

FISIOLOGIA DOS BAGRES CAVERNÍCOLAS DO BRASIL: REVISÃO DE LITERATURA

Data de aceite: 03/07/2023

Brenda do Nascimento Lima

Universidade Federal do Maranhão
Centro de Ciências de Chapadinha
Chapadinha-Maranhão
<https://lattes.cnpq.br/8381310392903338>

Alécio Matos Pereira

Universidade Federal do Maranhão
Centro de Ciências de Chapadinha
Chapadinha – Maranhão
<http://lattes.cnpq.br/2057530058619654>

Aurora Monteiro Azevedo Pereira Neta

Universidade Federal do Maranhão
Centro de Ciências de Chapadinha
Chapadinha – Maranhão
<http://lattes.cnpq.br/5621299083531682>

Gilcyvan Costa de Sousa

Universidade Federal do Maranhão
Centro de Ciências de Chapadinha
Chapadinha-Maranhão
<http://lattes.cnpq.br/7127906391948790>

Izumy Pinheiro Doihara

Universidade Federal do Maranhão
Centro de Ciências de Chapadinha
Chapadinha-Maranhão
<http://lattes.cnpq.br/1097520704397136>

João Evangelista de Oliveira Filho

<http://lattes.cnpq.br/9372668880872857>

RESUMO: A vasta ictiofauna troglóbia brasileira pertence à ordem Siluriformes (bagres), principalmente das famílias Trichomycteridae e Heptapteridae. Os peixes que vivem em cavernas apresentam um conjunto de especializações morfológicas chamadas de troglomorfo, resultado das pressões ambientais em que vivem. Devido a inexistência de luz do ambiente, acontece a regressão de olhos e da pigmentação, sendo assim, o que fez com que os sentidos não visuais fossem mais desenvolvidos, utilizando a quimiorrecepção para orientação. Além disso, a escassez de alimentos resultou em organismos com crescimento lento e baixa fecundidade. Nesse contexto, o presente estudo teve por finalidade realizar uma revisão bibliográfica sobre as principais características fisiológicas e comportamentais dos Bagres Cavernícolas brasileiros.

PALAVRAS-CHAVE: bagres; ictiofauna; troglóbio

PHYSIOLOGY OF BRAZILIAN CAVE CATFISH: LITERATURE REVIEW

ABSTRACT: The vast Brazilian troglitic ichthyofauna belongs to the order Siluriformes (catfishes), mainly of the

families Trichomycteridae and Heptapteridae. The fish that live in caves present a set of morphological specializations called troglomorphism, a result of the environmental pressures in which they live. Due to the absence of light from the environment, eyes and pigmentation regression occurs, thus making non-visual senses more developed, using chemoreception for orientation. In addition, food scarcity resulted in organisms with slow growth and low fecundity. In this context, the present study aimed to conduct a literature review on the main physiological and behavioral characteristics of Brazilian.

KEYWORDS: ichthyofauna; catfish; troglotic

1 | INTRODUÇÃO:

A ictiofauna subterrânea brasileira se destaca por sua grande diversidade taxonômica, sendo sua grande maioria pertencente a ordem Siluriformes, um grupo de peixes chamados popularmente de Bagres e Cascudos. Esta tal riqueza de espécies está distribuída, principalmente, entre as famílias Trichomycteridae e Heptapteridae (TRAJANO & BICHUETTE, 2010).

Entre o final do século XIX e início do século XX, o primeiro troglóbio sul americano, o bagre cego de Iporanga, foi encontrado no Brasil pelo topógrafo Alemão Krone, no qual já havia sido descrito em 1907 pelo ictiólogo Miranda Ribeiro. Já o troglóbio *Pimelodella Kronei*, foi o primeiro peixe descoberto no Brasil e é, até hoje, um dos mais estudados (RIBEIRO, 1907).

