

Bolm Zool., Univ. S. Paulo
12:53-89, 1988 (1992)

PIMELODELLA KRONEI (RIBEIRO, 1907) E SEU SINÔNIMO
CAECORHAMDELLA BRASILIENSIS BORODIN, 1927: MORFOLOGIA
EXTERNA, TAXONOMIA E EVOLUÇÃO (TELEOSTOMI, SILURIFORMES)

ELEONORA TRAJANO

Departamento de Zoologia, Instituto
de Biociências, USP

HERALDO A BRITSKI

Museu de Zoologia da USP, Bolsista
CNPq (Recebido em 23.06.1988)

RESUMO: *Pimelodella kronei* (= *Typhlobagrus kronei*, Ribeiro, 1907) é um bagre com regressão de olhos e pigmentação, encontrado em cavernas do Alto Ribeira, município de Iporanga, SP, e considerado derivado do pimelodideo epigeo *P. transitoria*.

Com o objetivo de se estudar as relações entre esses táxons, foram examinados 28 caracteres morfométricos e merísticos usualmente utilizados em estudos de taxonomia de peixes, além dos olhos e pigmentação, de amostras de *P. kronei* provenientes da caverna Areias (provável localidade-tipo) e Ressurgência das Bombas, e de *P. transitoria*. Não foram encontradas diferenças que permitam uma separação segura das três populações mas apenas algumas tendências relacionadas à especialização à vida cavernícola em *P. kronei*: espinho dorsal mais curto, distância inter-orbital maior, barbilhões mais frequentemente quebrados nesta última.

Foi também examinado o holótipo de *Caecorhamdella brasiliensis* Borodin, 1927, descrita a partir de três exemplares provenientes da "Provincia de São Paulo". Verificou-se superposição com relação aos caracteres de *P. kronei*, pelo que consideramos *C. brasiliensis* um sinônimo desta.

A alta variabilidade nos caracteres relacionados à vida subterrânea sugere que *P. kronei* é um cavernícola recente. Possivelmente uma ou mais populações de *P. transitoria* ficaram isoladas em cavernas durante os períodos glaciais, secos, do Pleistoceno, dando origem, independentemente ou através de colonização única com posterior dispersão

subterrânea, a populações cavernícolas especializadas (*P. kronei* lato sensu)

ABSTRACT: *Pimelodella kronei*, a catfish with regressed eyes and pigmentation, lives in caves of the Upper Ribeira River Valley, South of the São Paulo State; it is apparently derived from the epigeal pimelodid *P. transitoria*.

In order to study the similarities between these taxa, we analysed 28 morphometric and meristic characters, and characteristics of the eyes and pigmentation, in samples of *P. kronei* from the caves of Areias and Bombas and *P. transitoria*. No significant differences were found to separate the 3 populations; except for the eyes these populations are very similar morphologically.

The analysis revealed that there are minor differences in *P. kronei* with respect to some morphological characters, which could be interpreted as a consequence to adaptation to cave life.

The holotype of *Caecorhamdella brasiliensis*, described from three specimens from "Provincia de São Paulo" was also examined and compared with *P. kronei*. We found no significant differences with respect to all the characters analysed. Thus *C. brasiliensis* is considered a synonym of *P. kronei*.

High variability of characters related to the subterranean life indicate that *P. kronei* is a recent cave dweller. It is suggested that one or more populations of *P. transitoria* became isolated in caves during the dry, glacial Pleistocene periods, and originated, independently or through a single colonization followed by subterranean dispersion, the specialized cave populations (*P. kronei* sensu lato)

INTRODUÇÃO

No fim do século passado, o topógrafo e espeleólogo alemão Ricardo Krone coletou, em caverna da região cárstica do Alto Ribeiro, Município de Iporanga, sul do Estado de São Paulo, exemplares de bagres pimelodídeos que apresentavam regressão dos olhos e da pigmentação melânica cutânea. Primeiro troglóbio (cavernícola especializado, confinado ao meio subterrâneo) brasileiro descoberto, foi descrito por Miranda Ribeiro como *Typhlobagrus kronei* Ribeiro, 1907; nesta publicação a única referência à procedência dos exemplares descritos é uma fotografia da Caverna do Monjolinho, "uma das cavernas do Iporanga, S. Paulo, em cujas águas foi pescado *Typhlobagrus kronei*", retirada de

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

Krone (1898) No entanto, Monjolinho é uma caverna seca, sem rios permanentes, conforme já afirma Krone (op. cit.) Em publicação posterior, Ribeiro (1911) ao redescrever a espécie, cita, como habitat desses bagres, as Cavernas das Areias, onde os bagres cegos são facilmente encontrados até hoje. Portanto, tudo indica que houve um equívoco na primeira publicação de Ribeiro, e que a localidade-tipo da espécie seja a Caverna das Areias, na realidade um sistema de duas cavernas formadas pelo rio das Areias e separadas por um curto percurso de 30 m ao ar livre.

Ribeiro (1911) ressalta a semelhança entre *T. kronei* e *Rhamdia transitoria* (sic), mandi pigmentado e oculado encontrado na região, tanto nos rios epigeos como também em cavernas, incluindo aquelas habitadas pelos bagres cegos; para esse autor, *R. transitoria* seria a "fonte originária" de *T. kronei*. Esta opinião é partilhada por Haseman (1911), que denominou *R. transitoria* de *Pimelodella lateristriga* e propôs designar *T. kronei* como *P. lateristriga* var. *kronei*.

