglomorphic fishes of the world. **Environmental Biology of Fishes**, Dordrecht, v.62, n.3, p.13-41, Oct. 2001.

SANTOS, H.A. **A influência da capacidade natatória de peixes neotropicais no projeto hidráulico de mecanismos de transposição**. 2007. 180p. Tese (Doutorado em Saneamento, Meio Ambiente e Recursos Hídricos)-Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

SANTOS, H.A.; POMPEU, P.S.; MARTINEZ, C.B. Swimming performance of the migratory Neotropical fish *Leporinus reinhardti* (Characiformes: Anostomidae). **Neotropical Ichthyology**, Porto Alegre, v.5, n.2, p.139-146, mar./abr. 2007.

SANTOS, H.A.; POMPEU, P.S.; VICENTINI, G.S.; MARTINEZ, C.B. Swimming performance of the freshwater neotropical fish: *Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v.68, n.2, p.433-439, maio 2008.

SKET, B. The nature of biodiversity in hypogean waters and how it is endangered. **Biodiversity and Conservation**, Londres, v.8, n.10, p.1319-1338, Oct. 1999.

TRAJANO, E. Cave faunas in the atlantic tropical rain forest: composition, ecology, and conservation. **Biotropica**, Washington, v.32, n.4b, p.882-893, Dec. 2000.

TRAJANO, E. Ecology of subterranean fishes: an overview. **Environmental Biology of Fishes**, Dordrecht, v.62, n.1-3, p.133-160, Oct. 2001a.

TRAJANO, E. Habitat and population data of troglobitic armoured cave catfishes, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis 1987, from Central Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Environmental Biology of Fishes**, Dordrecht, v.62, p.195-200, Oct. 2001b.

TRAJANO, E.; BICHUETTE, M.E.. Population ecology of cave armored catfishes, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987, from Central Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Ecology of Freshwater Fish**, Copenhagen, v.16, n.2, p.105-115, June 2007.

WEBB, P.W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. **Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada**, Ottawa, v.190, p.1-158, Jan.1975.

WEBER, A.; PROUDLOVE, G. S.; NALBANT, T.T. Morphology, systematic diversity, distribution, and ecology of stygobitic fishes. In: JUBERTHIE, C.; DECU, V. (Ed.) **Encyclopaedia Biospeleologica**. Bucarest: Société de Biospéologie, 1998b. p.1177-1178.

WEBER, A.; PROUDLOVE, G. S.; PARZEFALL, J.; WILKENS, H.; NALBANT, T.T. Pisces (Teleostei) In: JUBERTHIE, C.; DECU, V. (Ed.) **Encyclopaedia Biospeleologica**. Bucarest: Société de Biospéologie, 1998a. p.1177-1178.

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

CAPÍTULO 2

CAPACIDADE NATATÓRIA DE CARACÍDEOS HIPÓGEOS E EPÍGEOS,
COM ÊNFASE NO TROGLÓBIO *Stygichthys typhlops* Brittan & Böhlke, 1965

1 RESUMO

Foram analisadas e comparadas as capacidades natatórias de cinco espécies de peixes do grupo dos caracídeos, com mesmo padrão ecomorfológico, provenientes de ambientes com diferentes características hidráulicas, como rio (lótico), lagoa (lêntico) e meio freático (lêntico). As espécies foram: *Stygichthys typhlops* (de lençol freático e troglóbia), *Piabina argentea* e *Bryconamericus stramineus* (de rio), *Hemigrammus marginatus* (de rio e lagoa) e *Pselogrammus kennedyi* (de lagoas). Os testes de velocidades foram realizados utilizando-se a metodologia proposta por Santos (2006) em um aparato hidráulico semelhante ao idealizado por Brett (1964). Neste aparato, os peixes foram forçados a nadar contra um fluxo com incrementos progressivos de velocidades e tempos predeterminados. A variável comprimento total (CT) foi a que apresentou maior poder explicativo da velocidade para todas as espécies analisadas. As velocidades críticas obtidas pelas espécies, em ordem decrescente, com valores em comprimento por segundo, foram: *P. argentea* (13,75), *B. stramineus* (9,32), *H. marginatus* (6,32), *P. kennedyi* (4,00) e *S. typhlops* (3,31), tendo as capacidades natatórias das três primeiras sido significativamente diferentes entre si e entre *P. kennedyi* e *S. typhlops*. As duas últimas não mostraram diferença significativa entre si. Para *S. typhlops*, foi também observada a menor variação da capacidade natatória entre os indivíduos testados, sendo suas velocidades concentradas em torno da média. De maneira geral, os dados sugerem que a capacidade natatória de *S. typhlops* foi semelhante à das espécies epígeas de ambientes lênticos, as quais foram muito inferiores às obtidas pelas espécies de rios.

2 ABSTRACT

Swimming performance of five species of Characiformes from environments of different hydraulic characteristics (lotic, lentic and groundwater) were analyzed and compared. Five species were analyzed: *Stygichthys typhlops* (troglobitic species from phreatic level), *Piabina argentea* and *Bryconamericus stramineus* (epigean species from rivers), *Hemigrammus marginatus* (epigean species from rivers and lagoons) and *Pselogrammus kennedyi* (epigean species from lagoons). The epigean species were chosen based on ecomorphological patterns similar to those found in Tetragonopterinae. The tests were based on the methodology proposed by Santos (2006) and were performed in a respirometer type apparatus (Brett, 1964), where the fishes were forced to swim in a progressive incremental flow. For the analyzed species, the total length was the parameter that best explained the critical velocity. In length per seconds, the relative critical velocity obtained were: *P. argentea* (13,75), *B. stramineus* (9,32), *P. kennedyi* (6,32), *H. marginatus* (4,00) and *S. typhlops* (3,31), and the swimming performance of the first three species showed significant differences between them and between *P. kennedyi* and *S. typhlops*. The latter two species did not show significant differences in the swimming capacity. It was also observed for *S. typhlops* the lower variation on swimming performance between the tested individuals. In general, the study suggests that the swimming performance of *S. typhlops* is similar to those species from lentic epigean environments.

3 INTRODUÇÃO

A ictiofauna de água doce neotropical é a mais diversificada e rica do mundo (Lowe-McConnell, 1999). Os characiformes representam grande parcela do montante existente, com cerca de 1.100 espécies; na Amazônia, este grupo representa 43% da ictiofauna da região (Lowe-McConnell, 1999). É o grupo dominante entre os peixes da América do Sul, compreendendo formas herbívoras, iliófagas, carnívoras, algumas muito especializadas (Britski et al., 1999).

A família Characidae, a mais complexa de characiformes, possui de dez a doze subgrupos mais parecidos a subfamílias, apesar de suas relações ainda não serem claras. A maioria das espécies de pequeno porte pertence ao imenso complexo dos tetragonopteríneos (Lowe-McConnell, 1999). Na última revisão taxonômica, espécies pertencentes a este grupo foram inseridas na categoria *Incertae sedis*, por constituir uma assembléia heterogênea de peixes de pequeno a grande porte, cujas taxonomias são pouco conhecidas e possivelmente não são gêneros monofiléticos de Characidae (Lima et al., 2003).

Conhecidas popularmente por piabas ou lambaris, estão incluídas neste grande grupo as espécies *Stygichthys typhlops*, *Bryconamericus stramineus*, *Piabina argentea*, *Hemigrammus marginatus* e *Pselogrammus kennedyi*, estudadas no presente capítulo.

Estas espécies apresentam algumas diferenças entre si, quanto a aspectos geográficos e de ambientes. Algumas possuem ampla distribuição, ocorrendo em várias bacias hidrográficas distintas, como *B. stramineus*, *H. marginatus* e *P. argentea*, as quais são encontradas em riachos e trechos de cabeceira e médio de rios, como o Alto Paraná, o Grande e o Paraguaçu (bacia do Leste) (Castro et al., 2004; Santos & Caramaschi, 2007; Apone et al., 2008; Lourenço et al., 2008), indicando as suas preferências pelos ambientes lóticos. Com ocorrências mais

restritas, *P. kennedyi* e *S. typhlops* habitam lagoas marginais e lençol freático, respectivamente (Alves & Pompeu, 2001; Moreira & Trajano, 2008), ambientes com condição hidráulica essencialmente lântica. Essas condições hidráulicas refletem na ocorrência das espécies em ambientes nos quais as vazões sejam próximas ou ideais àquelas preferidas pelas mesmas. Assim, a escolha das espécies neste estudo considerou a ocorrência em seus diferentes habitats e as suas características hidráulicas.

O estudo da capacidade natatória constitui um aspecto de grande relevância para avaliar a influência de diferentes condições ambientais sobre os peixes, bem como a sobrevivência destes em um sistema ecológico (Plaut, 2001) e pode auxiliar, por exemplo, no entendimento dos fatores ecológicos relacionados ao estabelecimento de uma determinada espécie em ambientes com características hidráulicas peculiares.

Dentre as categorias de velocidades disponíveis na literatura para testar a capacidade natatória em peixes, a velocidade crítica tem sido uma das mais comuns. Para as medições, o peixe é inserido em um tubo e forçado a nadar contra um fluxo sob diferentes velocidades. Após os sucessivos incrementos, o peixe atinge a fadiga, finalizando o teste e, posteriormente, é determinada a velocidade crítica (Plaut, 2001). Essa velocidade tem a facilidade de ser realizada em laboratório, onde os testes de resistência permitem medir, mais precisamente, a habilidade do peixe em nadar durante um determinado tempo numa dada velocidade (Kolok, 1992). Este parâmetro constitui uma poderosa ferramenta para a comparação da capacidade natatória entre as espécies (Hammer, 1995), entretanto, a interpretação dos resultados de velocidade crítica é limitada porque não considera outras variáveis importantes, como o comportamento (Brauner et al., 1994). A informação da capacidade das espécies permite fazer comparações entre espécies e também fazer inferências indiretas sobre outros aspectos, como o ambiente onde ocorre, aspectos adaptativos, etc.

Dentre os Tetragonopterinae, chama a atenção a grande diversificação do grupo por diferentes ambientes, incluindo a presença de espécies subterrâneas, que habitam o lençol freático, como é o caso de *Stygichthys typhlops*. A comparação de parâmetros da capacidade natatória desta espécie, com outros tetragonopteríneos de diferentes ambientes (lóticos e lênticos) epígeos, permite um melhor entendimento das características hidráulicas subterrâneas e dos fatores relacionados ao estabelecimento da espécie em ambiente com pressões próprias.

4 OBJETIVOS

Este trabalho foi realizado com o objetivo de avaliar a capacidade natatória de diferentes espécies epígeas e hipógeas de piabas (Characidae), determinando as suas velocidades críticas, no intuito de comparar as espécies quanto ao desempenho do nado e relacioná-las às possíveis diferenças nos ambientes em que vivem. Além disso, buscou-se compreender quais as diferenças entre os parâmetros relativos à capacidade natatória da espécie troglóbia avaliada, quando comparada com as espécies epígeas testadas.

5 METODOLOGIA

5.1 Espécies estudadas

Foram realizados testes de capacidade natatória com quatro espécies epígeas (*Bryconamericus stramineus*, *Piabina argentea*, *Hemigrammus marginatus* e *Pselogrammus kennedyi*) e uma estritamente hipógea (*Stygichthys typhlops*) pertencentes à ordem Characiformes. Até então pertencentes à família Characidae e subfamília Tetragonopterinae, estas espécies atualmente se encontram com a denominação de *Incertae sedis* em Characidae, as quais estão sob revisão taxonômica e cujas posições ainda são incertas quanto a este táxon (Lima et al., 2003). Estas espécies ocorrem em diferentes sistemas aquáticos (lótico, lântico e freático), o que reflete as diferentes preferências de habitats pelas espécies. Foram escolhidas espécies próximas (anteriormente pertencentes a Tetragonopterinae e atualmente *Incertae sedis*) da família Characidae, considerando espécies provenientes de diferentes características hidráulicas.

Piabina argentea Reinhardt, 1867 tem como localidade tipo o rio das Velhas e distribui-se pela América do Sul, nas bacias dos rios Alto Paraná, São Francisco, Itapicuru, Paraíba e Itapemirim (Lima et al., 2003) (ANEXO, FIGURA 1).

Com distribuição geográfica que vai desde o rio Paraguai até o rio São Francisco (Planquette et al., 1996), *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908, é uma espécie forrageira que não desperta interesse comercial devido ao seu pequeno porte (cerca de 76mm de comprimento) (Ringuelet et al., 1967), porém, é importante na cadeia alimentar dos sistemas que habita, servindo de alimento para peixes piscívoros. É uma espécie nectônica e de hábitos diurnos, ocupando porções marginais a montante e a jusante de corredeiras, nadando ativamente na coluna d'água durante o dia e à noite permanecem em poções

profundos, acima e abaixo das corredeiras, onde foi estudada, em trecho da cabeceira do São Francisco (Casatti & Castro, 1998) (ANEXO, FIGURA 2).

Hemigrammus marginatus Ellis, 1911, tem como localidade tipo o rio Itapicuru, na Bahia. Apresenta distribuição na América do Sul (Brasil, Peru Colômbia e Venezuela) e, no Brasil, ocorre nas bacias dos rios São Francisco, Paraná e Paraguai (Lima et al., 2003). Habita ambientes lênticos, como as lagoas marginais em várias bacias brasileiras, a exemplo das lagoas de planícies de inundação do alto Paraná, do Mogi Guaçu e do São Francisco (Alves & Pompeu, 2001; Langeani et al., 2007) (ANEXO, FIGURA 3).

Com distribuição na bacia do rio São Francisco e uma ocorrência no Paraguai, onde tem o registro da sua localidade tipo, em “Lagunitas” (Lima et al., 2003), *Pselogrammus kennedyi* (Eigenmann, 1903) teve um único registro em lagoas marginais do rio das Velhas, Minas Gerais, em levantamentos realizados por Alves & Pompeu (2001), indicando uma ocorrência restrita a esses ambientes lênticos (ANEXO, FIGURA 4).

Conhecida localmente por piaba-branca, *Stygichthys typhlops* Brittan & Böhlke, 1965, é uma espécie troglóbia (exclusivamente subterrânea) e ocorre em lençóis freáticos na região de Jaíba, norte de Minas Gerais. Sua distribuição é restrita a essa área, na drenagem do córrego Escuro, afluente do rio Verde Grande, na região do alto São Francisco. A espécie foi descoberta acidentalmente em 1962, por meio da captação de água subterrânea por bombas, sendo posteriormente descrita por pesquisadores americanos (Moreira & Trajano, 2008).

Stygichthys typhlops é uma das duas espécies de Characidae troglóbia (de ambiente subterrâneo, cega e despigmentada) descrita. Ela apresenta aspectos como a perda de ossos circumorbitais, o que sugere um estágio muito mais avançado de adaptação ao ambiente subterrâneo que o outro caracídeo troglóbio, a piaba cega mexicana *Astyanax fasciatus*, a qual possui apenas uma

fragmentação parcial desses ossos. Este caráter é fortemente associado com a perda de olhos entre os peixes de cavernas (Romero & McLeran, 2000) (ANEXO, FIGURA 5).

Esta espécie, devido ao seu elevado grau de especialização, distribuição restrita e por ser o segundo registro de caracídeo troglóbio, apresenta, assim, uma posição de destaque entre toda a ictiofauna subterrânea mundial (Moreira & Trajano, 2008). Sua posição taxonômica ainda é incerta quanto ao nível de família, sendo inicialmente incluída em Characidae, na ordem Characiformes. Entretanto, esta posição é provável de nova classificação até a conclusão de estudos taxonômicos que estão em andamento (Moreira & Trajano, 2008). Ainda é desconhecida grande parte das informações sobre a espécie, tais como aspectos populacionais, características do habitat, reprodução, alimentação, etc.

A espécie, atualmente, encontra-se seriamente ameaçada, devido ao seu alto endemismo e ao rebaixamento do lençol freático (Moreira & Trajano, 2008). Sobre a área de ocorrência da espécie está instalado um grande pólo de fruticultura irrigada no estado, o qual traz sérias ameaças para uma espécie ainda pouco estudada, como a crescente retirada de água subterrânea e o risco de contaminação por insumos agrícolas.