Normalmente espécies troglóbias podem apresentar um conjunto de modificações morfológicas, fisiológicas, ecológicas e comportamentais, as quais podem ser utilizadas para reconhecer seu status de troglóbios, são os chamados “troglomorfismos” (TRAJANO & BICHUETTE, 2006; CHRISTIANSEN, 2012). Essas modificações acontecem, principalmente em virtude do ambiente subterrâneo apresentar algumas particularidades, tais como: ausência permanente de luz nas zonas profundas, tendência à estabilidade térmica e também elevada umidade relativa do ar. Estas últimas relacionadas ao efeito tampão da rocha circundante (CULVER & PIPAN, 2009).

Além disso, o ambiente em que os organismos se encontram apresenta características específicas que resultam em um regime seletivo distinto. Essas características exercem influência sobre os organismos e levam ao surgimento de adaptações, tais como variações na pigmentação corporal, que podem variar de tons cinza-escuros a completa ausência de pigmentação. Outras adaptações incluem variações relacionadas aos olhos, que podem ser muito reduzidos ou até mesmo invisíveis externamente. Essas adaptações são uma resposta direta às demandas do meio em que os organismos se encontram (Poulson & Lavoie, 2000; Moore & Sullivan, 1997).

É evidente que as características dos meios subterrâneos resultam em dificuldades significativas aos organismos. Além do mais, para que um organismo consiga se estabelecer e se reproduzir por muitas gerações são necessárias pré-adaptações, dentre

elas: comportamento noturno, dieta generalista e orientação não visual. São exemplos de animais pré-adaptados os bagres, peixes carnívoros generalistas, majoritariamente noturnos, que utilizam quimiorrecepção para orientação (TRAJANO & BICHUETTE, 2006). Portanto, o meio subterrâneo funciona como um filtro das comunidades epígeas, sendo colonizado apenas por uma baixa parcela de organismos.

2 I ESTRATÉGIAS ALIMENTARES E COMPORTAMENTAIS

As discrepâncias fisiológicas e comportamentais entre os bagres epígeos e os troglóbios são altamente significativas. Enquanto os bagres epígeos passam grande parte do tempo escondidos e nadando, principalmente no leito dos rios, os troglóbios podem ser observados nadando no fundo, na coluna d'água ou na superfície. Essa marcante diferença entre as criaturas subterrâneas decorre do fato de que, no ambiente das cavernas, a ausência de luz impede a existência de animais orientados pela visão e de organismos fotoautotróficos, ou seja, aqueles que dependem da luz solar para obter nutrientes (por exemplo, algas, plantas e cianobactérias). Isso resulta em um ambiente com escassez de recursos alimentares (Poulson & Lavoie, 2000)

Em relação as estratégias alimentares, as populações troglóbias geralmente são representadas pela presença de espécies carnívoras generalistas (TRAJANO, 1997; BICHUETTE, 2003), pois estes peixes naturalmente tendem a explorar uma diversidade maior de recursos, como crustáceos, insetos aquáticos, moluscos, vermes, ácaros aquáticos, entre outros invertebrados terrestres (TRAJANO & BICHUETTE, 2010); comportamento alimentar que já foi registrado para a espécie de bagre cego *Rhamdiopsis krugi*, que comumente forrageiam o guano submerso de morcegos hematófagos (MENDES, 1995; BICHUETTE, 2021).

Outro fato interessante é que estes peixes são muito mais eficientes que os epígeos na captura de presas vivas em baixa densidade, situação usual nas cavernas que habitam. Já quando a densidade de presas é alta, acabam perdendo a competição para os epígeos (TRAJANO & BICHUETTE, 2006).

Devido às características restritivas e peculiares dos habitats subterrâneos, aspectos ecológicos das comunidades cavernícolas diferem consideravelmente com relação às superficiais. Por exemplo, como não existe luz, não é possível a realização da fotossíntese. Sendo assim, não conseguem se estabelecer no meio subterrâneo organismos que dependem da energia solar para sobreviver, como organismos clorofilados, algas e plantas verdes.

Nesse caso, as teias alimentares se estabelecem com dois níveis tróficos sobrepostos, formados por detritívoros e predadores, e base formada por decompositores, devido à ausência de produtores primários (TRAJANO; COBOLLI, 2012).