Eigenmann (1917) incluiu este troglóbico na revisão de *Pimelodella*, utilizando os exemplares de Haseman (op. cit.), provenientes, como supomos serem os de Miranda Ribeiro, da Caverna das Areias. Eigenmann manteve o gênero *Typhlobagrus*, embora também admitindo a inexistência de outras diferenças entre esses táxons além da perda dos olhos no último, e denominou a espécie de mandi epigeo do Alto Ribeira de *P. transitoria*.

Norman (1926) e Hubbs (1938) citam *T. kronei* em suas listas de peixes cavernícolas do mundo, baseando-se em compilação da literatura.

Leonardos (1937) publicou um artigo com observações sobre o comportamento de *T. kronei*, comparando-o com o de *Rhamdia transitoria* (sic) e discutindo brevemente a evolução regressiva e suas bases genéticas. Este pesquisador inspirou Pavan a desenvolver o assunto para sua tese de doutorado, sendo feita a caracterização morfológica das duas populações de *T. kronei* então conhecidas - uma da Caverna das Areias e outra da Ressurgência das Bombas, afluente do rio Ribeira, comparando-as com *P. transitoria* (Pavan, 1945, 1946); neste estudo foram analisados, em detalhe, cinco caracteres, incluindo a forma da cabeça e a pigmentação. Na publicação de 1946, Pavan, baseando-se na similaridade entre os dois táxons, propõe referir-se aos bagres troglóbicos como *Pimelodella kronei*, além de sustentar a posição de Eigenmann (op. cit.) no sentido de denominar o mandi epigeo de *P. transitoria*.

Entre os autores que citaram posteriormente a espécie troglóbica, Thines (1955, 1969), que transcreveu os dados de Pavan (1946), segue a sinonímia por este proposta. Outros

autores, baseando-se em Ribeiro (op. cit.), Eigenmann (op. cit.) ou Pavan (1945), mantiveram o nome *Typhlobagrus kronei* Pfeiffer (1970) estudou a histologia da pele de um exemplar de *T. kronei*, visando caracterizar as células de alarme. Stewart & Pavlik (1985) citam as papilas dos arcos branquiais dessa espécie, comparando-as com as de outros pimelodídeos. O espeleólogo Le Bret (1963, 1975) refere-se a observações de bagres cegos na Caverna das Areias. Lino & Allievi (1980) citam a ocorrência de *Tiflobagrus kronei* (sic) em uma terceira caverna do Alto Ribeira, o Abismo da Gurutuva.

Note-se que, desde a descoberta dos bagres cegos de Iporanga, não parece ter havido dúvidas acerca do seu parentesco próximo com *P. transitoria*, sendo amplamente aceito que *P. kronei* é um derivado direto dessa espécie. Esta idéia foi corroborada pelo estudo citogenético de exemplares de *P. transitoria* e de *P. kronei* de três cavernas (Areias, Bombas e Córrego Seco, onde pela primeira vez foram encontrados bagres cegos - Trajano, 1987). Este estudo não revelou diferenças importantes entre as quatro populações (Almeida-Toledo et al 1985). As únicas referências que conhecemos sobre o número de cromossomos em *Pimelodella* são a da espécie do rio Mogi-Guaçu, SP, e de outra espécie sem indicação de localidade de coleta, ambas com $2n = 46$ cromossomos (Oliveira et al, 1988), um número muito diferente dos $2n = 58$ cromossomos de *P. transitoria* e das diversas populações de *P. kronei*. Essa diferença dá suporte à hipótese da origem das populações de *P. kronei* a partir de *P. transitoria*.

Outro pimelodídeo com regressão dos olhos e da pigmentação citado para o Brasil é *Caecorhamdella brasiliensis*. Esta espécie foi descrita por Borodin (1927) a partir de 3 exemplares provenientes da Província de São Paulo (sem identificação mais precisa da localidade ou habitat), não tendo sido citadas coletas posteriores desse animal. Suas características morfológicas (robustez do corpo, desenvolvimento das nadadeiras) permitem deduzir que se trata de um peixe cavernícola, e não freatóbio. Em São Paulo, a única região com um biótopo cavernícola desenvolvido é a área cárstica do Alto Ribeira, cujas cavernas vêm sendo visitadas desde o século passado, quando *P. kronei* foi descoberta. A partir daí foram coletados exemplares desta espécie em diversas ocasiões, não se tendo notícia da existência de outras espécies de bagres troglóbios, nesta ou em qualquer região de São Paulo. Além disso, os peixes utilizados por Borodin eram todos das coleções do antigo Museu Paulista (do qual se desmembrou o Museu de Zoologia da USP), que continuam, ao que se sabe,

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

apenas exemplares de bagres cegos do Vale do Ribeira. Por esses motivos, e a despeito das diferenças assinaladas por Borodin (op. cit.), surgiu a suspeita de que a descrição de *C. brasiliensis* fora baseada em exemplares de *P. kronei*.

Por ocasião da descrição desses, e de muitos outros organismos cavernícolas especializados, grande ênfase taxonômica era dada à regressão dos olhos e da pigmentação. Estes caracteres justificaram a criação de vários gêneros novos, mesmo em casos como o de *T. kronei* em que se admitia um parentesco muito próximo com organismos epigeos. Verificou-se, no entanto, que essas modificações relacionadas à vida cavernícola não implicam necessariamente em isolamento reprodutivo: o lambari *Astyanax mexicanus* apresenta várias populações cavernícolas especializadas, muitas descritas no gênero *Anoptichthys*, criado para elas, mas que são plenamente inter-férteis entre si e com os lambaris epigeos oculados, inclusive com casos de hibridação no habitat (Sadoglu, 1967; Avise & Selander, 1972).