Para os experimentos realizados, foram selecionados indivíduos com diferentes classes de tamanhos, de forma a contemplar a maior variação possível. Como a velocidade, geralmente, é relacionada ao comprimento dos espécimes, diferentes tamanhos podem expressar melhor a inclinação da reta (FIGURA 1).

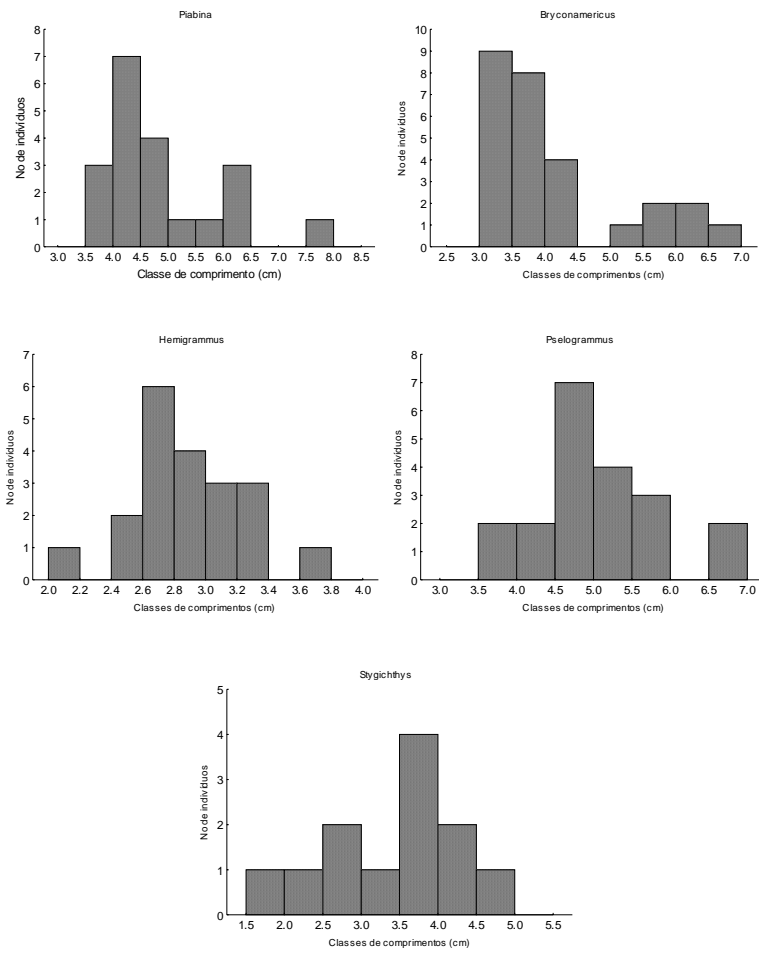


FIGURA 1 Número de indivíduos por classes de comprimentos (cm) das espécies testadas.

5.2 Coleta, transporte e manutenção dos espécimes em laboratório

Foram coletados 20 indivíduos de *Piabina argentea* no rio Curimataí, próximo à Augusto de Lima, MG. O trecho do rio onde foi realizada a coleta apresentava largura média de 30 metros e profundidade média de 0,6 metros. O rio possui trechos de praia arenosa nas margens e nos locais de corredeiras e apresenta bom estado de conservação, com faixa de vegetação ciliar de 5 metros, aproximadamente. Foram amostradas estas duas áreas do rio, com indivíduos coletados em ambas, e nas quais foram utilizadas redes de arrasto manual e peneiras de mão. Este rio deságua no Velhas, que é um afluente do São Francisco.

Os 27 indivíduos de *Bryconamericus stramineus* foram capturados no rio Grande, a jusante Usina Hidroelétrica de Funil, próximo ao município de Lavras, MG. Foram amostradas duas áreas do rio, uma na margem (área litorânea) utilizando rede de arrasto manual e outra área próxima ao mecanismo de transposição de peixes (elevador) instalado na usina, onde os peixes foram coletados com covos.

Para *Hemigrammus marginatus* e *Pselogrammus kennedyi*, estas duas espécies foram coletadas na mesma localidade, na lagoa Olaria, região marginal do rio das Velhas, município de Várzea da Palma, MG. Esta lagoa, juntamente com outras próximas, faz parte de um amplo sistema de lagoas marginais do rio das Velhas e somente em períodos de fortes cheias há a comunicação destas com o rio. Os peixes foram coletados com peneiras de mão na região litorânea da lagoa, área caracterizada por baixa profundidade e com presença de várias espécies de macrófitas aquáticas.

Os exemplares de *Stygichthys typhlops* foram coletados em uma cacimba localizada na Fazenda Lajeado, município de Jaíba, Minas Gerais. A cacimba localiza-se a cerca de 3 metros abaixo do nível do terreno, com paredes de alvenaria em volta do poço e aparenta ser uma escavação no solo, onde o

lençol emergiu entre rochas (ANEXO, FIGURA 6). Sobre as paredes foram colocadas pranchas de madeira, semelhante a um telhado, escurecendo o local e tendo como entrada um alçapão. Foram observados vários morcegos abrigados sob esta cobertura e também as prováveis sementes trazidas pelos mesmos, bem como o guano depositado no substrato submerso. Devido à elevada fragilidade da espécie e do pouco conhecimento disponível, especialmente quanto a aspectos populacionais, apenas 12 indivíduos foram capturados. Nas capturas foram utilizadas redes e peneira de mão, com tela mosquiteiro.

5.3 Aparato e procedimento experimental

Os testes com as espécies de piabas foram realizados num aparato hidráulico do tipo respirômetro de Brett, no qual os peixes eram forçados a nadar contra o fluxo de água bombeado no interior do aparato. Antes da realização do teste, o peixe era aclimatado à temperatura da água do aparato para evitar choque térmico. Após esse procedimento, o peixe era inserido no aparato, iniciando-se os testes. No primeiro intervalo de tempo, a velocidade da água foi de 0,05 m/s e um incremento de igual valor foi adicionado à velocidade de cada intervalo seguinte (de 5 minutos). O teste era finalizado quando o peixe atingia a fadiga, sendo arrastado até a tela de confinamento de jusante do tubo de acrílico.

Durante os testes, foram monitorados os parâmetros abióticos da água (temperatura, oxigênio dissolvido e o pH), para a manutenção satisfatória desses padrões. Dentre estas variáveis, a temperatura foi correlacionada com as velocidades obtidas pelo fato de exercer grande influência nas velocidades alcançadas pelos peixes.

Foram considerados válidos os testes cujos indivíduos nadaram por, pelo menos, durante um intervalo de tempo (5 minutos).

5.4 Análises

A velocidade crítica alcançada por exemplar testado foi calculada segundo a fórmula:

$$V_{crit} = U_{max} + \frac{t_f}{t_i} \times \Delta U$$

em que: U_{max} é a velocidade máxima, ΔU representa o incremento de velocidade, t_i é o intervalo de tempo e t_f é o tempo durante o qual o peixe nadou dentro do último intervalo de tempo.

Posteriormente, o valor de velocidade alcançado foi corrigido em função da área ocupada pelo peixe na seção do aparato. Para cada espécie, foi testada a relação entre a velocidade crítica e as variáveis comprimento total (CT), padrão (CP), fator de condição, peso corporal e temperatura, por meio de regressão múltipla.

A comparação entre a capacidade natatória das espécies foi realizada por meio de ANOVA, a partir dos dados de velocidade relativa de cada indivíduo testado, obtida dividindo-se a velocidade crítica pelo comprimento padrão (adimensionalização pelo tamanho), resultando em um valor em comprimentos por segundo. Esse procedimento permite comparar velocidades, mesmo quando os lotes comparados apresentam tamanho dos indivíduos diferentes, tendo como premissa a influência do tamanho corporal sobre a capacidade natatória. Todas as análises foram realizadas utilizando-se o software Statistica 7.0.

6 RESULTADOS

Nos testes de capacidade natatória realizados com as espécies de piabas, o parâmetro temperatura apresentou significância, quando correlacionada à velocidade crítica, apenas para *B. stramineus*, com um aumento da velocidade de acordo com aumento da temperatura ($r^2 = 0,50$).

Com base nestes testes, constatou-se que o comprimento total (CT) foi a variável de maior poder explicativo para a velocidade crítica, sendo significativa para todas as espécies (FIGURAS 2 a 6). Para o comprimento padrão (CP), esta variável também foi significativamente relacionada à velocidade crítica para todas as espécies, exceto *H. marginatus* (FIGURAS 7 a 10).

O peso corporal também foi uma variável significativamente correlacionada à velocidade crítica para as espécies *H. marginatus*, *P. kennedyi*, *B. stramineus* e *S. typhlops*.

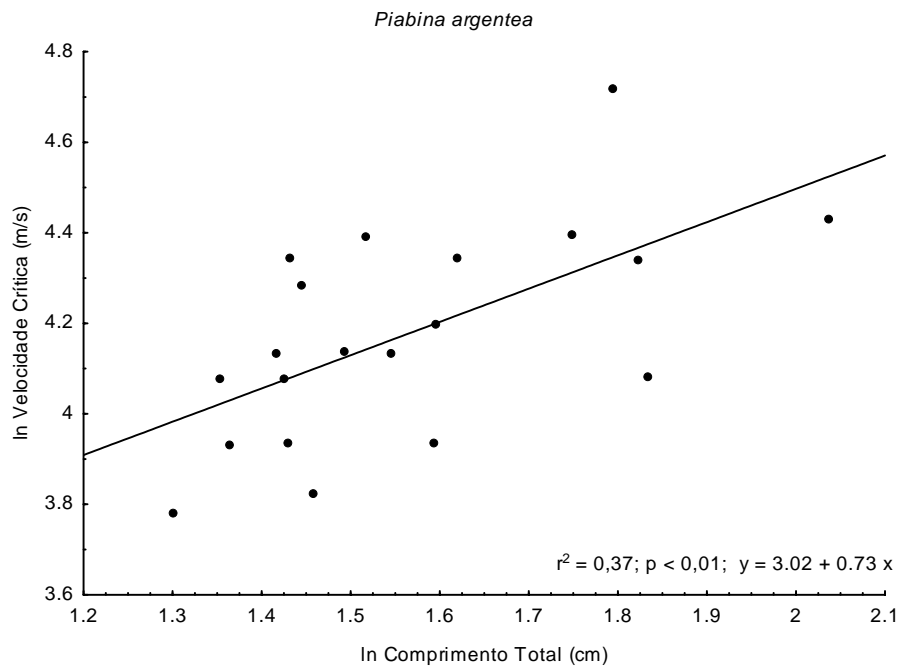


FIGURA 2 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento total - CT (ln) (cm) de *P. argentea*

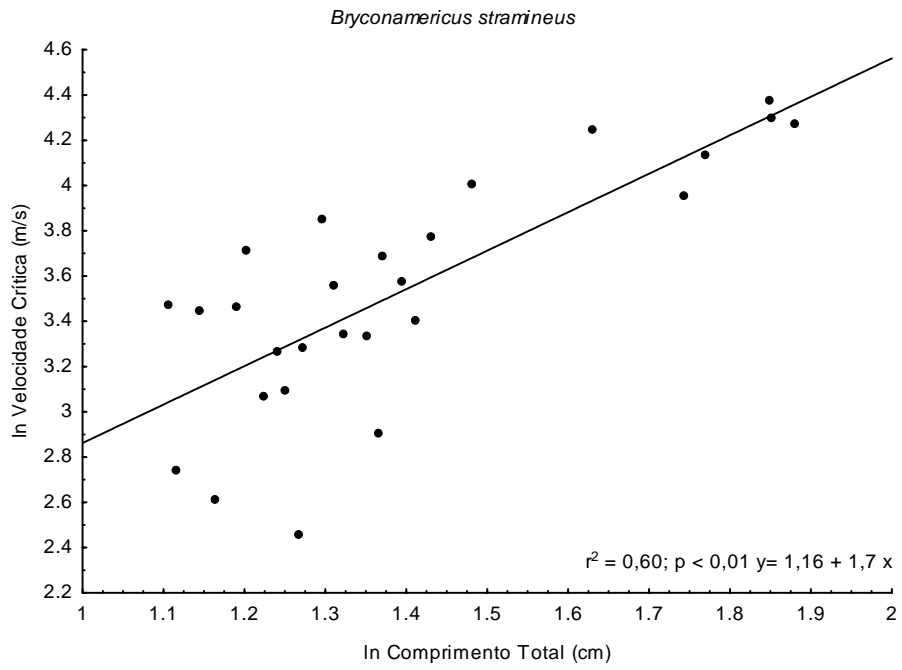


FIGURA 3 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento total - CT (ln) (cm) de *B. stramineus*.

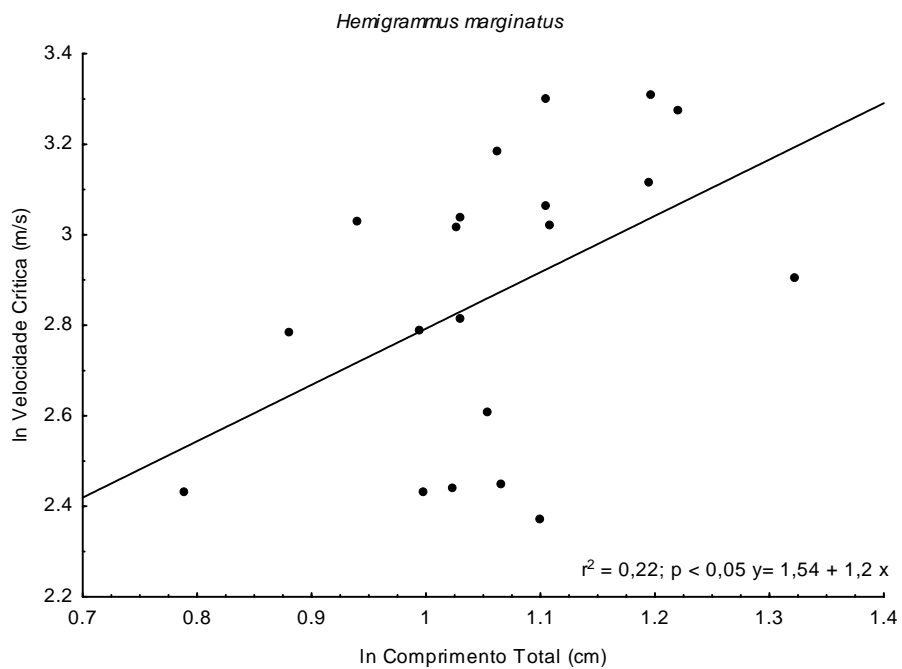


FIGURA 4 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento total - CT (ln) (cm) de *H. marginatus*.

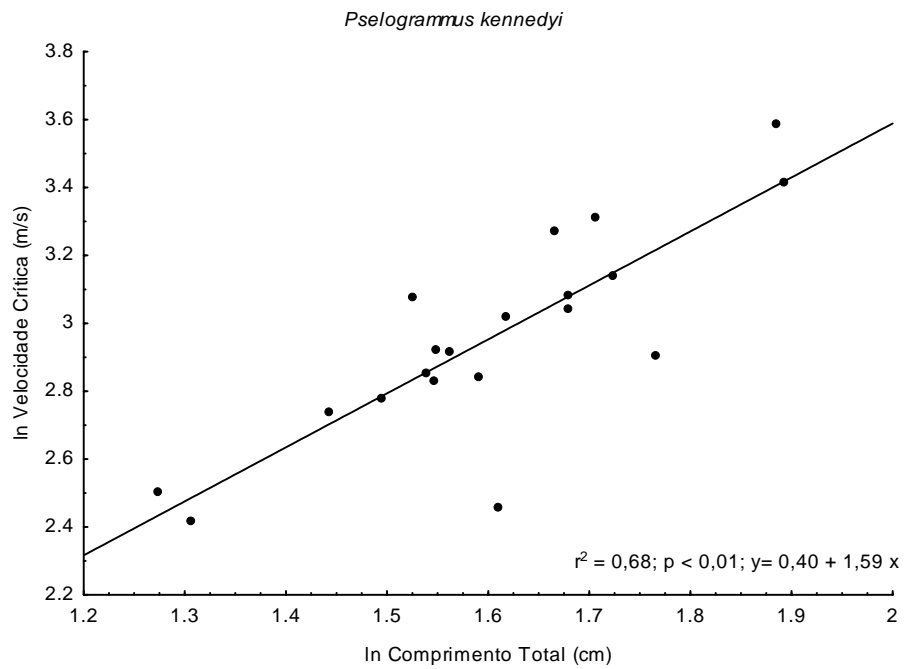


FIGURA 5 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento total - CT (ln) (cm) de *P. kennedyi*.