3 | REGRESSÃO DOS OLHOS E DA PIGMENTAÇÃO

A característica mais marcante dos Peixes troglóbios é a redução ou ausência total de olhos e de pigmentação cutânea, o que naturalmente implica na redução ou ausência de características não funcionais biológicas, que tem sido frequentemente atribuída à perda de função ou, em outras palavras, ao relaxamento de pressões seletivas (WILKENS, 1992; TRAJANO e BICHUETTE, 2006). Os peixes brasileiros são altamente divergentes em relação ao grau de pigmentação e redução de olhos

Entre os bagres da família Heptapteridae (bagres comuns e mandis), existem populações homogêneas de indivíduos despigmentados e sem olhos externos aparentes registrados em áreas da Bahia, como a espécie *Tauanya* sp. (TRAJANO e BICHUETTE, 2006; BOCKMANN & CASTRO, 2010) Essas variações também podem acontecer dentro da mesma população, como é o caso do bagre das cerras do Ramalho, *Rhamdia Enfurnata*, que apresenta alta variabilidade populacional no que diz respeito aos olhos e pigmentação (TRAJANO & BICHUETTE, 2006).

Essa regressão também atua em relação aos padrões comportamentais (LANGECKER, 1989). Dentre os comportamentos que podem sofrer regressão em animais troglóbios, devido ao relaxamento da pressão de seleção relacionada aos fotoperíodos estão a fotofobia (reação negativa à luz), os ritmos circadianos, principalmente os locomotores, o hábito de formar cardumes em peixes e outros componentes comportamentais dependentes de contato visual, interações de agressão e submissão (TRAJANO & BICHUETTE, 2006; WILKENS, 2010).

4 | DESENVOLVIMENTO DOS SISTEMAS SENSORIAIS NÃO VISUAIS

Nem tudo é regressão no conjunto de estados de caracteres das espécies troglóbias. Existem vários exemplos dos ditos caracteres construtivos ou progressivos, que ocorrem através de um fenômeno denominado compensação sensorial, como é o caso dos sistemas sensoriais alternativos à visão (mecanorrecepção, quimiorrecepção e eletrorecepção) e que se apresentam de diversas formas (HOWARTH & HOCH, 2005; TRAJANO & BICHUETTE, 2006).

Entre os vertebrados, um caso clássico de compensação sensorial foi descrito por T. Poulson, na década de 1930, para os ambliopsideos, peixes norte-americanos que apresentam grande desenvolvimento do sistema da linha lateral nas espécies troglóbias, como a espécie *Amblyopsis spelaea* (POULSON, 1942), também conhecida como bagre-cego ou peixe-das-grutas-setentrional. As unidades mecanorreceptoras deste sistema são chamadas de neuromastos, pequenos grupos de células formando botões recobertos por uma cápsula gelatinosa. Esses neuromastos respondem a vibrações e movimentos na água, como aqueles provocados por presas vivas em movimento. Parte dos neuromastos fica espalhada na superfície do corpo, mas a maioria situa-se no canal da linha lateral, o

qual se abre por poros que geralmente formam uma fileira ao longo linha lateral do peixe. (TRAJANO & BICHUETTE, 2006)

5 | ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS

De acordo com NAKATANI (2001), as diversas espécies apresentam diferentes respostas, de acordo com as pressões seletivas impostas, que podem ser refletidas nas diferentes funções vitais do organismo. O sucesso da estratégia pode ser aferido pela capacidade individual de se fazer representar geneticamente nas próximas gerações (AGOSTINHO et al, 1999).

Em consequência de viver em um ambiente de condições de aporte de nutrientes baixo e muitas vezes imprevisível, essas espécies troglóbias têm muitas especializações relacionadas à economia de energia, sendo o ciclo de vida uma das principais especializações desses organismos (TRAJANO & BICHUETTE, 2006), além disso, as troglóbias são marcadas por apresentar um estilo de vida tardio, baixa fecundidade, reprodução atrasada e alta longevidade (CULVER & PIPAN 2009).