Esta constatação coloca em evidência as dificuldades de se definir a unidade evolutiva espécie. Segundo o conceito biológico de espécie (agrupamentos de populações naturais intercruzantes, reprodutivamente isoladas de outros grupos com as mesmas características" - Mayr, 1977), os lambaris mexicanos epigeos e hipógeos constituiriam uma única espécie. Porém, não há dúvidas de que as populações hipógeas apresentam histórias evolutivas próprias, não compartilhadas com a dos epigeos, ao longo das quais houve a regressão dos olhos e pigmentação, entre outras modificações. Portanto, tratam-se de espécies evolutivas válidas (linhagem da população ancestral e seus descendentes que mantêm sua identidade em relação a outras linhagens e que possui suas próprias tendências evolutivas e sua história - Wiley, 1981). Este paradoxo advém do fato de que populações isoladas podem modificar-se em relação àquela que lhes deu origem sem que tais modificações incluam os caracteres reprodutivos.

Na prática, a questão é encontrar o conjunto de caracteres que permita o reconhecimento das espécies. Admitindo-se o conceito evolutivo de espécie, a ausência de olhos e/ou pigmentação seria suficiente para tal, embora a ocorrência de intermediários, verificada, por exemplo, em algumas populações cavernícolas de *A. mexicanus*, possa dificultar a delimitação das espécies. No caso dos organismos troglóbios com várias populações como *A. mexicanus* e também *P. kronei*, existe ainda uma dificuldade a mais, uma vez que tais populações podem resultar de um fenômeno único de colonização e isolamento no meio hipógeo com dispersão subterrânea posterior, ou de colonizações

independentes pelo mesmo ancestral epigeo, resultando em populações com alto grau de paralelismo nos caracteres relacionados à especialização à vida cavernícola, ou de uma combinação dos dois fenômenos, conforme verificado para *A. mexicanus* (Wilkins, 1971; Mitchell et al, 1977). Todas essas questões teóricas refletem-se diretamente no reconhecimento prático das espécies, e devem ser levadas em consideração nos estudos taxonômicos dos organismos cavernícolas.

Como tese de doutorado de Trajano, foi realizado o estudo da ecologia, comportamento e morfologia de *P. kronei* e *P. transitoria* (Trajano, 1987). Com o objetivo de se tentar esclarecer aspectos da taxonomia e evolução destes táxons, acrescentando-se novos dados àqueles apresentados por Pavan (1945), foram examinadas amostras de *P. kronei* da Caverna das Areias e da Ressurgência das Bombas, e de *P. transitoria* da bacia do rio Betari, afluente da margem esquerda do Alto Rio Ribeira, analisando-se os caracteres morfométricos e merísticos usualmente utilizados nos estudos de taxonomia de peixes. O fato de Britski ter reexaminado os tipos das espécies brasileiras descritas por Borodin permitiu a comparação do tipo de *C. brasiliensis* com as amostras de *P. kronei*.

MATERIAL E MÉTODOS

No estudo taxonômico envolvendo caracteres morfométricos e merísticos foram utilizados exemplares da coleção da Seção de Peixes do Museu de Zoologia da USP: 40 exemplares de *P. kronei* provenientes da Caverna das Areias, Iporanga, SP (MZUSP 22.196, 22.581, 24.383, 27.168-27.170, 36.499, 38.726-38.730); 35 exemplares provenientes da Ressurgência das Bombas, Iporanga, SP (MZUSP 27.163, 27.166, 27.167, 38.725); 33 exemplares de *P. transitoria* provenientes da bacia do Rio Betari, Iporanga, SP, incluindo dois coletados na Caverna das Areias (MZUSP 36.511, 38.734-38.738, 38.740-38.744). As amostras incluem alguns dos bagres obtidos por Pavan em 1944 (MZUSP 36.499 e 36.511), mas a grande maioria foi coletada posteriormente, entre as décadas de 70 e 80. O holótipo de *C. brasiliensis* (AMNH n.º 8604) também foi examinado.

Foram feitas as seguintes medidas e contagens: comprimento total, comprimento padrão, altura do corpo, altura do pedúnculo caudal, distância pré-dorsal, comprimento da cabeça, largura da boca, comprimento do focinho, diâmetro horizontal da órbita, distância inter-orbital, base da nadadeira adiposa, base e altura da dorsal, comprimento do espinho dorsal, base da anal comprimento da

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

peitoral e da ventral comprimento dos lobos caudais superior e inferior, e comprimento dos barbilhões maxilar, pós-mentoniano e mentoniano-tomados, com paquímetro, no lado esquerdo do animal, e número de raios das nadadeiras dorsal anal, caudal, e peitoral e ventral direitas, e número de rastros do primeiro arco branquial esquerdo. A maior parte das medidas foi efetuada de acordo com Britski et al (1984). As medidas da base das nadadeiras foram tomadas entre a base do primeiro e do último raio, e as da altura da dorsal e comprimento das demais nadadeiras foram tomadas da base ao ápice do raio mais longo.

As três amostras foram comparadas graficamente (regressões das medidas contra o comprimento padrão ou da cabeça), uma vez que não preenchem os requisitos para a aplicação da análise de variância: o número de exemplares por classe de tamanho é muito pequeno para se testar normalidade e, na grande maioria dos casos, a inspeção visual dos gráficos deixa clara a inexistência de homocedasticidade.