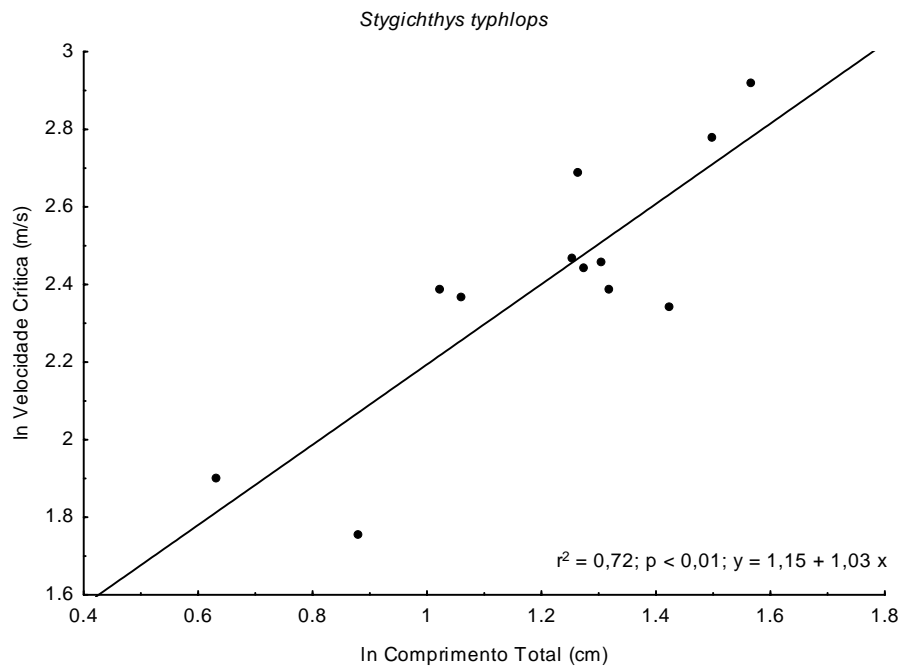


FIGURA 6 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento total - CT (ln) (cm) de *S. typhlops*.

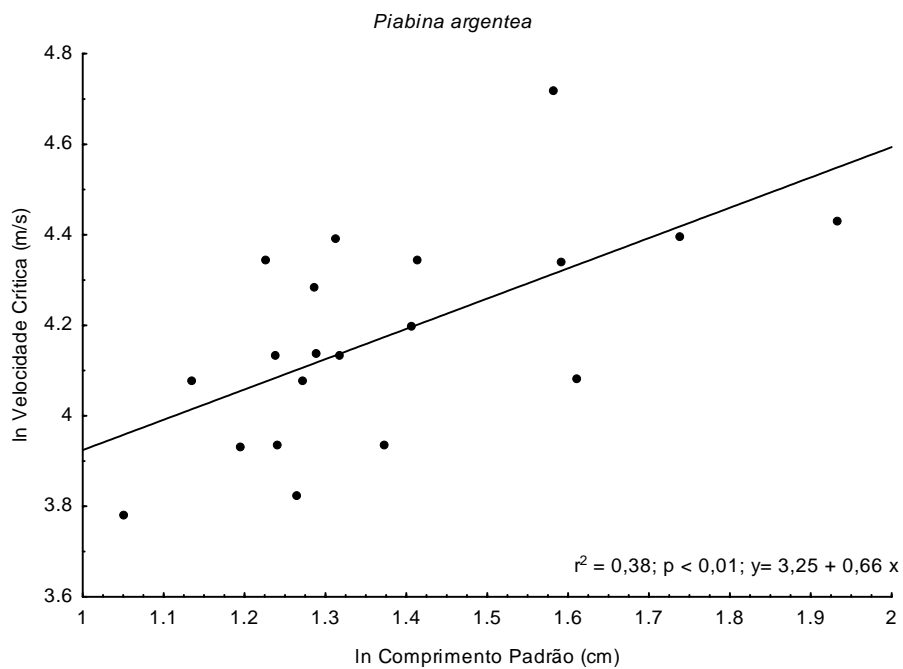


FIGURA 7 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento padrão - CP (ln) (cm) de *P. argentea*.

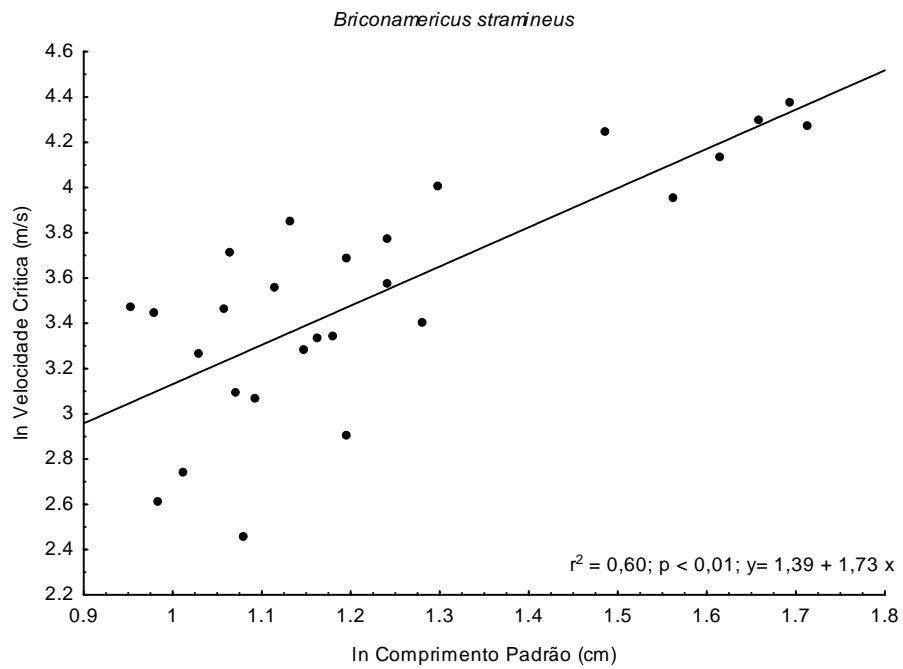


FIGURA 8 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento padrão - CP (ln) (cm) de *B. stramineus*.

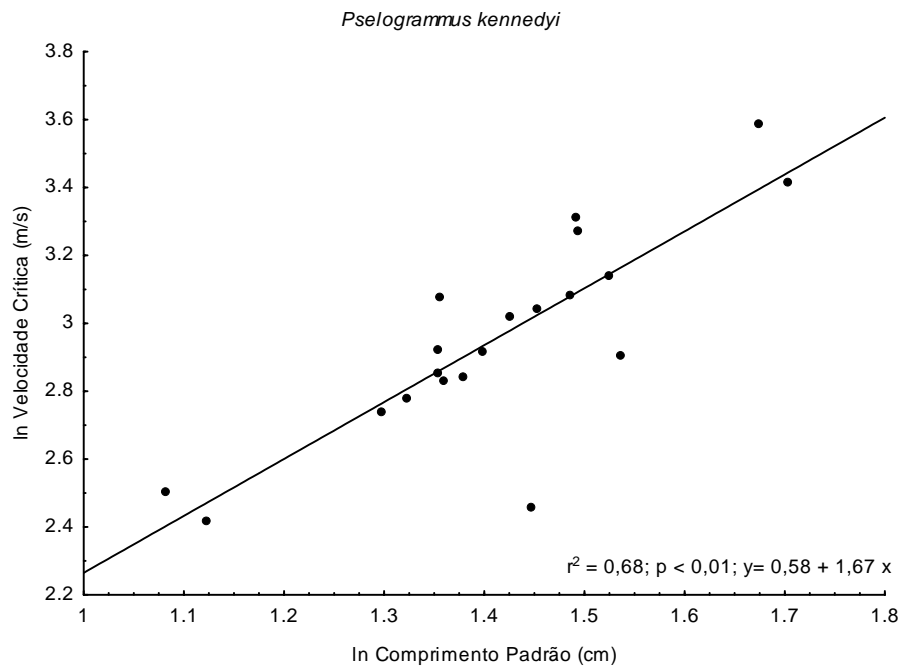


FIGURA 9 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento padrão - CP (ln) (cm) de *P. kennedyi*.

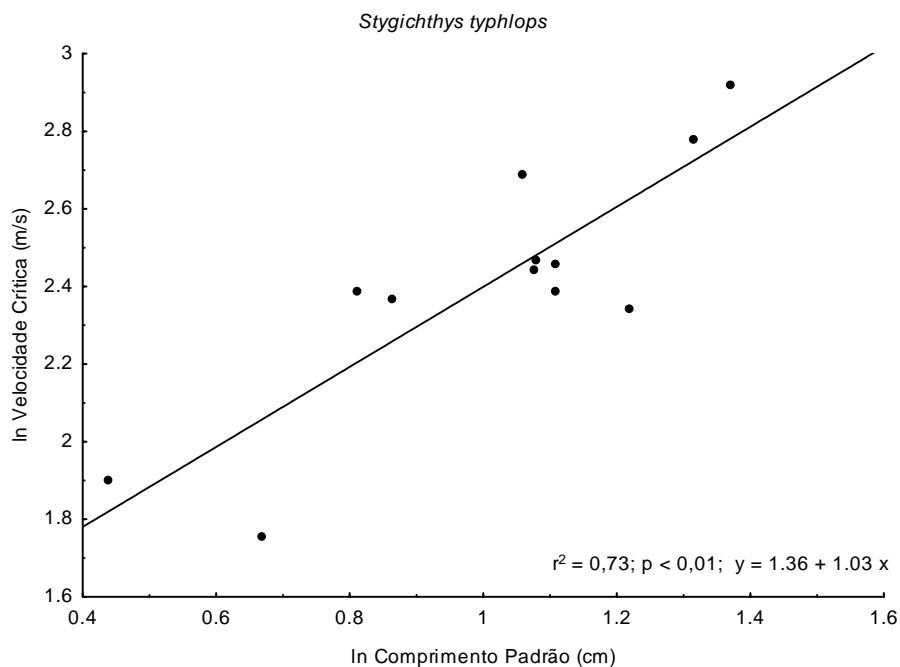


FIGURA 10 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento padrão - CP (ln) (cm) de *S. typhlops*.

Dentre as velocidades obtidas pelas espécies, *P. argentea* foi a que alcançou as maiores velocidades, dentre todas as outras testadas. Sua velocidade foi marcadamente superior em relação às demais, cujo valor correspondeu a quase o dobro de *B. stramineus*, a segunda espécie com maior velocidade crítica.

Para as velocidades em comprimentos por segundos, observou-se que *P. argentea* e *B. stramineus* apresentaram os maiores valores. *Hemigrammus marginatus* foi a terceira espécie com maior velocidade, seguida por *P. kennedyi* e *S. typhlops*. As três primeiras espécies foram significativamente diferentes entre si e entre as duas últimas, formando quatro grupos de capacidade natatória significativamente diferente, representadas pelas letras de A a D ($F= 98,33; p<0,001$) (FIGURA 11). Na TABELA 1 são visualizados os valores médios dos comprimentos corpóreos e da velocidade, em comprimentos por segundos.

Na FIGURA 12, verificam-se as retas de velocidades para todas as espécies de piabas testadas, em que a velocidade aumenta em função do logaritmo dos comprimentos totais. Retas de maior inclinação implicam em maior incremento de velocidade com o aumento do comprimento, como é o caso de *B. stramineus* e *P. kennedyi*, que são as espécies que melhor representam o incremento do comprimento respondendo em aumento de velocidade. As espécies *P. argentea* e *S. typhlops* apresentaram menores inclinações, indicando que, para elas, indivíduos pequenos têm menor diferença na capacidade natatória quando comparados aos adultos.

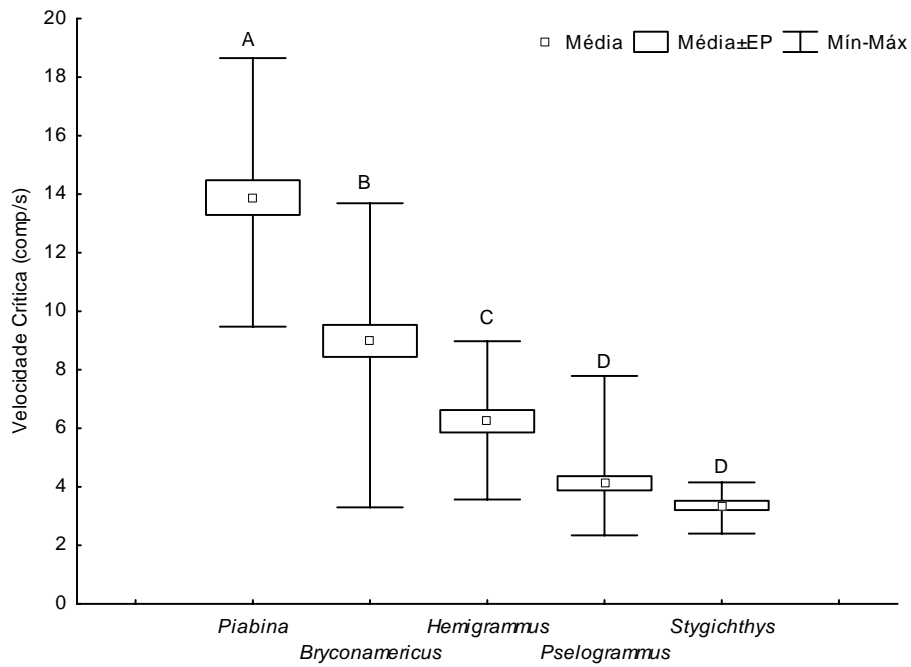


FIGURA 11 Comparação da distribuição dos valores de velocidade crítica em comprimentos por segundos (comp/s), obtidos para cada espécie testada. As letras (A - D) indicam diferenças significativas nas velocidades.

TABELA 1 Espécies analisadas e suas respectivas distribuições com valores médios do comprimento total CT (cm) e média e desvio padrão (DP) da velocidade crítica (comp/s) dos indivíduos testados.

Espécies	Distribuição em Bacias	Ambiente	Média CT (cm)	Vel. Crítica (comp/s)	
				Média	Desvio Padrão
<i>P. argentea</i>	Paraná e São Francisco	Rio	4,14	13,88	2,65
<i>B. stramineus</i>	Paraná e São Francisco	Rio	4,85	8,98	2,83
<i>H. marginatus</i>	Paraná e São Francisco	Rio/lagoa	3,68	6,32	1,65
<i>P. kennedyi</i>	São Francisco	Lagoa	5,02	3,94	0,74
<i>S. typhlops</i>	São Francisco	Subterrâneo	2,91	3,36	0,54

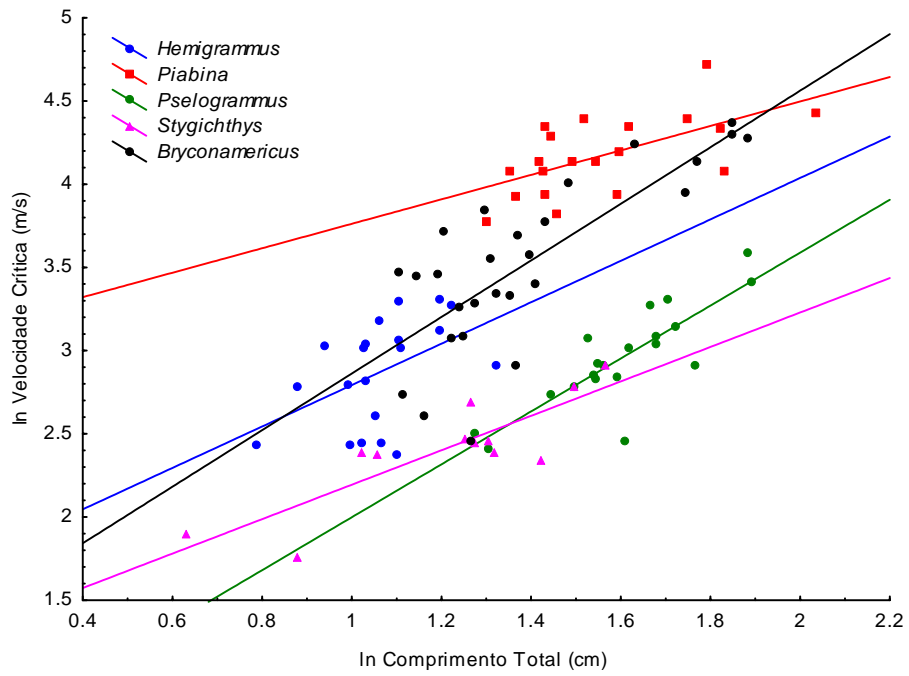


FIGURA 12 Retas das velocidades críticas (m/s) (ln) pelo comprimento total (cm) (ln) das espécies de piabas testadas.