Algumas características distintivas podem ser observadas nos ciclos de vida dos bagrinhos *Rhamdiopsis Krugi* e *Trichomycterus Itacarambiensis*, que são espécies que apresentam baixa taxa de reprodução das fêmeas, produção de ovos de grande tamanho e crescimento populacional lento. Esses peixes geralmente têm uma longa expectativa de vida, podendo viver por pelo menos uma década. Em contraste com o ambiente superficial ou epígeo, que exhibe ciclos diários e sazonais bem definidos, essas espécies não mostram uma sazonalidade significativa em sua reprodução.

Muitas vezes, os habitats dessas espécies são inacessíveis durante o período chuvoso, o que afeta a disponibilidade de informações sobre a reprodução desses peixes subterrâneos (TRAJANO & BICHUETTE, 2006). No entanto, é importante ressaltar que a estabilidade ambiental, comumente observada na maioria desses habitats, influencia alguns aspectos reprodutivos. Por exemplo, foi observada uma reprodução fracamente sazonal nas espécies *R. Krugi* e *T. itacarambiensis*, em que a estabilidade ambiental também pode influenciar diretamente o ciclo reprodutivo, resultando em um pico de reprodução no final do período chuvoso. Por outro lado, o bagre *Ituglanis passensis* apresenta um pico reprodutivo no final do período seco, o que representa uma tendência oposta (MENDES 1995; TRAJANO 1997; TRAJANO & BICHUETTE, 2006).

6 | LONGEVIDADE E TAMANHO POPULACIONAL

Segundo CULVER (1982), geralmente espécies de troglóbias são caracterizadas por apresentar baixas densidades populacionais, além de distribuição geográfica restrita e baixa tolerância a estresse ambiental. Além disso, a escassez alimentar no ambiente subterrâneo, faz com os peixes cavernícolas sejam submetidas a fatores ambientais

altamente restritivos (CHAPMAN, 1993; TRAJANO, 2003). Em geral, as populações de troglóbias são menores que a dos parentes epígeos; situação esta que, de acordo com BICHUETTE (2021), seria consequência da própria extensão do habitat, o que demonstra o forte filtro ambiental dos habitat subterrâneos.

Longevidades elevadas têm sido observadas para diversos peixes troglóbios. TRAJANO (1991), através de estimativas baseadas em modelos populacional, calculou uma taxa em torno de 10 - 15 anos para *Pimelodella kronei*. Já os indivíduos da espécie *Rhamdia enfurnada*, estão há 18 anos em condições de cativeiro (BICHUETTE, 2021). Já Bichuette (2003) estimou, utilizando modelos populacionais, longevidade de 10 anos para bagres do gênero *Ituglanis* de Goiás (*Trichomycteridae*)

Além do mais, biologicamente as espécies subterrâneas apresentam um metabolismo mais vagaroso, aspecto este que proporciona um melhor aproveitamento de energia, consequentemente favorecendo também sua longevidade (REBOLEIRA, OROMÍ & GONÇALVES, 2013). No caso dos troglóbios, eles dispõem de muitas características interessantes, incluindo ovos com grande quantidade de vitelo e taxas lentas de crescimento individual (BICHUETTE, 2021). Entretanto, dentre os fatores que estão atrelados a longevidade dos troglóbios, é válido mencionar as condições ambientais de bem estar e saúde (GUIL & TRAJANO, 2013).

7 | DIVERSIDADE DOS PEIXES TROGLÓBIOS BRASILEIROS E AMEAÇAS A SUA CONSERVAÇÃO

Até o momento são conhecidas cerca de pelo menos 36 espécies, 22 das quais já foram formalmente descritas (BICHUETTE, 2021). A maior parte incluída em duas ordens: Siluriformes (bagres e cascudos) e Cypriniformes (carpas e barbos). O endemismo é a regra para a maioria destas espécies, que ocorrem em praticamente todos os continentes. A vasta ictiofauna troglóbia brasileira pertence à ordem Siluriformes (bagres), principalmente das famílias *Trichomycteridae* e *Heptapteridae* (TRAJANO, BICHUETTE, 2010; BICHUETTE, 2021)

Existe um consenso global de que os habitats subterrâneos, juntamente com suas comunidades, são extremamente singulares, frágeis e representam um dos ambientes mais ameaçados do mundo (ELLIOTT, 2005; CULVER & PIPAN, 2019; MAMMOLA et al., 2019). Em geral, os peixes que habitam esses ambientes são considerados ameaçados: a maioria das espécies descritas até o momento está inclusa em listas regionais de fauna ameaçada, e apenas quatro delas constam na lista global da IUCN.