Além disso, para os exemplares de *P. kronei* das Areias capturados e marcados, entre 1983 e 1985, para o estudo da ecologia desta população (Trajano, 1991), foram tomadas as seguintes medidas, estando os animais anestesiados: comprimento padrão e do barbilhão maxilar direito, medidos com régua milimétrica, e peso, tomado com dinamômetro (pesola) com precisão de 1,0 g. Foi também anotado o grau de redução da pigmentação, enquadrando-se cada exemplar em uma das 3 categorias estabelecidas arbitrariamente: **pigmentados** - indivíduos de coloração cinza similar à de *P. transitoria*; **despigmentados** - coloração rósea ou róseo-amarelada, normalmente com ligeira pigmentação na região dorsal anterior (em todos os considerados despigmentados, a observação cuidadosa revelava a presença de micromelanóforos, principalmente no dorso); **semi-pigmentados** - coloração cinza claro, intermediária entre as duas anteriores. Também era anotada a presença ou não de faixa mais escura sobre a linha lateral, característica de *P. transitoria*, cuja redução em *P. kronei* parece ocorrer independentemente da pigmentação geral do corpo. Do mesmo modo, era registrada a presença ocasional de olhos não muito reduzidos, aparecendo externamente como estruturas mais ou menos organizadas, geralmente assimétricas, desde simples botões escuros até olhos de estrutura aparentemente normal, porém menores que os de *P. transitoria*.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Morfometria e caracteres merísticos

As regressões da maioria das medidas contra o comprimento padrão ou comprimento da cabeça, nas 3 populações, estão representadas nos gráficos 1 a 15, onde foram também plotadas as medidas do holótipo de *C. brasiliensis*. Para fins de comparação entre os dados de Borodin e os que obtivemos, a tabela 1 traz as proporções corporais expressas em índices morfométricos desses exemplares e do holótipo de *Caecorhamdella brasiliensis*, incluindo apenas os caracteres analisados por Borodin (1927:tabela)

Tabela e gráficos permitem apreciar a variação relativamente grande das proporções corporais nas 3 amostras examinadas, havendo, em quase todos os casos, ampla superposição entre estas e também com o holótipo de *C. brasiliensis*. Assim, no que diz respeito aos caracteres externos analisados, não há um conjunto consistente de diferenças que permitam, na prática, uma separação segura das 3 populações entre si

Podem-se notar, apenas, algumas tendências que revelam aspectos interessantes da evolução cavernícola. O espinho dorsal (gráfico 5), por exemplo, tende a ser maior em *P. transitoria*: tratando-se de uma estrutura de defesa, pode-se supor que, na ausência de predadores de peixes, característica do habitat subterrâneo, esteja havendo uma redução do espinho dorsal nas populações troglóbias, análoga à dos olhos e pigmentação.

Também a distância interorbital (gráfico 12) tende a ser proporcionalmente um pouco menor em *P. transitoria*, o que estaria relacionado à presença de olhos desenvolvidos. É interessante notar que, quanto ao diâmetro da órbita (medido na horizontal), embora a variabilidade seja bem maior em *P. kronei*, sobretudo nos das Areias, não foi verificada qualquer tendência à redução neste táxon (gráfico 11). Os ossos circum-orbitais dos Pimelodidae são estruturas tubulares que contém o canal infra-orbital da linha lateral, de modo que, mesmo naqueles com regressão ocular, haveria uma pressão seletiva contrária a alterações osteológicas acentuadas nessa região, com redução no perímetro da órbita, como aquela que ocorre nos *Astyanax mexicanus* hipógeos (Breder, 1944). Nestes peixes, os ossos circum-orbitais crescem centripetamente, tendendo a fechar a órbita. Em *P. transitoria*, como acima mencionado, a presença de olhos

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

Tabela 1. Comparação dos índices morfométricos e dados merísticos

	<i>P. transitoria</i> (33 exemplares)	<i>P. kronei</i> -Bombas (40 exemplares)	<i>P. kronei</i> -Aretas (35 exemplares)	<i>P. brasiliensis</i> (holótipo)
Cabeça/Compr padrão	4,28-4,91	3,77-4,52	3,94-4,60	4,25
Alt. corpo/Compr. padrão	4,85-5,86	4,79-6,19	4,85-7,75	6,50
Dorsal	1+6(1+7, um caso)	1+6(1+7, 3 casos)	1+6(1+7, um caso)	1+6
Anal	12-15(geral 12-14)	12-15(geral 13-14)	11-15(geral 13-14)	15
Barb. maxilar	1/2 base D-quase fim V	início base D- 1/2 V	1/2P quase fim V	quase base V
Barb. pós-ment	ultrap.base P 1/2 P	quase início base P 1/3 P	início base P 1/2 P	quase base P
Espinho dorsal/ cabeça	0,52-0,75	0,44-0,60	0,45-0,66	0,49
Adiposa/cumpr. padrão	3,02-4,26	3,21-4,00	3,04-4,55	4,50