7 DISCUSSÃO

Embora estudos acerca da capacidade natatória em peixes já venham sendo realizados em outros países há décadas, no Brasil, esta linha de trabalhos apareceu somente há alguns anos. Atualmente, estas pesquisas têm subsidiado, na América do Sul, várias ações de manejo, como a transposição de peixes para montante de reservatórios (Santos et al., 2007, 2008).

Estudos referentes à capacidade natatória enfocaram principalmente espécies migradoras, embora mais recentemente espécies não migradoras também venham sendo investigadas (Beamish, 1978, 1981; Kolok, 1992). No entanto, embora novas espécies de peixes venham sendo testadas a cada ano, pesquisas com espécies subterrâneas nunca haviam sido realizadas. Assim, este estudo constitui um trabalho inovador, do ponto de vista ecológico, já que esta metodologia pode trazer muitas contribuições acerca da capacidade natatória de espécies subterrâneas, bem como informar (mesmo que de forma indireta) aspectos relacionados à hidráulica dos habitats onde elas ocorrem.

7.1 Relação da temperatura e a capacidade natatória

A temperatura da água exerce forte influência na capacidade natatória dos peixes, por envolver aspectos físicos e fisiológicos (Santos et al., 2007). Os primeiros são devido a propriedades da água, como a viscosidade, que é capaz de alterar o movimento natatório e os demais são relacionados a aspectos como as taxas de reações bioquímicas que convertem a energia química em força de propulsão (Beamish, 1978).

Salienta-se, ainda, que uma diminuição de aproximadamente 10°C na temperatura da água ocasiona redução de 24% a 37% na capacidade natatória (Brett, 1964). De acordo com Beamish (1981), a elevação da temperatura está

diretamente relacionada ao aumento nas taxas metabólicas basais de algumas espécies de peixes.

A temperatura também influenciou a velocidade de *B. stramineus*, corroborando os dados obtidos por Santos et al. (2007) que observaram que a velocidade crítica de *L. reinhardti* foi influenciada pela temperatura. A influência sobre *L. reinhardti* e *B. stramineus*, nas duas espécies foi muito semelhante, porém, foi maior na segunda, mostrando que espécies de menor porte são mais influenciadas por mudanças de temperatura da água.

7.2 Comportamento observado durante os testes

Foram observados certos comportamentos exibidos pelos peixes, na tentativa de evitar o contato com a tela confinadora de jusante. Este comportamento consistiu de nados curtos e rápidos, com forte propulsão para frente, semelhante ao observado na velocidade de explosão, comumente avaliada em condições de laboratório (Beamish, 1978). Peixes são capazes de manter estas velocidades somente durante curtos intervalos de tempo (menos que 20 segundos). Essa alta velocidade é essencial para a sobrevivência de muitas espécies e também é utilizada como um facilitador na captura de presas, na fuga de predadores ou na negociação em locais de rápidos fluxos encontrados nos rios (Beamish, 1978). Este comportamento foi observado em todas as faixas de tamanhos e, geralmente, ocorreu da metade para o final do tempo dos testes.

7.3 Velocidades críticas obtidas

Os altos valores da capacidade natatória de *P. argentea* e *B. stramineus* correspondem às maiores velocidades já obtidas em experimentos em laboratório para espécies de peixes tropicais. Estas velocidades indicam a grande habilidade de ocupar ambientes com fortes fluxos, como trechos de correnteza e na coluna de água, no meio do canal.

A habilidade de percorrer locais onde a água apresenta grandes velocidades foi constatada para *B. stramineus*. Esta espécie foi a terceira, em

número de indivíduos, a utilizar o mecanismo transposição de peixes para montante (tipo escada) instalado no reservatório de Igarapava, no rio Grande (Bizzotto, 2006). Uma vez que esta espécie apresenta condições de vencer o escoamento nesse mecanismo, ela pode ser favorecida, em relação a outras de menor capacidade natatória, pela facilidade de acesso a ambientes diferentes, aumentando a possibilidade de explorar e colonizar com sucesso outras áreas.

No presente estudo, foi observada forte relação da velocidade crítica com o comprimento total, a qual foi verificada em todas as espécies, exceto *H. marginatus*. Esta relação reflete a influência da nadadeira caudal, a qual constitui importante elemento de propulsão em peixes que apresentam o padrão de locomoção típico de subcarangiformes (movimentos ondulatórios da região mediana para a posterior do corpo) (Webb, 1975). Essa mesma relação foi verificada nos testes de capacidade natatória realizados com mandi (*Pimelodus maculatus*) e piau (*Leporinus reinhardti*), realizados por Santos et al. (2007, 2008).

A relação entre a velocidade crítica e o comprimento total também é verificada pelo valor do beta da equação. Nas espécies analisadas, os menores valores de beta foram obtidos para *P. argentea* e *S. typhlops*, cujas retas apresentaram as menores inclinações. *Bryconamericus stramineus*, *P. kennedyi* e *H. marginatus* foram as espécies que obtiveram os maiores valores, em ordem decrescente. Dessa forma, suas retas também apresentam as maiores inclinações. Para todas as espécies de piabas analisadas, os valores foram superiores aos encontrados por Santos et al. (2007, 2008), para o piau e o mandi. Assim, os valores de beta encontrados pelas espécies deste estudo representam maior incremento de velocidade para um mesmo incremento de comprimento, quando comparados aos de piau e mandi.

Os valores de velocidades em comprimentos por segundos, para *P. argentea*, *B. stramineus* e *H. marginatus*, foram os mais altos em relação às

espécies de piabas deste estudo. Estes também foram superiores aos encontrados por Santos et al. (2007, 2008) para mandi e piau, os quais alcançaram cerca de 6 e 8 comp/s, respectivamente.

Comparando-se as capacidades natatórias das espécies deste estudo com informações disponíveis na literatura acerca de peixes de regiões temperadas, verificou-se que as velocidades de espécies como salmões e trutas foram semelhantes às das espécies que apresentaram baixas capacidades natatórias, como *H. marginatus* e *P. kennedyi*. Nos estudos de Pedersen et al. (2008), os valores das velocidades, em comprimentos por segundos, para os salmões e trutas, foram de 5,1 e 6,5 comp/s, respectivamente. Estes valores são baixos em relação às espécies deste estudo, sendo as velocidades equivalentes às espécies de ambientes lênticos, as quais obtiveram as menores velocidades. Vale ressaltar que, para espécies de grande porte, como piaus, mandis, salmões e atuns, mesmo uma pequena capacidade natatória em comprimentos por segundos, representa grande capacidade de deslocamento no ambiente natural, devido ao maior tamanho.

Salienta-se que diferenças são esperadas quando se comparam as velocidades obtidas para espécies de regiões temperadas e tropicais, cujos experimentos foram realizados em condições diferentes de temperatura da água. Em geral, os peixes apresentam capacidades natatórias ajustadas a seus valores “ótimos”, os quais são dependentes das temperaturas médias do ambiente onde vivem.

Pselogrammus kennedyi tem ocorrência restrita a lagoas marginais (Alves & Pompeu, 2001), diferentemente de *H. marginatus*, que ocorre tanto em lagoas de planície de inundação como em rios. Assim, apesar da captura de ambas as espécies na mesma lagoa, sujeitas às mesmas condições de fluxos, as suas velocidades foram diferentes, com maiores valores para *H. marginatus*. Tal fato pode ser reflexo de uma maior capacidade natatória intrínseca a uma espécie

que tem a plasticidade de habitar locais com diferentes condições hidráulicas. Além disso, a ocorrência num ambiente lântico pode, ainda, ser mais vantajosa para a espécie, devido ao fato de ela possuir uma velocidade potencialmente maior do que é requerida para as vazões do seu hábitat.

A forma do corpo pode justificar as baixas velocidades observadas em *P. kennedyi*, que apresentam o corpo comprimido lateralmente, com maiores alturas, diferente dos demais peixes testados, que apresentaram corpos mais baixos, semelhantes aos fusiformes. Uma vez que indivíduos de *P. kennedyi* ocorrem em lagoas com abundante vegetação submersa, os mesmos podem ser favorecidos, no ambiente natural (mesmo não possuindo altas velocidades como demonstrado nos testes), quanto a aspectos como manobrabilidade, em situações de captura de presas e fuga de predadores. Peixes com morfologia semelhante são incluídos na categoria denominada de nadadores por ondulação periódica, os quais utilizam mais as nadadeiras dorsal e ventral medianas. Tais organismos são especializados para manobras precisas como nos emaranhados entre a vegetação aquática (Hildebrand & Goslow, 2006).

Quanto a *P. kennedyi*, a espécie apresentou maior amplitude de velocidades do que *S. typhlops*, em termos absolutos. Entretanto, a velocidade, em comprimentos por segundos, foi semelhante para ambas as espécies. Este aspecto indica a maior semelhança de *S. typhlops* com *P. kennedyi* quanto à capacidade natatória. Isto sugere que as velocidades do ambiente subterrâneo onde *S. typhlops* ocorre são muito parecidas à das lagoas.

As informações acerca do hábitat de *S. typhlops* são escassas, não sendo feita nenhuma menção do seu ambiente além da ocorrência hipógea (Romero & McLeran, 2000). Durante o seu processo adaptativo às condições do ambiente subterrâneo, como é observado para aspectos como a ausência de olhos e despigmentação, percebe-se também uma adaptação às condições de velocidades da água subterrânea.

Com relação às velocidades em comprimentos por segundos, quando comparadas à de outras espécies de caracídeos deste estudo, *S. typhlops* foi a que apresentou os menores valores. Suas velocidades foram quatro vezes menores que as obtidas por *P. argentea*.

Stygichthys typhlops apresentou também a menor variação nas velocidades, dentre as demais espécies de caracídeos estudadas. Este fato pode indicar maior estabilidade ambiental onde as velocidades das águas subterrâneas sejam baixas e relativamente constantes ao longo do ano. A estreita amplitude de variação de velocidades verificada entre os indivíduos desta espécie indica tendência de apresentar valores em torno de uma média, cujo valor sugere um determinado padrão de velocidade desenvolvido por ela.

As baixas velocidades alcançadas sugerem que a espécie apresente natação condizente com as condições hidráulicas do ambiente subterrâneo onde ocorre. Como não se conhecem as velocidades das águas desse ambiente, a avaliação da capacidade natatória é uma maneira indireta de inferir sobre o meio onde a espécie ocorre. Provavelmente, as águas subterrâneas têm baixa movimentação e apresentam velocidades reduzidas, condições às quais a espécie esteja adaptada. Mesmo sob condições de velocidades mais elevadas, como nos experimentos realizados em laboratório, onde a espécie tenha sido induzida a nadar em um fluxo mais veloz, alguns indivíduos da espécie suportaram velocidades correspondentes à média das velocidades alcançadas por *H. marginatus* e *P. kennedyi*. As velocidades mais altas alcançadas por indivíduos de *S. typhlops* indicam que, possivelmente, os peixes têm a necessidade de executar movimentos mais rápidos em determinadas situações, como a captura de presas e a fuga de potenciais predadores.

A constatação das baixas velocidades e da pequena variação entre os indivíduos testados pode corresponder a um dos aspectos da especialização ao ambiente subterrâneo no qual, provavelmente, a espécie manteve a capacidade

natatória ao longo do tempo, em função de uma possível homogeneidade ambiental, nesse caso, das baixas vazões. Quando se comparam as velocidades obtidas por *S. typhlops* com às de espécies de lagoas, as quais foram as mais próximas a de *S. typhlops*, constatou-se que não houve perda da capacidade natatória em relação aos organismos epígeos associados a sistemas lênticos e, sim, uma redução nas velocidades extremas, mantendo-se as velocidades médias. Tal fato reflete um possível favorecimento dos valores médios da velocidade da natação, reduzindo os extremos que poderiam ser desvantajosos e dispendiosos energeticamente. A redução de velocidades muito altas para um ambiente com baixa vazão pode representar uma grande economia energética para os indivíduos. Como recursos alimentares são, geralmente, escassos em cavernas, uma redução nas taxas metabólicas pode disponibilizar energia para outras funções (Culver, 1982). A redução no metabolismo pode refletir diretamente sobre a mobilidade e, conseqüentemente, na diminuição de velocidades elevadas.

Quanto à velocidade observada pela inclinação da reta de *S. typhlops*, observou-se que o pequeno incremento de velocidade relacionado com o aumento do tamanho dos indivíduos testados, indica que, para esta espécie, jovens possuem capacidade natatória similar à dos adultos. Além disso, o fato de a velocidade apresentar uma variação muito pequena entre os indivíduos testados pode, eventualmente, indicar a existência de predação dos indivíduos menores pelos maiores. Moreira & Trajano (2008) salientaram a possibilidade de a espécie apresentar canibalismo como uma medida de controle populacional, o qual é dependente da densidade. Visto que a escassez alimentar pode ser extremamente restritiva em determinadas épocas, este fato pode ser indício de que o canibalismo ocorra entre os membros de *S. typhlops*.

Por ser a única espécie do gênero, não se têm indícios da ocorrência de representantes do grupo em ambientes de superfície, podendo-se concluir que

estes podem ter sido extintos e que *S. typhlops* é uma espécie relictual no meio subterrâneo. Segundo Romero & McLeran (2000), *S. typhlops* tem um conjunto de caracteres típicos de Tetragonopterinae e, dentro deste grupo, pode estar mais relacionado às espécies do complexo *Hyphessobrycon-Hasemania*, as quais possuem representantes atuais no meio epígeo. Entretanto, *S. typhlops* ainda se apresenta em situação taxonômica incerta (Lima et al., 2003) e a afirmação quanto à inclusão em determinado grupo pode ser precipitada.

Romero & McLeran (2000) afirmam que *S. typhlops* possui uma dentição que indica uma dieta composta principalmente por itens vegetais. Contudo, acreditaram ser improvável que a espécie mantenha tal hábito alimentar no ambiente subterrâneo. Além disso, indicam que a estrutura dentária pode ser uma característica morfológica relictual. No presente estudo verificou-se que *S. typhlops* realmente utiliza vegetais na sua alimentação. Devido à sua transparência em função da despigmentação, foi evidente a constatação de matéria verde em seu trato digestório. Tanto no seu ambiente natural como em laboratório foram observados indivíduos com conteúdo de origem vegetal em seu estômago e intestinos, que correspondia a fragmentos da macrófita aquática presente no local de coleta da espécie. Tais macrófitas foram trazidas ao laboratório e mantidas junto aos espécimes, no aquário de manutenção. Foi observado, ainda, que os peixes continuaram se alimentando desta macrófita, mesmo depois de muitos dias após serem coletados.

8 CONCLUSÕES

O comprimento total (CT) foi a variável que apresentou a maior relação significativa com a velocidade crítica, dentre todas as variáveis, sendo significativa para todas as espécies. Tal fato é justificado pela forte influência da nadadeira caudal nos movimentos dos peixes.

As maiores velocidades críticas foram obtidas por espécies de rios, cujas características hidráulicas (maiores velocidades) determinam a utilização deste tipo de hábitat. Estas espécies apresentaram grandes variações nas amplitudes de velocidades, indicando uma variação intraespecífica da capacidade natatória. As espécies de ambientes com características lênticas (lagoas e lençol freático), por sua vez, apresentaram as menores variações nos valores de velocidades, especialmente *S. typhlops*, a qual manteve estreita variação em torno da média. As baixas velocidades verificadas em *S. typhlops*, concentrando-se em torno de um valor médio, podem ser uma característica do elevado grau de isolamento da espécie.