Diversas ameaças comprometem essa diversidade, principalmente relacionadas à agricultura, pecuária e projetos hidrelétricos. No entanto, o turismo desprovido de planos de manejo adequados e a poluição também representam ameaças significativas. Além disso, duas ameaças têm impacto substancial em um grande número de espécies: a alteração

física do habitat e a restrição de recursos alimentares (BICHUETTE, 2021).

8 | CONSIDERAÇÕES FINAIS

De acordo com os estudos realizados, observa-se que os peixes siluriformes troglóbios apresentam especializações distintas. Essas especializações incluem a regressão total ou parcial dos olhos, além de diferentes padrões de despigmentação ao longo do corpo. Essas características são consideradas regressivas, pois representam uma diminuição ou perda de estruturas em relação aos ancestrais dessas espécies.

Esses peixes troglóbios apresentam um maior desenvolvimento dos sentidos não visuais, como o olfato e a sensibilidade tátil. Essas características são consideradas progressivas ou construtivas, pois representam uma adaptação vantajosa para a vida em ambientes subterrâneos com baixa ou nenhuma iluminação.

Além disso, foram verificados padrões comportamentais, como a abundância e densidade reduzidas, além disso, os troglóbios apresentam menor tolerância a flutuações ambientais, maior longevidade, reprodução tardia e baixa fertilidade (CULVER, 1982). Cabe pontuar que, apesar da presença dos troglomorfo ser utilizada para identificar espécies troglóbias, existem espécies exclusivamente subterrâneas que podem não apresentar os ditos troglomorfismos clássicos, dessa forma, essas características não devem ser tidos como critério único e absoluto.

Essas especializações nos peixes siluriformes troglóbios são importantes para sua sobrevivência e desempenham um papel fundamental em sua ecologia e comportamento. Essas adaptações evolutivas são resultado das pressões seletivas exercidas pelo ambiente subterrâneo, onde a falta de luz e a disponibilidade limitada de recursos influenciam diretamente a fisiologia e morfologia dessas espécies.

REFERENCIAS

AGOSTINHO, A A, JULIO JÚNIOR, H F, GOMES, L C; BINI, L M. AGOSTINHO, CS. **Composição, abundância e distribuição espaço temporal da ictiofauna.** A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Maringá EDUEM, cap. 11.4, p 179-208.1997

AMARAL, M.F., ARANHA, J.M.R.; MENEZES, M.S. **Reproduction of the freshwater catfish *Pimelodella pappenheimi* in Southern Brazil.** Stud Neotrop Fauna & Environm. 1998

BICHUETTE, M. E. **Distribuição, biologia, ecologia populacional e comportamento de peixes subterrâneos, gêneros *Ituglanis* (Siluriformes: Trichomycteridae) e *Eigenmannia* (Gymnotiformes: Sternopygidae) da área cárstica de São Domingos, nordeste de Goiás.** 2003. 330 p. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.2003.

BICHUETTE, M. E., TRAJANO, E. **Conservation of Subterranean Fishes.** Biology of Subterranean Fishes. New Hampshire: Science Publishers pp. 65–80. 2010.