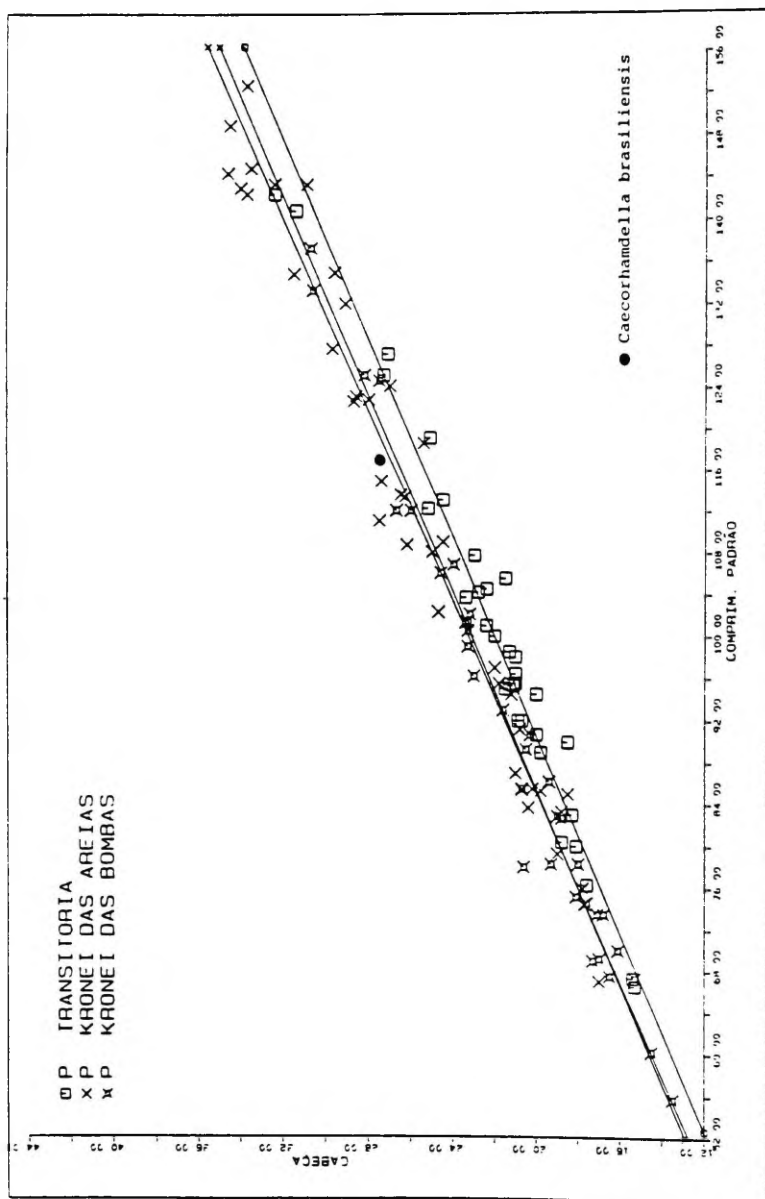


Gráfico 1 Regressões do comprimento da cabeça contra o comprimento padrão em *Pimelodella kronei* e *Pimelodella transitoria*

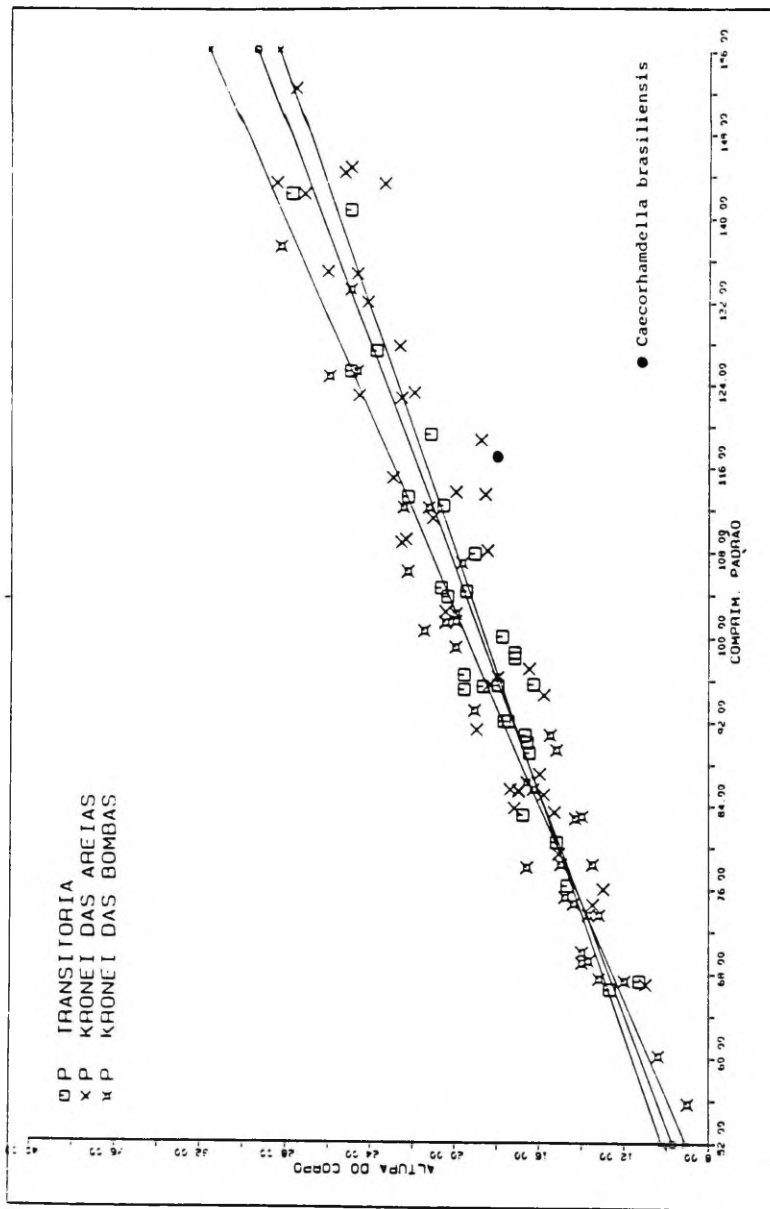


Gráfico 2 Regressões da altura do corpo contra o comprimento padrão em *P. kronei* e *P. transitoria*.