As velocidades obtidas por *S. typhlops* foram semelhantes às apresentadas por *H. marginatus* e *P. kennedyi*, indicando uma provável condição lêntica das águas subterrâneas. Entretanto, quando comparadas às dos peixes de lagoas (*H. marginatus* e *P. kennedyi*), observou-se uma possível ação de uma seleção estabilizadora, a qual reduziu as maiores variações de velocidades das populações, embora esta característica não tenha sido testada no presente trabalho.

9 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVES, C.B.M.; POMPEU, P.S. **Peixes do Rio das Velhas: passado e presente**. Belo Horizonte: SEGRAC, 2001, 192p.

APONE, F.; OLIVEIRA, A.K.; GARAVELLO, J.C. Composição da ictiofauna do Rio Quilombo, tributário do rio Mogi-Guaçu, bacia do Alto Rio Paraná, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v.8, n.1, p. 93-107, jan./mar. 2008.

BEAMISH, F.W.H. Swimming capacity. In: HOAR, W.S.; RANDALL, D. J. (Ed.). **Fish physiology**. New York: Academic, 1978. p.101-187.

BEAMISH, F.W.H. Swimming performance and metabolic rate of three tropical fishes in relation to temperature. **Hydrobiologia**, The Hague, v.83, n.1, p.245-254, June 1981.

BIZZOTTO, P.M. **Trânsito de peixes na escada da UHE Igarapava, Rio Grande, Alto Paraná**. 2006. 52p. Dissertação (Mestrado Zoologia de Vertebrados)–Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte.

BRAUNER, C.J.; IWAMA, G.K.; RANDALL, D.J. The effect of short-duration seawater exposure on the swimming performance of wild and hatchery-reared juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* during smoltification. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, v.51, p.2188-2194, Jan./Dec. 1994.

BRITSKI, H.A.; SILIMON, K.Z.S.; LOPES, B.S. **Peixes do Pantanal: manual de identificação**. Brasília: Embrapa, 1999. 184p.

CASATTI, L.; CASTRO, R.M.C. A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, Munchen, v.9, n.3, p. 229-242, Nov. 1998.

CASTRO, R.M.C.; CASATTI, L.; SANTOS, H.F.; MELO, A.L.A.; MARTINS, L.S.F.; FERREIRA, K.M.; GIBRAN, F.Z.; BENINE, R.C.; CARVALHO, M.; RIBEIRO, A.C.; ABREU, T.X.; BOCKMANN, F.A.; PELIÇÃO, G.Z.; STOPIGLIA, R. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos da bacia do Rio Grande no Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v.4, n.1, p.57-95, jan./mar. 2004.

CULVER, D.C. **Cave life: evolution and ecology**. Cambridge: Harvard University, 1982.189p.

HAMMER, C. Fatigue and exercise tests with fish. **Comparative Biochemistry and Physiology**: parte A, Nova York, v.112, n.1, p.1-20, Jan. 1995.

HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G.E. **Análise da estrutura dos vertebrados**. 2. ed. São Paulo: Atheneu, 2006.

KOLOK, A.S. The swimming performance of individual largemouth bass (*Micropterus salmoides*) are repeatable. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v.170, n.1, p.265-270, Jan. 1992.

LANGEANI, F.; CASTRO, R.M.C.; OYAKAWA, O.T.; SHIBATTA, O.A.; PAVANELLI, C.S.; CASATTI, L. Ichthyofauna diversity of the upper rio Paraná: present composition and future perspectives. **Biota Neotropica**, Campinas, v.7, n.3, p.181-197, 2007.

LIMA, F. C. T.; MALABARBA, L. R.; BUCKUP, P. A.; SILVA, J. F. P.; VARI, R. P.; HAROLD, A.; BENINE, R.; OYAKAWA, O. T.; PAVANELLI, C. S.; MENEZES, N. A.; LUCENA, C. A. S.; MALABARBA, M. C. S. L.; LUCENA, Z. M. S.; REIS, R. E.; LANGEANI, F.; CASSATI, L.; BERTACO, V. A.; MOREIRA, C.; LUCINDA, P. H. F. Genera Incertae Sedis in Characidae. In: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRRARIS JÚNIOR, C.J.(Org.). **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003. p.106-169.

LOWE-McCONNELL, R.H. **Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1999. 534p.

LOURENÇO, L.S.; SÚAREZ, Y.R.; FLORENTINO, A.C. Aspectos populacionais de *Serrapinnus notomelas* Eigenmann, 1915 e *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Characiformes: Characidae) em riachos da bacia do rio Ivinhema, Alto Rio Paraná. **Biota Neotropica**, Campinas, v.8, n.4, p. 43-49, out./dez. 2008.

MOREIRA, C.; TRAJANO, E. Peixes: *stygichthys typhlops* (Brittan & Böhlke, 1965). In: MACHADO, A.B.M.; DRUMMOND, G.M.; PAGLIA, A P. (Ed.). **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção**. Brasília : MMA, 2008. 2v. p.98-99.

PEDERSEN, L-F.; KOED, A.; MALTE, H. Swimming performance of wild and F1-hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts. **Ecology of Freshwater Fish**, v.17, p. 425-431, 2008.

PLANQUETTE, P.; KEITH, P.; LE BAYL, P. Y. **Atlas des poissons d'eau douce de Guyane**. Paris: Museum National D'Histoire Naturelle. Service du Patrimoine Naturel, Institut D'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité, 1996. (Collection du Patrimoine Naturel; 22).

PLAUT, I. Critical swimming speed: its ecological relevance. **Comparative Biochemistry and Physiology**: part A, Nova York, v.131, n.1, p.41-50, Dec. 2001.

PROUDLOVE, G.S. **Subterranean fishes of the world**: an account of the subterranean (hypogean) fishes described up to 2003 with a bibliography 1541-2004. Welshpool: International Society of Subterranean Biology, 2006. 300p.

PROUDLOVE, G.S.; ROMERO, A. Threatened fishes of the world: *Caecobarbus geertsii* Boulenger, 1921 (Cyprinidae). **Environmental Biology of Fishes**, Dordrecht, v.62, n.1-3, p.238, Oct. 2001.

RINGUELET, R.; ARAMBURU, R.; ARAMBURU, A. A. DE. **Los peces argentinos de agua dulce**. La Plata: Comission de Investigacion Cientifica, 1967. 602p.

ROMERO, A.; McLERAN, A. Threatened fishes of the world: *Stygichthys typhlops* (Brittan & Böhlke, 1965) (Characidae). **Environmental Biology of Fishes**, Dordrecht, v.57, n.3, p.270, Mar. 2000.

SANTOS, A.C.A.; CARAMASCHI, E.P. Composition and seasonal variation of the ichthyofauna from Upper Rio Paraguaçu (Chapada Diamantina, Bahia, Brazil). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v.50, n.4, p. 663-672, July 2007.

SANTOS, H.A.; POMPEU, P.S.; VICENTINI, G.S.; MARTINEZ, C.B. Swimming performance of the freshwater neotropical fish: *Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v.68, n.2, p.433-439, maio 2008.

WEBB, P.W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. **Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada**, Ottawa, v.190, p.1-158, 1975.

CAPÍTULO 3

CAPACIDADE NATATÓRIA DE BAGRES HIPÓGEOS E EPÍGEOS, COM
ÊNFASE NO TROGLÓBIO *Trichomycterus itacarambiensis* Trajano & Pinna
1996

1 RESUMO

Foram analisadas e comparadas as capacidades natatórias de três espécies de peixes do grupo dos siluriformes, provenientes de ambientes epígeo e hipógeo, sendo elas: *Trichomycterus itacarambiensis* (hipógeo e troglóbio), *Trichomycterus brasiliensis* (epígeo) e *Ituglanis* spp. (hipógeo e não troglóbio). Os testes de velocidades foram realizados utilizando-se a metodologia proposta por Santos (2006), em um aparato hidráulico semelhante ao idealizado por Brett (1964). Neste aparato, os peixes foram forçados a nadar contra um fluxo com incrementos progressivos de velocidades e tempos predeterminados. A variável comprimento total (CT) foi significativamente relacionada com a velocidade crítica apenas para *T. itacarambiensis*. As velocidades críticas obtidas pelas espécies, em ordem decrescente com valores em comprimentos por segundos, foram: *T. brasiliensis* (3,74), *T. itacarambiensis* (3,49) e *Ituglanis* sp. (2,29), tendo a capacidade natatória sido significativamente diferente entre *T. brasiliensis* e *Ituglanis* spp. Foi observado, durante os testes, que *T. brasiliensis* e *Ituglanis* spp. exibiram comportamentos para evitar as altas vazões por meio da utilização da boca e/ou barbilhões para se fixar ao substrato. Constatou-se que *T. itacarambiensis* apresentou velocidades próximas ao valor médio, com pequenas amplitudes de variações, reflexo do isolamento populacional, ao passo que *T. brasiliensis* teve grande variação nas velocidades.

2 ABSTRACT

Swimming performance of three fish species from the group of Siluriformes, from epigeal and hypogean environments, were analyzed and compared: *Trichomycterus itacarambiensis* (troglotitic species from an underground river), *Trichomycterus brasiliensis* (epigeal species from rivers) and *Ituglanis* sp (troglophile species from an underground river). The tests of velocity were conducted using the methodology proposed by Santos (2006), in a hydraulic apparatus similar to the one idealized by Brett (1964). In this apparatus, the fish were forced to swim against a progressive incremental flow of velocity. The total length (TL) was significantly related with the critical velocity only in *T. itacarambiensis*. The critical velocities obtained by the species, in decreasing order with values on length per second were: *T. brasiliensis* (3.74), *T. itacarambiensis* (3.49) and *Ituglanis* sp (2.29). The swimming performance was significantly different between *T. brasiliensis* and *Ituglanis* sp. During the tests, it was observed that *T. brasiliensis* and *Ituglanis* sp demonstrated behaviors to avoid the high flows by using the mouth and/or barbels to fasten themselves to the substrate. It was observed that *T. itacarambiensis* presented velocities near to the mean value, with minor variation amplitudes, while *T. brasiliensis* presented large velocity variations.

3 INTRODUÇÃO

Os peixes pertencentes à ordem siluriformes são organismos que apresentam ampla distribuição geográfica, com diversas formas ocorrendo tanto em ambientes de água doce, como marinha e salobra (Froese & Pauly, 2008). Os Siluriformes estão distribuídos em 33 famílias (Froese & Pauly, 2008) e compreendem um dos grupos mais representativos da ictiofauna sul-americana (Quirós, 1989; Lowe-McConnell, 1999). Tal ordem possui organismos, no geral, de hábitos bentônicos e noturnos, embora muitas espécies sejam ativas durante o dia, principalmente em águas turvas (Britski et al., 1999).

Dentre as diversas famílias de Siluriformes de águas interiores, a Trichomycteridae se encontra entre as mais numerosas, incluindo cerca de 200 espécies (Pinna, 1998) e 36 gêneros, com distribuição geográfica em toda a América do Sul, Costa Rica e Panamá (Froese & Pauly, 2008). Esta família é particularmente diversa e obscura entre os peixes neotropicais, com especializações tróficas únicas, como hematofagia e lepidofagia, em membros das subfamílias Vandelliinae e Stegophilinae, respectivamente (Wosiacki & Pinna, 2008a). Há representantes desta família tanto em águas superficiais quanto subterrâneas, demonstrando elevada plasticidade em colonizar ambientes tão distintos.

O gênero *Trichomycterus* Valenciennes 1833 é um dos maiores representantes de Trichomycteridae, com cerca de 100 espécies nominais e muitas das quais ainda não descritas (Wosiacki & Pinna, 2008b). Tais espécies diferem entre si, primariamente pela proporção do corpo, pelo número de raios das nadadeiras e pela coloração (Arratia 1983). Espécies de *Trichomycterus* ocorrem nas Américas do Sul e Central, em uma diversidade de habitats, desde planícies da floresta Atlântica no leste até os riachos Andinos, no oeste (Arratia

1990, Ortega 1992; Wosiacki & de Pinna, 2008a). Estas espécies habitam desde pequenos cursos de águas claras, de substratos rochosos e com fortes correntezas, como as cabeceiras (Arratia, 1983) até habitats extremamente diversos, como poças semitemporárias e riachos na Terra do Fogo (Wosiacki & Pinna, 2008a).

Trichomycterus é um dos vários gêneros de Trichomycteridae com populações subterrâneas relativamente numerosas, muitas das quais apresentando troglomorfismos (redução do grau de desenvolvimento dos olhos e de pigmentação escura) (Fernández & Bichuette, 2002). Além disso, compreende um dos gêneros mais bem representados no ambiente subterrâneo (Bichuette & Trajano, 2008). Estão descritas, atualmente, sete espécies exclusivamente hipógeas: *T. conradi* (Eigenmann 1912) e *T. spelaeus* DoNascimento, Villarreal & Provenzano, 2001, com ocorrências na Venezuela; *T. chaberti* Durand, 1968, na Bolívia; *T. santanderensis* Castellanos-Morales, 2007, *T. sandovali* Ardila-R. e *T. uisae* Castellanos-Morales, 2008, na Colômbia e *T. itacarambiensis* Trajano & Pinna 1996, no Brasil. Novas espécies ainda estão por ser descritas e incluídas neste gênero, com registros de pelo menos quatro novas populações na América do Sul (Renno et al., 2007; Castellanos-Morales, 2008; Bichuette & Trajano, 2008).

Também pertencentes à família Trichomycteridae, o gênero *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993, atualmente, tem 20 nomes válidos (Froese & Pauly, 2008) com distribuição por toda a América do Sul Cisandina (Bichuette & Trajano, 2008). Este gênero foi hipotetizado, por Costa & Bockmann (1993) como um grupo irmão de *Trichomycterus*, separando algumas espécies de *Ituglanis* anteriormente incluídas em *Trichomycterus* (Pinna & Wosiacki, 2003). Os peixes deste gênero são encontrados em cursos d'água epígeos e hipógeos, muitos apresentando características troglomórficas. Dentre eles, cinco espécies são restritas a ambientes subterrâneos na região central do Brasil (Goiás),

apresentando de moderado a alto grau de redução de olhos e de pigmentação (Bichuette & Trajano, 2008). Tais espécies são *Ituglanis passensis* (Fernández & Bichuette, 2002); *I. bambui* (Bichuette & Trajano, 2004); *I. epikarsticus* (Bichuette & Trajano, 2004); *I. ramiroi* (Bichuette & Trajano, 2004) e *I. mambai* (Bichuette & Trajano, 2008). Também pertencente a este gênero, *Ituglanis* sp. foi uma das espécies analisados no presente estudo, a qual ocorre em uma drenagem subterrânea com trecho de superfície, a qual forma tributários do Alto São Francisco, no município de Pains, em Minas Gerais.

O ambiente aquático subterrâneo, que apresenta configurações como riachos de nível de base ou tributários vadosos, no qual muitas espécies de bagres estão distribuídas, possui dinâmico fluxo, com a vazão variando de acordo com a intensidade e frequência das chuvas. A sazonalidade regional tem influência direta nos pulsos de inundação nas cavernas, os quais se tornam previsíveis em determinados períodos do ano.

Os peixes cavernícolas que ocorrem em um sistema tipicamente vadoso, durante os pulsos de inundação passam por situações de pronunciada vazão e, de acordo com as características morfológicas do conduto da caverna, tal fluxo pode significar o funcionamento do sistema como um conduto forçado, implicando em mudanças acentuadas de pressão. Nessas condições atípicas, é possível que espécies que possuem melhor capacidade natatória em relação às demais, ou comportamentos que favoreçam sua permanência junto ao substrato, possam ser favorecidas. Nesta perspectiva, alguns aspectos, como a ecologia e o comportamento dos peixes frente à dinâmica do ambiente subterrâneo nos períodos de cheias, ainda não estão totalmente esclarecidos. Dessa forma, o estudo da capacidade natatória de peixes hipógeos pode permitir algumas comparações entre espécies e ambientes, além de favorecer a compreensão das velocidades toleradas e dos mecanismos comportamentais desenvolvidos pelos mesmos, como resposta aos pulsos de inundação.