- BICHUETTE, M. E; TRAJANO, E. **Epigeal and subterranean ichthyofauna from the São Domingos karst area, Upper Tocantins River basin, Central Brazil.** Journal of Fish Biology, v. 63, n. 4, p. 1100-1121. 2003.
- BICHUETTE, ME, Trajano E. **Monitoring Brazilian fish: Ecology and conservation of four threatened catfish of genus Ituglanis (Siluriformes: Trichomycteridae) from Central Brazil.** Diversity. 2021.
- BICHUETTE, Maria Elina. **ECOLOGIA DE PEIXES DE RIACHOS DE CAVERNAS E OUTROS HABITATS SUBTERRÂNEOS.** Oecologia Australis, v. 25, n. 2, p. 641, 2021.
- BOCKMANN, F.A. and G.M. GUAZZELLI. **Heptapteridae (Heptapterids). Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America.** Porto Alegre: EDIPUCRS, Brasil. p. 406-431. 2003.
- CHAVES, A. J. M. **Aspectos ecológicos de uma população de bagres troglófilos do gênero Ituglanis Costa & Bockmann, 1993 do Centro- Oeste de Minas Gerais, Brasil.** Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Lavras. p.97.2018.
- CHRISTIANSEN, K. A. **Morphological adaptations.** Encyclopedia of Caves. Amsterdam: Elsevier Academic Press. pp. 517–527. 2012.
- CULVER, D.C. **Cave life: Evolution and Ecology.** Harvard University Press, Cambridge. 1982.
- CULVER, DC, PIPAN, T. **The biology of caves and other subterranean habitats.** Oxford: Oxford University Press; 2019.
- ELLIOTT, W.R. **Protecting caves and cave life.** Encyclopedia of Caves Vol. 1. Amsterdam: Elsevier. p.458–67. 2005.
- GUIL, A. L. F., & TRAJANO, E. **Dinâmica populacional do bagre cego de Iporanga, Pimelodella kronei: 70 anos de estudo.** Revista Da Biologia, , 34-39. 2018.
- GUIL, Ana Luiza Feigol; TRAJANO, Eleonora. **Dinâmica populacional do bagre cego de Iporanga, Pimelodella kronei: 70 anos de estudo.** Revista da Biologia, v. 10, n. 2, p. 34-39, 2013.
- HOLSINGER J. R. & CULVER, D. C. **The invertebrate cave fauna of Virginia and part of eastern Tennessee: Zoogeography and ecology.** Brimleyana, v. 14, p. 1-1. 1988.
- LANGHECKER, T. G. **Studies on the light reaction of epigeal and cave populations of Astyanax fasciatus (Characidae, Pisces).** Mémoires de Biospéologie, v. 16, p. 169-176. 1989.
- MAMMOLA, S, CARDOSO P, CULVER DC, DEHARVENG L, FERREIRA RL, FISER C. **Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems.** Bioscience. 69(8):641–50. 2019.
- REBOLEIRA, Ana Sofia PS; OROMÍ, Pedro; GONÇALVES, Fernando. **Biologia subterrânea em zonas cársicas portuguesas.** Espeleologia Divulgação, v. 7, p. 22-31, 2010.

MENDES, L. F. **Ecologia populacional e comportamento de uma nova espécie de bagres cavernícolas da Chapada Diamantina, BA (Siluriformes, Pimelodidae)**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. p. 86. 1995.

POULSON, T. L.; LAVOIE, K. H. **The trophic basis of subsurface ecosystems. Ecosystems of the World 30**. Subterranean Ecosystems. Amsterdam: Elsevier, 745 p. 2000.

TRAJANO, E. & COBOLLI, M. **Evolution of lineages**. Encyclopedia of Caves. Amsterdam: Elsevier Academic, 2012, p. 230–23.2012

TRAJANO, E. **Estudo do comportamento espontâneo e alimentar e da dieta do bagre cavernícola, Pimelodella kronei, e seu provável ancestral epígeo, Pimelodella transitoria 13 (Siluriformes, Pimelodidae)**. Revista Brasileira de Biologia, Rio de Janeiro, v. 49, n. 3, p. 757-769. 1989.

TRAJANO, E. **Population ecology of Trichomycterus itacarambiensis, a cave catfish from Eastern Brazil (Siluriformes, Trichomycteridae)**. Environmental Biology of Fishes, 50, 357–369.1997

TRAJANO, E. **Threatened fishes of the world: Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) (Pimelodidae)**. Environ. Biol. Fish. 1997.

TRAJANO, E., BICHUETTE, M. **Biologia subterrânea: introdução**. São Paulo: Redespeleo Brasil. . Acesso em: 01 jun. 2023. , 2006

TRAJANO, E. **Population ecology of Pimelodella kronei, troglobitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae)**. Environ. Biol. Fish. 1991.