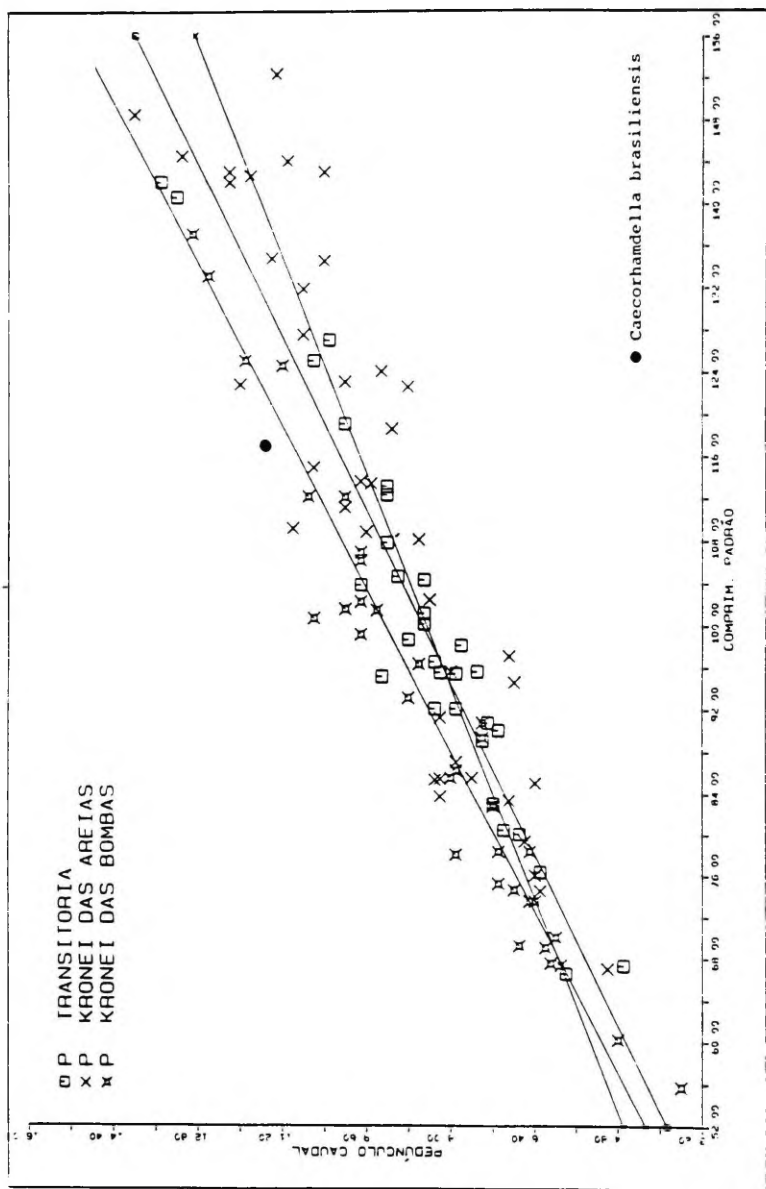


Gráfico 3. Regressões da altura do pedúnculo caudal contra o comprimento padrão em *P. kronei* e *P. transitoria*