Dentre as categorias de velocidades disponíveis na literatura para testar a capacidade natatória em peixes, a velocidade crítica tem sido uma das mais utilizadas. Para a sua determinação, o peixe é inserido em um tubo e forçado a nadar contra um fluxo sob diferentes velocidades. Após os sucessivos incrementos de velocidade, o peixe atinge a fadiga, finalizando o teste. Posteriormente, é determinada a velocidade crítica (Plaut, 2001). Esta velocidade apresenta a facilidade de ser obtida em laboratório, onde os testes de resistência permitem medir, mais precisamente, a habilidade do peixe em nadar durante um determinado tempo numa dada velocidade (Kolok, 1992). A interpretação dos resultados de velocidade crítica é limitada porque não considera outras variáveis importantes advindas de variações no comportamento e tem pouco significado biológico (Brauner et al., 1994). Entretanto, este parâmetro constitui poderosa ferramenta para a comparação da capacidade natatória entre as espécies (Hammer, 1995).

Com relação aos aspectos adaptativos, estes podem ser muito variáveis e podem estar sob constante ação da seleção natural, a qual age sobre os caracteres quantitativos de forma a produzir diferentes tipos de respostas evolutivas. Dentre elas podem ser citadas as seleções direcional, disruptiva e estabilizadora. A seleção disruptiva é aquela na qual dois fenótipos extremos diferentes são simultaneamente favorecidos, mas a média tende a ser eliminada. A seleção direcional favorece um valor extremo do fenótipo, causando um deslocamento da média populacional nesta direção com o passar do tempo. Já a seleção estabilizadora atua no favorecimento de valores médios do caráter, reduzindo os extremos (Ridley, 2006).

A variação individual da capacidade natatória (no caso a crítica) pode ser interpretada como uma fonte de variação intraespecífica (Kolok, 1992) e, assim, constituir um meio para a atuação da seleção de fenótipos.

Com a finalidade de compreender como é a capacidade natatória de espécies de um mesmo padrão ecomorfológico e com ocorrência em ambientes diferentes, a comparação das velocidades torna-se um mecanismo efetivo. Para tal, tomou-se como referência uma espécie hipógea, que foi comparada a outras espécies epígeas pertencentes ao mesmo grupo taxonômico (família Trichomycteridae). Tais relações entre estas espécies, de acordo com suas semelhanças ou diferenças, podem auxiliar a compreender a capacidade natatória dos peixes que colonizaram e se estabeleceram no ambiente subterrâneo. Assim, o estudo da capacidade natatória não somente permite compreender aspectos relacionados à fisiologia e ao comportamento das espécies cavernícolas, mas pode auxiliar na compreensão das características hidráulicas dos sistemas subterrâneos nos quais os organismos troglóbios evoluíram, especialmente para os sistemas vadosos onde a variação sazonal implica em pronunciadas alterações de vazão.

4 OBJETIVOS

Este trabalho foi realizado com o objetivo de avaliar a capacidade natatória de diferentes espécies hipógeas e epígeas de bagres (*Trichomycteridae*), determinando as suas velocidades críticas, no intuito de compará-las quanto ao desempenho do nado e relacioná-las às possíveis diferenças impostas pelos habitats. Buscou-se levantar informações que contribuam para a compreensão da biologia das espécies, no sentido de verificar se a capacidade natatória das espécies cavernícolas apresenta diferenças em relação às epígeas, pelo fato de as primeiras estarem sujeitas às fortes situações de aumento do fluxo, nos pulsos de inundações sazonais. Além disso, buscou-se compreender quais as diferenças entre os diferentes parâmetros relativos à capacidade natatória da espécie tróglóbia avaliada, quando comparada com a de espécies epígeas testadas.

5 METODOLOGIA

5.1 Espécies estudadas

Os testes foram realizados com uma espécie troglóbia (estritamente hipógea - *Trichomycterus itacarambiensis*), uma espécie troglófila (com ocorrência tanto no ambiente subterrâneo quanto no meio externo - *Ituglanis* sp.) e uma espécie estritamente epígea (*Trichomycterus brasiliensis*). Estas espécies ocorrem em cursos d'água sob diferentes condições hidráulicas, especialmente em períodos de cheias nos trechos subterrâneos. Assim, para o estudo da capacidade natatória dos peixes, foram escolhidas espécies de diferentes habitats, as quais estão sob diferentes situações de vazão.

Trichomycterus brasiliensis Lütken, 1874 é uma espécie epígea, com ampla distribuição em riachos, em geral caracterizados pela forte correnteza, pequena profundidade e largura. Indivíduos desta espécie associam-se, preferencialmente, a substratos com cascalhos e seixos, muitas vezes limitando sua ocorrência a estes ambientes (Casatti et al., 2001). Ocorre também em rios, geralmente em trechos médios e de cabeceiras, associados a substratos de fundo, em rochas e folhiço, bem como em raízes de vegetação marginal. Adotam hábitos criptobióticos, protegendo-se de predadores. Alimentam-se de insetos aquáticos e outros itens alóctones, recursos abundantes em trechos de corredeiras (Casatti & Castro, 1998).

Ituglanis sp. ocorre em corpos d'água na região de Pains, em Minas Gerais. Aparentemente, constitui uma nova espécie, ainda não descrita (M.E. Bichuette, com. pess.). Entretanto, a distribuição das espécies do gênero é ampla, ocorrendo na América do Sul, com registros em pontos ao norte, como no Amazonas, na Guiana Francesa e na Colômbia e ao sul, na bacia do Paraíba do Sul, além dos registros a oeste, no rio Paraguai (Pinna & Wosiacki, 2003).

No Brasil, estas espécies ocorrem em rios de superfície e em algumas cavernas. Foi registrada a ocorrência de *Ituglanis* sp. nos trechos epígeo e hipógeo de um pequeno curso d'água (denominado localmente de Loca D'água) presente na bacia do rio São Miguel. Tal sistema é atípico, já que a drenagem aparece em uma surgência presente em uma caverna situada a montante da drenagem, percorre um trecho de cerca de 150 metros no meio epígeo e novamente torna-se subterrânea ao penetrar em uma segunda caverna a jusante. O curso d'água torna-se inacessível a cerca de 100 metros da entrada desta segunda caverna.

Desconhecem-se outros segmentos epígeos desta drenagem, mas é importante ressaltar que estudos mais detalhados devem ser feitos, na tentativa de se contextualizar este curso d'água na área. Indivíduos desta espécie podem se deslocar entre os dois ambientes, embora no trecho epígeo do riacho a população tenha se mostrado muito mais numerosa. Para os testes, foram coletados os peixes presentes somente no segmento hipógeo (Gruta Loca D'água, situada a jusante no sistema).

Trichomycterus itacarambiensis Trajano & Pinna (1996) é uma espécie troglóbia e de distribuição restrita à caverna Olhos D'Água, situada na cidade de Itacarambi, no norte de Minas Gerais. Esta caverna é sujeita a uma pronunciada sazonalidade, com grandes pulsos de inundação durante o período das cheias (Trajano, 1997). É uma espécie endêmica e susceptível a flutuações ambientais, em função da especialização à relativa estabilidade característica do meio subterrâneo. A população apresenta variações no grau de pigmentação, constituídas por albinos verdadeiros a pigmentados (Trajano, 1997). Sua densidade populacional é relativamente alta para os padrões de peixes subterrâneos (0,15 a 0,20 indivíduos por m²), porém, com população total muito pequena (1.500 a 2.000 indivíduos, com 20 mm ou mais de comprimento padrão - CP), em virtude da limitada distribuição geográfica (Trajano, 1997). Devido à sua distribuição restrita, condições acentuadas de estresse alimentar sazonal e

alto grau de endemismo, esta espécie foi incluída na lista da fauna brasileira ameaçada de extinção (Trajano, 2008). De acordo com Trajano (1997), *T. itacarambiensis* compreende a única espécie de peixe encontrada nesta caverna.

Dentre os indivíduos de *T. itacarambiensis* avaliados, houve peixes com diferentes graus quanto aos caracteres morfológicos. A amostra era composta por peixes completamente cegos, com olhos vestigiais e com olhos “normais”. A pigmentação também variou de indivíduos despigmentados, com pigmentação intermediária (coloração entre o rosa e cinza claro) a pigmentados (escura).

Para os experimentos realizados com todas as espécies, foram selecionados indivíduos com diferentes classes de tamanhos, de forma a contemplar a maior variação possível. Como a velocidade, geralmente, é relacionada ao comprimento dos espécimes, diferentes tamanhos tendem a expressar melhor a inclinação da reta (FIGURA 1).

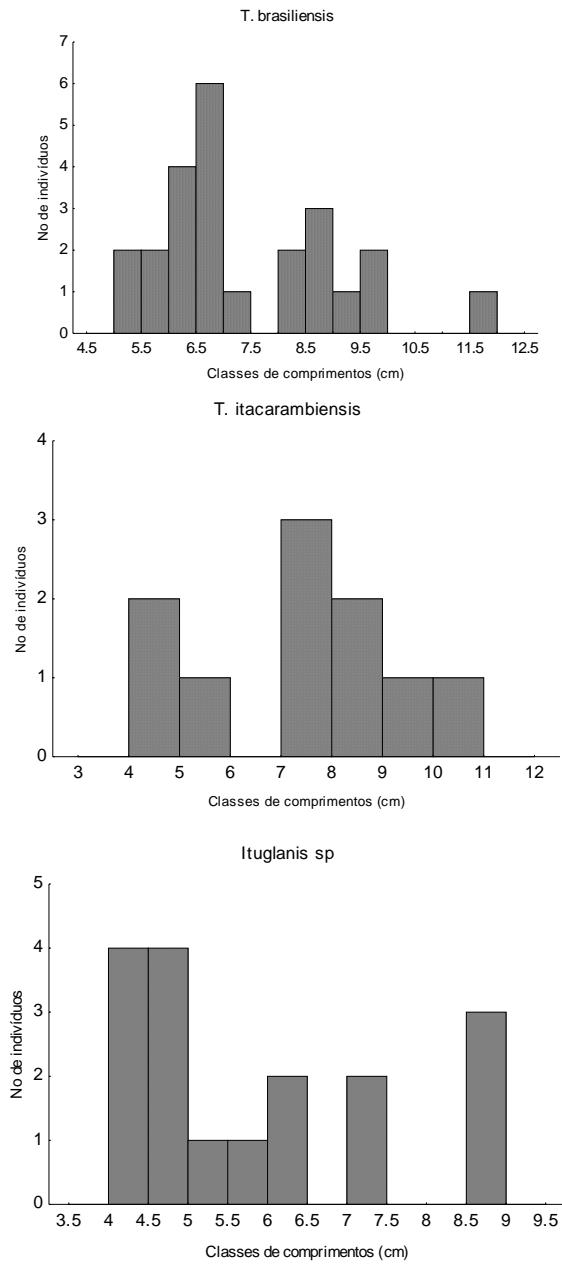


FIGURA 1 Número de indivíduos por classes de comprimentos (cm) das espécies testadas.

5.2 Coleta, transporte e manutenção dos espécimes em laboratório

Foram coletados 24 exemplares de *T. brasiliensis* no ribeirão da Bexiga, afluente do rio Capivari, bacia do rio Grande, município de Carrancas, Minas Gerais. Nas capturas foram utilizadas peneiras de mão, com malhas de 1 mm (ANEXOS, FIGURA 7).

Foram capturados 10 exemplares de *T. itacarambiensis* na caverna Olhos D'água, utilizando peneiras de tamanhos variados. O pequeno número de indivíduos capturados decorre do fato de sua população ser restrita a uma única caverna e, ainda, por que a espécie é considerada em risco de extinção. De forma que esta coleta objetivou o menor impacto possível sobre a população.

A caverna Olhos D'água está situada numa formação cárstica do Vale do Peruaçu, na porção do baixo curso do rio Peruaçu, o qual constitui um tributário da margem esquerda do médio São Francisco. O clima da região é do tipo tropical semiárido, com cerca de 876mm de precipitação média anual e as temperaturas variam de 16°C (mínima) a 34°C (máximas) (Piló, 1997). Esta caverna é a maior de Minas Gerais, com uma projeção horizontal de oito quilômetros. Segundo Piló (1997), ela está localizada no fundo de dolinas, não estando associada ao sistema do rio Peruaçu.

Foram coletados 17 indivíduos de *Ituglanis* sp. na caverna Loca D'Água, município de Pains, Minas Gerais. Estes indivíduos ocorrem em um segmento do rio, entre duas cavernas vadosas, conforme explicado anteriormente. Todos os indivíduos apresentavam pigmentação melânica escura. Nas capturas, foram utilizados covos de PVC, iscados com fígado bovino.

Os peixes foram transportados em caixas plásticas com aeração e transferidos para aquários no laboratório, mantendo a temperatura da água próxima à do local de captura. Os testes foram iniciados cerca de 24 horas depois da chegada dos peixes ao laboratório, de modo que as informações refletissem a condição mais real de cada indivíduo em seu sistema. Caso os

peixes demorassem a ser testados, estes poderiam perder sua capacidade natatória, por estarem em um ambiente no qual as velocidades da água eram diferentes do seu ambiente original.

5.3 Aparato e procedimento experimental

Os testes com as espécies de bagres foram realizados num aparato hidráulico do tipo respirômetro de Brett, no qual os peixes eram forçados a nadar contra o fluxo de água bombeado no interior do aparato. Antes da realização do teste, cada peixe era aclimatado à temperatura da água do aparato para evitar choque térmico. Após esse procedimento, o peixe era inserido no aparato, tendo início os testes. No primeiro intervalo de tempo, a velocidade da água foi de 0,05m/s, tendo um incremento de igual valor sido adicionado à velocidade de cada intervalo seguinte (de 5 minutos). O teste era finalizado quando o peixe atingia a fadiga, sendo arrastado até a tela de confinamento de jusante do tubo de acrílico. Foram monitorados e anotados os comportamentos exibidos por indivíduo.

Durante os testes, foram monitorados os parâmetros temperatura, oxigênio dissolvido e o pH, para o controle das condições da água. Dentre estas variáveis, a temperatura foi correlacionada com as velocidades obtidas, pelo fato de exercer grande influência nas velocidades alcançadas pelos peixes. Durante os testes com *T. brasiliensis*, a temperatura variou de 22°C a 24°C. Para *T. itacarambiensis*, variou entre 17,7°C a 19,4°C e, para *Ituglanis* sp., entre 18,6°C a 20,6°C. Foram considerados válidos os testes dos indivíduos que nadaram pelo menos durante um intervalo de tempo (5 minutos), tendo sido excluídos os testes cujos indivíduos se recusaram a nadar, permanecendo apoiados na tela de jusante.

5.4 Análises

A velocidade crítica alcançada por exemplar testado foi calculada segundo a fórmula:

$$V_{crit} = U_{max} + \frac{t_f}{t_i} \times \Delta U$$

em que: U_{max} é a velocidade máxima, ΔU representa o incremento de velocidade, t_i é o intervalo de tempo e t_f é o tempo que o peixe nadou dentro do último intervalo de tempo.

Posteriormente, o valor de velocidade alcançado foi corrigido em função da área ocupada pelo peixe na seção do aparato. Para cada espécie, foi testada a relação entre a velocidade crítica e as variáveis comprimento total (CT), padrão (CP), fator de condição, peso corporal e temperatura, por meio de regressão múltipla.

A comparação entre a capacidade natatória das espécies foi realizada por meio de ANOVA, a partir dos dados de velocidade relativa de cada indivíduo testado. Esta foi obtida dividindo-se a velocidade crítica pelo comprimento padrão (adimensionalização pelo tamanho), obtendo-se um valor em comprimentos por segundo. Esse procedimento permite comparar velocidades mesmo quando os lotes comparados apresentam tamanho dos indivíduos diferentes, tendo como premissa a influência do tamanho corporal sobre a capacidade natatória.

Todas as análises foram realizadas utilizando-se o software Statistica 7.0.