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

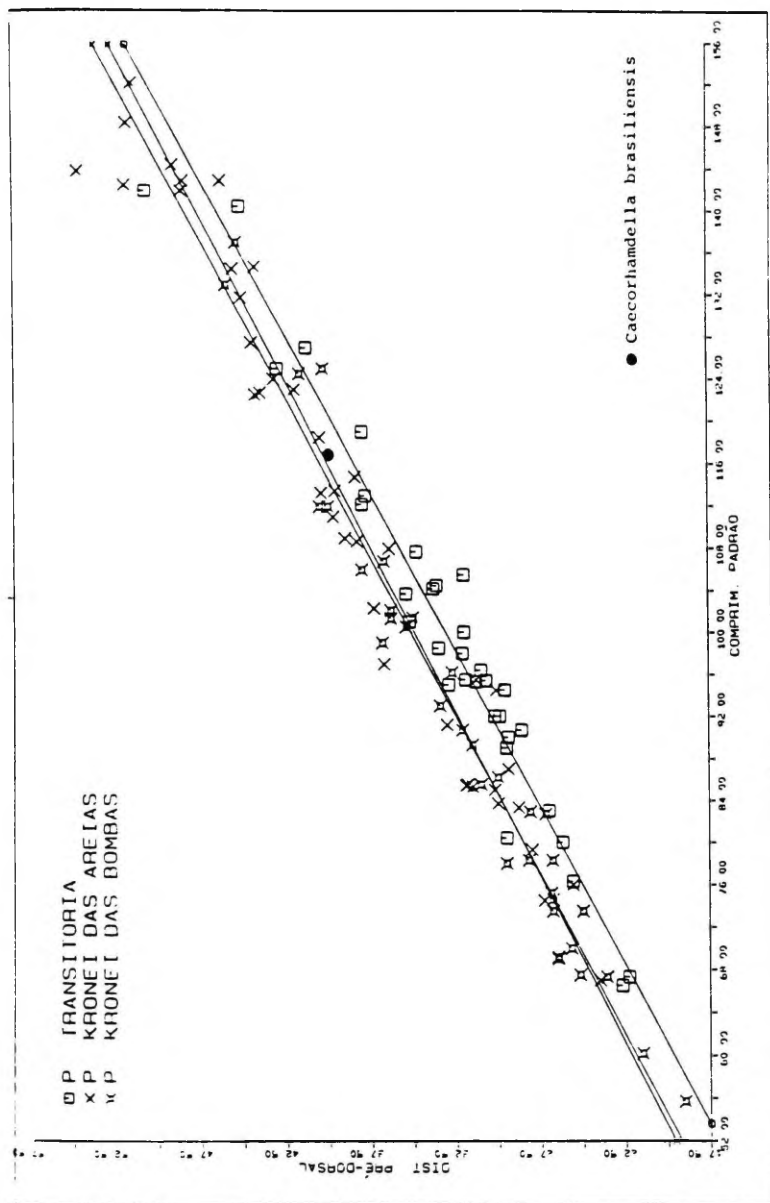


Gráfico 4 Regressões da distância pré-dorsal contra o comprimento padrão em *P. kronei* e *P. transitoria*

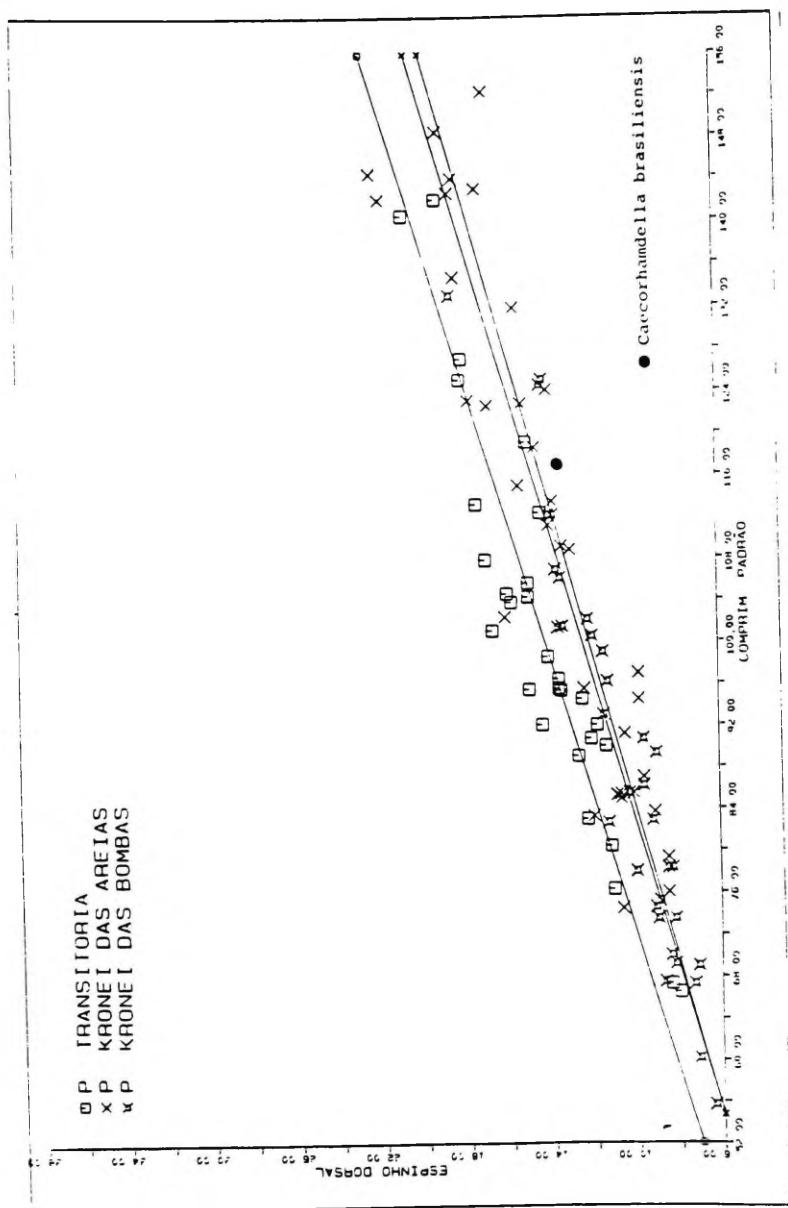


Gráfico 5. Regressões do comprimento do espinho dorsal contra o comprimento padrão em *P. kronei* e *P. transitoria*