6 RESULTADOS

6.1 Comportamentos observados

Durante os testes, verificou-se que indivíduos de *Trichomycterus brasiliensis* e *Ituglanis* sp. permaneceram parados nos primeiros intervalos. No início dos testes, com as vazões mais baixas, os peixes permaneceram ativos, nadando normalmente, às vezes ficando parados, resistindo ao fluxo apenas com a adesão ao tubo, feita pela expansão das nadadeiras peitorais. Nas velocidades mais altas dos testes, quando não nadavam, os peixes se fixavam à tela de aço do aparato, provavelmente utilizando a boca, os barbilhões ou, ainda, os odontoides como uma estratégia de suportar as elevadas vazões, sem serem arrastados pelo fluxo. Após terem se fixado, os peixes resistiam facilmente às maiores vazões, permanecendo assim por vários incrementos. Um desses peixes ficou fixo à tela por cinco incrementos (correspondente a 25 minutos), enquanto outros dois permaneceram imóveis durante três incrementos.

Este comportamento justifica as altas velocidades críticas alcançadas por *T. brasiliensis* (0,53; 0,45 e 0,45 m/s) (FIGURA 4). Essas velocidades representam o dobro do valor médio obtido pelos outros peixes da espécie que nadaram sem se fixarem à tela por longos períodos. Estas altas velocidades foram apresentadas por apenas três peixes, num total de 24 e não pode ser tomada como um padrão para a espécie, ao passo que os testes com os outros indivíduos demonstraram que as velocidades críticas obtidas foram inferiores, variando de 0,13 a 0,30 m/s. As velocidades máximas, obtidas em comprimentos por segundos, para esses três peixes de *T. brasiliensis*, correspondem a 9,94; 7,85 e 6,74 comp/s. Exemplos de *Ituglanis* sp. que também permaneceram fixos alcançaram a maior velocidade crítica de 0,56 m/s, correspondendo à maior velocidade alcançada neste estudo. Outro aspecto comportamental foi

verificado quando os peixes estavam nadando e, devido ao fluxo, eram arrastados para a jusante do tubo, contra a tela confinadora e, ao se aproximarem desta, exibiam rápidos e fortes impulsos pra frente.

Embora o hábito de se fixar ao aparato tenha sido desenvolvido por *T. brasiliensis* e *Ituglanis* sp., este não foi observado em nenhum indivíduo de *T. itacarambiensis*.

6.2 Velocidades críticas obtidas

Para *Trichomycterus brasiliensis* e *Ituglanis* sp. não foram obtidas relações significativas entre velocidade crítica e as variáveis independentes testadas. Apenas para *T. itacarambiensis* a velocidade foi significativamente relacionada aos comprimentos total e padrão (CT e CP), a última, com maior poder explicativo (FIGURAS 2 e 3).

As maiores amplitudes de valores de velocidade crítica foram observadas para *Ituglanis* sp. e *T. brasiliensis*, enquanto que, para *T. itacarambiensis*, os indivíduos testados apresentaram menores variações intraespecíficas de capacidade natatória, sendo as velocidades próximas ao valor médio. Para *Ituglanis* sp. e *T. brasiliensis*, os maiores valores de velocidade crítica foram alcançados por três indivíduos de cada espécie, que ficaram aderidos junto ao aparato durante os testes, provocando uma descontinuidade dos valores de velocidade alcançados (FIGURA 4). Excluindo-se estes peixes, as relações também não foram significativas.

Quando comparada a velocidade, em comprimentos por segundo, entre as espécies, foram verificadas diferenças significativas entre *T. brasiliensis* e *Ituglanis* sp., tendo *T. brasiliensis* apresentado os maiores valores, seguido por *T. itacarambiensis* (TABELA 1) (FIGURA 5).

Não foi observada relação significativa da temperatura com a velocidade crítica em nenhuma espécie.

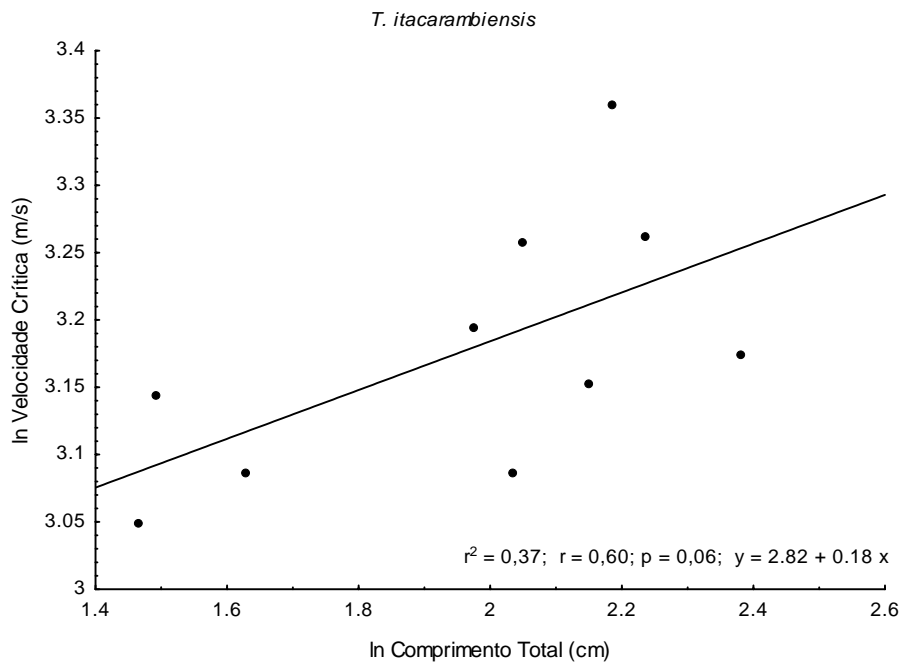


FIGURA 2 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento total (CT) (cm), para *T. itacarambiensis*

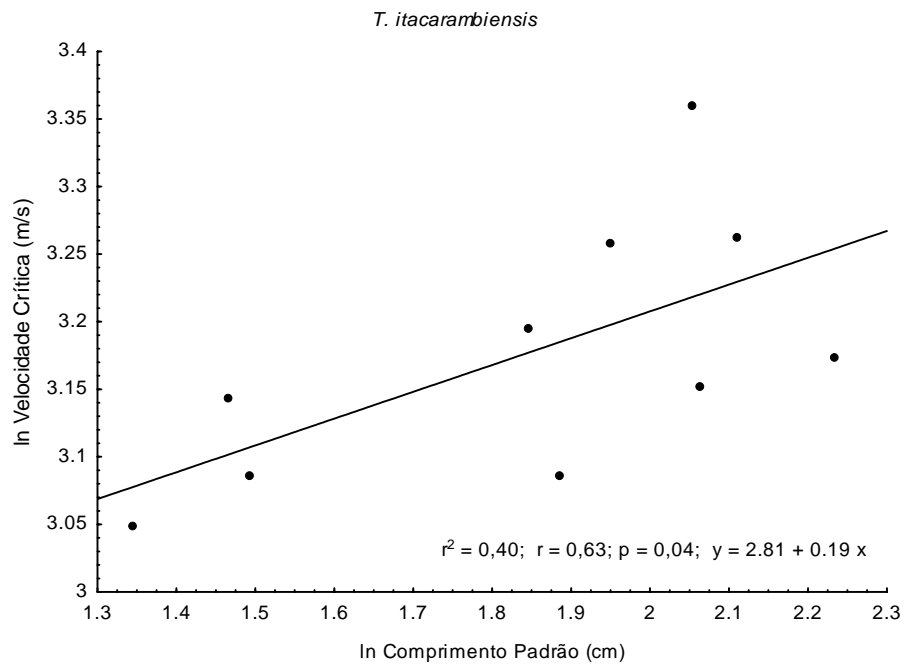


FIGURA 3 Relação entre a velocidade crítica (ln) (m/s) e o comprimento padrão (CP) (cm), para *T. itacarambiensis*.

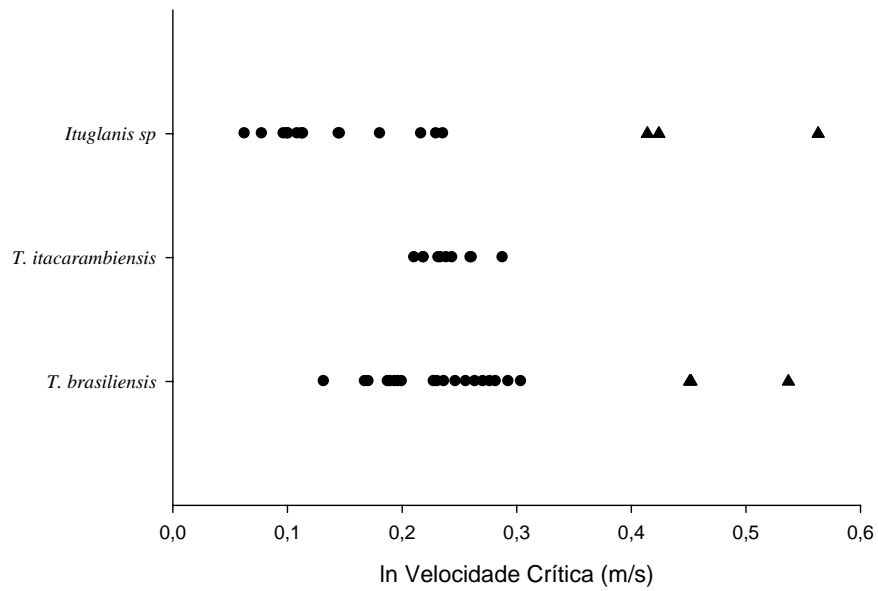


FIGURA 4 Comparação da distribuição dos valores de velocidade crítica (ln) (m/s), obtidos pelos indivíduos de cada uma das espécies testadas. Triângulos (▲) representam valores discrepantes das demais velocidades.

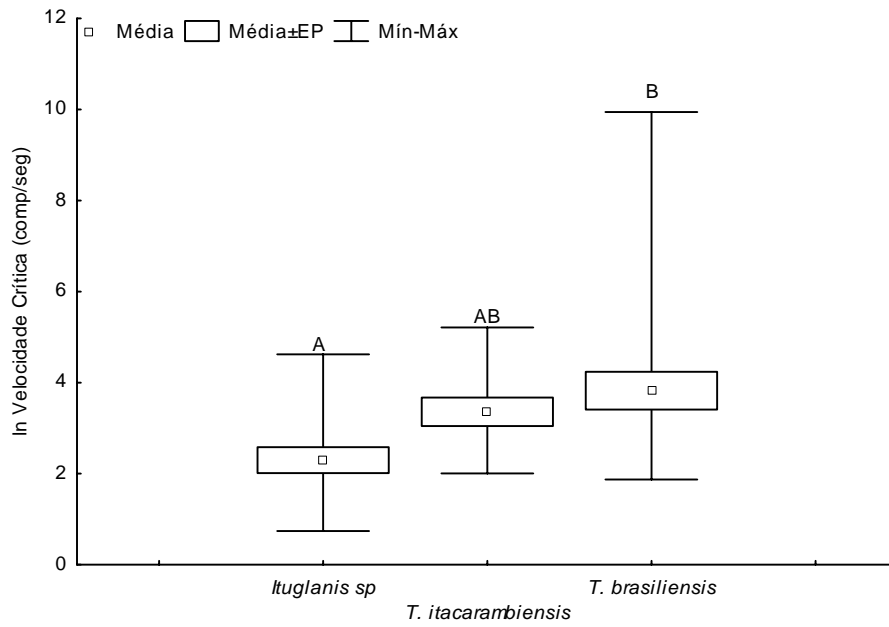


FIGURA 5 Velocidade crítica, em comprimentos por segundos (comp/s), para as espécies de bagres testadas.

TABELA 1 Espécies e suas indicações de hábitat, ambiente e médias do comprimento total e média e desvio padrão da velocidade crítica, em comprimentos por segundos.

Espécie	Distribuição em bacias	Ambiente	CT média (cm)	Velocidade crítica (comp/s)	
				Média	Desvio padrão
<i>T. brasiliensis</i>	Paraná, São Francisco, Leste e outras	Epígeo	7,42	3,74	1,98
<i>T. itacarambiensis</i>	São Francisco	Hipógeo	7,41	3,49	0,98
<i>Ituglanis</i> sp.	São Francisco	Epígeo/hipógeo	5,91	2,29	1,17

7 DISCUSSÃO

Os estudos da capacidade natatória em espécies de peixes tropicais são poucos e, no Brasil, estas pesquisas têm sido desenvolvidas há poucos anos. Estes estudos foram desenvolvidos principalmente para a aplicação em mecanismos de transposição de peixes instalados em reservatórios (Santos et al., 2007, 2008). As informações obtidas são de grande utilidade na construção de canais onde a velocidade da água seja compatível com a natação dos peixes. Apesar de estas pesquisas estenderem-se a muitas espécies, a capacidade natatória de espécies subterrâneas nunca havia sido testada. Do ponto de vista ecológico, essa metodologia pode trazer muitas contribuições acerca da capacidade natatória de espécies subterrâneas, assim como do hábitat onde elas ocorrem. Dessa forma, este trabalho contribui com informações inéditas de peixes cavernícolas e de superfície.

7.1 Comportamentos observados

Foram observados certos comportamentos exibidos pelos peixes na tentativa de evitar o contato com a tela confinadora de jusante. Este comportamento consistiu em nados curtos e rápidos, com forte propulsão para a frente, semelhante ao observado na velocidade de explosão, comumente avaliada em condições de laboratório (Beamish, 1978). Nessa velocidade, os peixes são capazes de mantê-la somente durante pouco tempo (menos que 20 segundos). Esta alta velocidade é essencial para a sobrevivência de muitas espécies e também utilizada como um facilitador na captura de presas, na fuga de predadores ou na negociação em locais de rápidos fluxos encontrados nos rios (Beamish, 1978). Este comportamento ocorreu, geralmente, da metade para o final do tempo dos testes.

Embora a amostra tenha contemplado indivíduos de tamanhos variados, para *Trichomycterus brasiliensis* e *Ituglanis* sp. o tamanho corporal não teve correlação com a velocidade crítica, devido a um aspecto comportamental exibido por estas espécies: o de se fixar ao substrato para impor resistência à água. Dessa forma, tanto indivíduos pequenos como os grandes se fixaram junto à tela do aparato, impossibilitando verificar a relação da velocidade com o comprimento.

Os peixes conseguiram manter-se nesses períodos de maior vazão por utilizarem os barbilhões e os espinhos presentes no opérculo (odontóides) para se fixarem e resistir a fortes velocidades da água. Verificou-se que os odontóides de espécies de *Trichomycterus* apresentam uma característica adaptativa para a utilização de nichos em riachos de fluxo rápido, facilitando a permanência desses peixes em cascalhos e seixos no fundo (Braga, 2004).

7.2 Velocidades obtidas

Nos indivíduos de *T. itacarambiensis*, a relação significativa entre a velocidade crítica e o tamanho, tanto para o comprimento total (CT) como padrão (CP), ocorreu devido ao fato de os indivíduos permanecerem nadando durante os testes, diferentemente das outras espécies de bagres que se fixaram. Provavelmente, a espécie não adere, como outros peixes e, como não se fixaram, devem se enterrar no substrato do leito dos rios subterrâneos para evitar que sejam carreados. Esse comportamento foi observado por Trajano (com. pess.), sendo comum para a espécie durante períodos de chuva. A relação com o comprimento indica também que há diferenças na capacidade natatória entre os maiores e os menores indivíduos. Isso sugere que, durante os períodos de cheia sazonal nas cavernas, época em que as vazões são elevadas, os peixes de maior comprimento, mesmo aqueles que não se enterram, podem eventualmente conseguir suportar melhor as condições de vazão da água do que indivíduos menores. Os peixes, principalmente os menores e com capacidade natatória

inferior, devem adotar esta estratégia comportamental para situações de fluxo mais forte, como nos pulsos de inundação.

A relação entre a velocidade crítica e o comprimento total também é verificada pelo valor do beta da equação, tendo *T. itacarambiensis* sido a única espécie que apresentou esta relação. Comparando-se com o valor de beta encontrado por Santos et al. (2007) para o mandi, *T. itacarambiensis* atingiu valores inferiores. Dessa forma, o valor de beta do mandi representa um maior incremento de velocidade para um mesmo incremento de comprimento, quando comparado ao *T. itacarambiensis*. Assim, observou-se que o mandi apresentou maior velocidade, em comprimentos por segundos, do que *T. itacarambiensis*.

As altas velocidades suportadas pelos peixes que ficaram aderidos têm importância ecológica, fornecendo uma idéia das velocidades da água que os peixes podem tolerar em condições naturais. Este aspecto é fundamental para a sobrevivência dos organismos em situações de grandes cheias, para a utilização e a sua permanência em determinados habitats. A capacidade de resistir aos fluxos pela adesão, provavelmente, constituiu um importante mecanismo para a colonização e a manutenção dos peixes no meio subterrâneo. Este aspecto tem especial relação com os bagres da família Trichomycteridae que habitam sistemas vadosos, nos quais é verificada a ocorrência da maioria das espécies troglóbias desta família (Mattox et al., 2008).

A não significância entre a velocidade crítica e demais variáveis, principalmente o comprimento, também ocorreu em função do comportamento exibido por *Ituglanis* sp. e *T. brasiliensis*, o qual impediu a determinação das reais velocidades de capacidade natatória. Estas velocidades obtidas não representam a real capacidade natatória dos indivíduos. No entanto, elas fornecem indícios dos limites tolerados pelos peixes quando os mesmos estão sujeitos a fortes fluxos. Dessa forma, a capacidade natatória dessas espécies neste trabalho não correspondeu ao exato significado do termo, pois os peixes

não nadaram efetivamente (nado livre, sem se fixar no substrato). Se os peixes não exibissem esse comportamento, eles certamente não suportariam as altas velocidades que alguns indivíduos alcançaram quando estavam aderidos. Assim, as altas velocidades obtidas ficam superestimadas pela estratégia comportamental utilizada pelos peixes.

Com exceção dos três indivíduos de *Ituglanis* sp. que se fixaram por vários incrementos, a espécie apresentou baixa velocidade média, tanto em termos absolutos como em comprimentos por segundos. As suas baixas velocidades podem estar relacionadas a um aspecto inerente à espécie, em comparação com os demais bagres. Outro fator adicional é o menor comprimento médio dos indivíduos que, pelas baixas velocidades obtidas, faz com que sua relação seja também menor entre os demais peixes analisados.

Neste estudo, a capacidade natatória de *Ituglanis* sp., em termos absolutos, foi mais parecida com a de *T. brasiliensis*, devido aos mesmos comportamentos exibidos e às grandes amplitudes de variações nas velocidades obtidas. Nesse sentido, espécies troglófilas, como *Ituglanis* sp., tendem a apresentar uma capacidade natatória mais parecida com espécies epígeas.

Comparando-se as duas espécies de *Trichomycterus*, verificou-se que, para as velocidades em comprimentos por segundos, as espécies tiveram um valor médio muito próximo, entretanto, suas velocidades apresentaram diferenças significativas. Verificou-se que *T. itacarambiensis* manteve um padrão de velocidades em torno de um valor médio, o que significa que os peixes não suportaram altas velocidades, mesmo os indivíduos de maior porte, como é verificado na correlação com o tamanho.

Analisando-se as duas espécies de *Trichomycterus* quanto às velocidades obtidas, percebe-se que *T. brasiliensis* (epígeo) apresenta grande amplitude de variações na velocidade, possivelmente decorrente da maior diversidade de habitats, o que reflete nas diferentes capacidades natatórias

observadas. Para *T. itacarambiensis*, cujas velocidades tiveram pequena variação, uma grande amplitude da capacidade natatória pode ser desfavorável, uma vez que os indivíduos (independentemente do tamanho) devem nadar o mínimo necessário (ou usar de uma estratégia comportamental) para resistir aos fortes fluxos e não serem arrastados. Num outro extremo, os indivíduos que toleram altas velocidades têm, por sua vez, maior gasto de energia e a permanência por um tempo maior nesta condição pode ser dispendiosa, especialmente se forem consideradas as limitações de alimentos nesse meio.

Culver (1982) argumenta que, nas cavernas, geralmente, os recursos alimentares são escassos e uma redução nas taxas metabólicas poderia disponibilizar maior energia para outras funções, como a reprodução. Dessa forma, os extremos de velocidades foram reduzidos em *T. itacarambiensis*, como observado nos valores da capacidade natatória concentrados em torno da média. Isso pode ser um indício de uma provável ação de uma seleção estabilizadora, na qual os valores médios da população têm maiores aptidões que os tipos extremos de um ponto ideal, os quais são selecionados negativamente (Ridley, 2006). Tal fato reflete um possível favorecimento dos valores médios da natação, reduzindo os extremos que poderiam ser desvantajosos e dispendiosos energeticamente.

8 CONCLUSÕES

De acordo com os estudos realizados, constatou-se que o troglóbio *T. itacarambiensis* apresenta semelhanças, na velocidade em comprimentos por segundos, com *Ituglanis* sp., pela pequena variação das velocidades e com *T. brasiliensis*, pelo valor médio das velocidades. Assim, a capacidade natatória de *T. itacarambiensis* ficou numa posição intermediária entre as demais espécies estudadas.

A velocidade crítica obtida por *Ituglanis* sp. apresentou as maiores variações, apesar de ter o menor valor médio. Semelhante condição foi verificada para a velocidade em comprimentos por segundos. O fato de a espécie transitar livremente pelos meios epígeo e hipógeo, provavelmente, está influenciando a grande variação nas velocidades obtidas, utilizando habitats com diferentes condições hidráulicas.

Trichomycterus brasiliensis, por sua vez, apresentou velocidades com grande amplitude de variações, o que pode ser reflexo das diferentes condições de habitats epígeos onde ocorre, uma vez que estes podem estar sujeitos a variações no fluxo hídrico sazonal. Quanto ao *T. itacarambiensis*, suas velocidades em relação a *T. brasiliensis* foram fortemente concentradas em torno de um valor médio, cujo valor foi semelhante ao de *T. brasiliensis*. O isolamento populacional observado para a espécie pode indicar uma diminuição das velocidades em *T. itacarambiensis* para se ajustarem às condições de vazões subterrâneas, ao mesmo tempo em que velocidades muito acima ou abaixo da média podem determinar prejuízo para a espécie, cujo ambiente exerce forte limitação de recursos, como o alimento, por exemplo.

9 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARRATIA, G. Preferencias de habitat de peces Siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae). **Studies on Neotropical Fauna and Environmental**, Lisse, v.18, n.4, p.217-237, Oct. 1983.
- ARRATIA, G. The South American Trichomycterinae (Teleostei: Siluriformes), a problematic group. In: PETERS, G.; HUTTERER, R. (Ed.). **Vertebrates in the Tropics**. Bonn: Museum Alexander Koenig, 1990. p.395-403.
- BEAMISH, F.W.H. Swimming capacity. In: HOAR, W.S.; RANDALL, D. J. (Ed.). **Fish Physiology**. New York: Academic, 1978. p.101-187.
- BICHUETTE, M.E.; TRAJANO, E. *Ituglanis mambai*, a new subterranean catfish from a karst area of Central Brazil, rio Tocantins basin (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, Porto Alegre, v.6, n.1, p.9-15, jan./mar. 2008.
- BRAGA, F.M.S. Habitat, distribuição e aspectos adaptativos de peixes da microbacia do Ribeirão Grande, Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v.26, n.1, p. 31-36, jan./mar. 2004.
- BRAUNER, C.J.; IWAMA, G.K.; RANDALL, D.J. The effect of short-duration seawater exposure on the swimming performance of wild and hatchery-reared juvenile coho salmon *Oncorhynchus kisutch* during smoltification. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, v.51, p.2188-2194, Jan./Dec. 1994.
- BRITSKI, H.A.; SILIMON, K.Z.S.; LOPES, B.S. **Peixes do Pantanal: manual de identificação**. Brasília: Embrapa, 1999. 184p.
- CASATTI, L.; CASTRO, R.M.C. A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, Munchen, v.9, n.3, p. 229-242, Nov. 1998.
- CASATTI, L.; LANGEANI, F.; CASTRO, R.M.C. Peixes de riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do Alto Rio Paraná, SP. **Biota Neotropica**, Campinas, v.1, n.1, p.1-15, jul./set. 2001.

- CASTELLANOS-MORALES C. A. *Trichomycterus uisae*: a new species of hypogean catfish (Siluriformes: Trichomycteridae) from the northeastern Andean Cordillera of Colombia. **Neotropical Ichthyology**, Porto Alegre, v.6, n.3, p.307-314, jan./mar. 2008.
- COSTA, W.J.E.M.; BOCKMANN, F.A. Un nouveau genre neotropical de la famille des Trichomycteridae (Siluriformes: Loricariodei). **Revue Française de Aquariologie**, Nancy, v.20, n.2, p.43-46, 1993.
- FERNÁNDEZ, L.; M.E. BICHUETTE. A new cave dwelling species of *Ituglanis* from the São Domingos karst, central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, Munchen, v.13, n. 2, p. 273-278, June 2002.
- FROESE, R.; PAULY, D. (Ed.). **FishBase**. 2007. Disponível em: <<http://www.fishbase.org/search.php>>. Acesso em: 1 maio 2008.
- HAMMER, C. Fatigue and exercise tests with fish. **Comparative Biochemistry and Physiology**: parte A, Nova York, v.112, n.1, p.1-20, Jan. 1995.
- KOLOK, A.S. The swimming performance of individual largemouth bass (*Micropterus salmoides*) are repeatable. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v.170, n.1, p.265-270, Jan. 1992.
- LOWE-McCONNELL, R.H. **Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1999. 534p.
- MATTOX, G.M.T.; BICHUETTE, M.E.; SECUTTI, S.; TRAJANO, E. Surface and subterranean ichthyofauna in the Serra do Ramalho karst area, northeastern Brazil, with updated lists of Brazilian troglobitic and troglophilic fishes. **Biota Neotropica**, Campinas, v.8, n.4, p.145-152, out./dez. 2008.
- ORTEGA, H. Biogeografía de los peces de aguas continentales del Perú, con especial referencia a especies registradas a altitudes superiores a los 1000m. In: YOUNG, K.R.; VALENCIA, N. (Ed.). **Biogeographia, ecología y conservación del bosque montano en el Perú**. Lima, Peru: Universidad Nacional Mayor de San Marcos, 1992. p.39-45. (Memorias del Museo Historia Natural, 21).
- PILÓ, L.B. Caracterização regional do carste do vale do rio Peruaçu. **O Carste**, Belo Horizonte, v.9, n.2, p.22-29, abr. 1997.

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

PINNA, M.C.C. de; WOSIACKI W. B. Family Trichomycteridae. In: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRRARIS JÚNIOR, C.J. (Org.). **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003. p.270-290.

PLAUT, I. Critical swimming speed: its ecological relevance. **Comparative Biochemistry and Physiology**: part A, Nova York, v.131, n.1, p.41-50, Dec. 2001.

QUIRÓS, R. **Structures assisting the migrations of non-salmonid fish**: Latin America. Rome: FAO, 1989. 41p.

RENNO, J.F.; GAZEL, C.; MIRANDA, G.; POUILY, L.M.; BERREBI, P. Delimiting species by reproductive isolation: the genetic structure of epigeal and hypogean *Trichomycterus* spp. (Teleostei, Siluriformes) in the restricted area of Torotoro (Upper Amazon, Bolivia). **Genetica**, Dordrecht, v.131, n.3, p.325-336, Nov. 2007.

RIDLEY, M. **Evolução**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2006. 752p.

SANTOS, H.A.; POMPEU, P.S.; MARTINEZ, C.B. Swimming performance of the migratory Neotropical fish *Leporinus reinhardti* (Characiformes: Anostomidae). **Neotropical Ichthyology**, Porto Alegre, v.5, n.2, p.139-146, Mar./abr. 2007.

SANTOS, H.A.; POMPEU, P.S.; VICENTINI, G.S.; MARTINEZ, C.B. Swimming performance of the freshwater neotropical fish: *Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v.68, n.2, p.433-439, maio 2008.

TRAJANO, E. Population ecology of *Trichomycterus itacarambiensis*, a cave catfish from eastern Brazil (Siluriformes, Trichomycteridae). **Environmental Biology of Fishes**, Dordrecht, v.50, n.4, p. 357-369, Dec. 1997.

TRAJANO, E. Peixes. *Trichomycterus itacarambiensis* Trajano & de Pinna, 1996. p.252-253. In: MACHADO, A.B.M.; DRUMMOND, G.M.; PAGLIA, A.P. (Ed.). **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção**. Brasília: MMA; Belo Horizonte : Fundação Biodiversitas, 2008. 2v. p.1420.

WOSIACKI, W.B.; PINNA, M.C.C. de. A new species of the neotropical catfish genus *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae) representing a new body shape for the family. **Copeia**, Lawrence, v.2, p. 273–278, June 2008a.

WOSIACKI, W.B.; PINNA, M.C.C. de. *Trichomycterus igobi*, a new catfish species from the rio Iguaçu drainage: the largest head in Trichomycteridae (Siluriformes: Trichomycteridae). **Neotropical Ichthyology**, Porto Alegre, v.6, n.1, p.17-23, jan./mar. 2008b.

ANEXOS

Figuras das espécies de peixes testadas e do local de captura de *Stygichthys typhlops*:



FIGURA 1 Exemplar de *Piabina argentea*. Foto: P.S.Pompeu



FIGURA 2 Exemplar de *Bryconamericus stramineus*. Foto: P.S.Pompeu



FIGURA 3 Exemplar de *Hemigrammus marginatus*. Foto: P.S.Pompeu



FIGURA 4 Exemplar de *Pselogrammus kennedyi*. Foto: P.S.Pompeu



FIGURA 5 Exemplos de *Stygichthys typhlops*. Foto: R.L.Ferreira



FIGURA 6 Exemplar de *Trichomycterus brasiliensis*. Foto P.S. Pompeu



FIGURA 7 Exemplos de *Trichomycterus itacarambiensis*. Foto: R.L.Ferreira

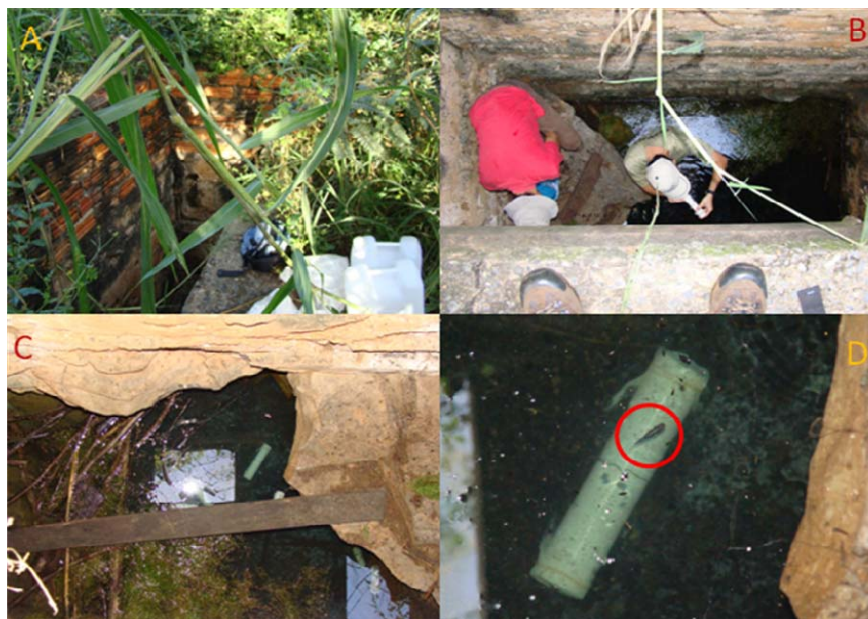


FIGURA 8 Imagem do afloramento do lençol freático no qual foram coletados os *Stygichthys typhlops*. A cacimba foi utilizada para a captação de água e atualmente está desativada. Vista externa da cacimba com proteção em alvenaria contra a erosão (A); profundidade da cisterna, até o nível da água e colocação dos instrumentos de captura (B); vista interna do afloramento com armadilha (covo) instalada (C) e, no detalhe, um indivíduo nadando acima do covo (D).