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

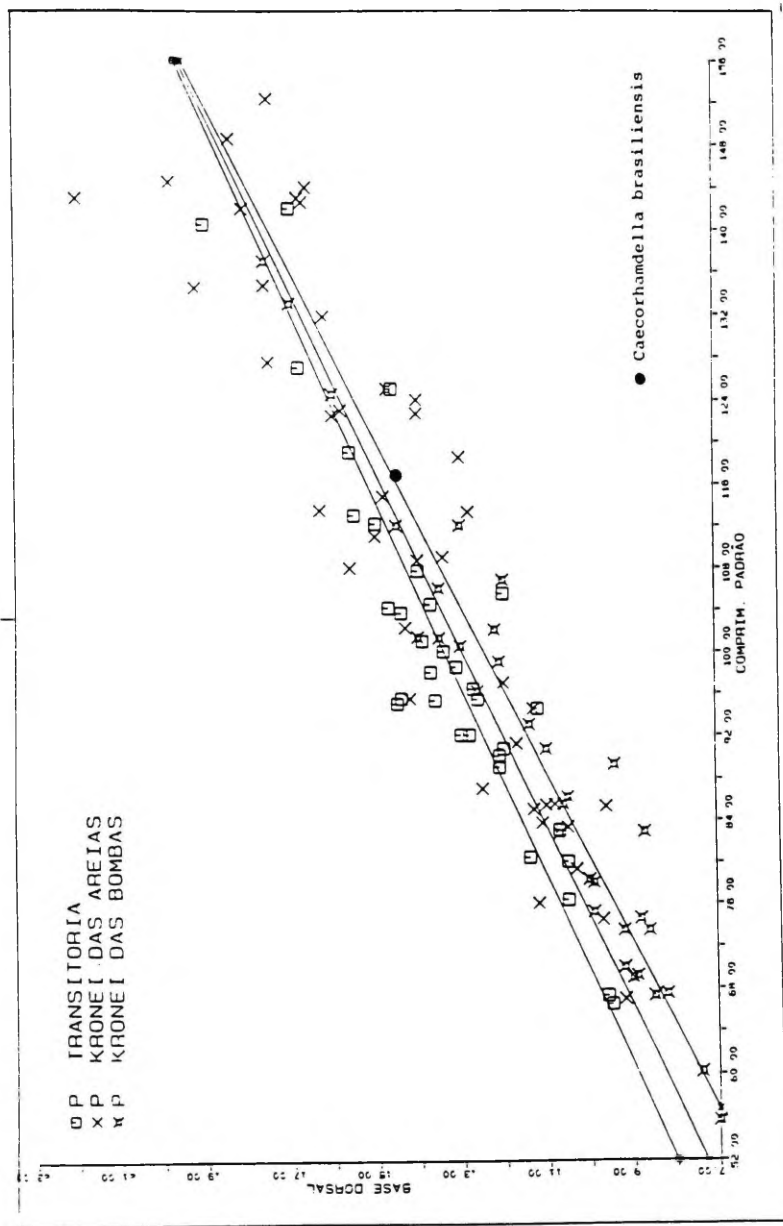


Gráfico 6. Regressões da base da nadadeira dorsal contra o comprimento padrão em *P. kronei* e *P. transitoria*

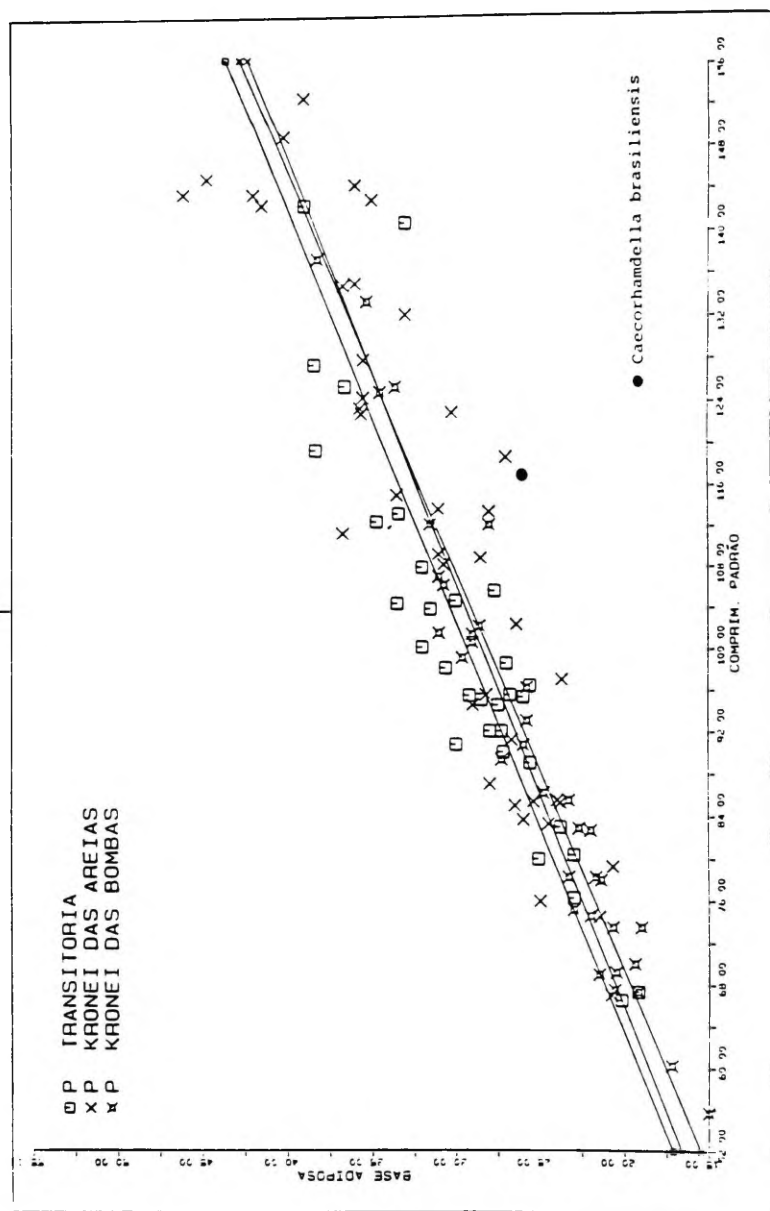


Gráfico 7 Regressões da base da nadadeira adiposa contra o comprimento padrão em *P. kronei* e *P. transitoria*

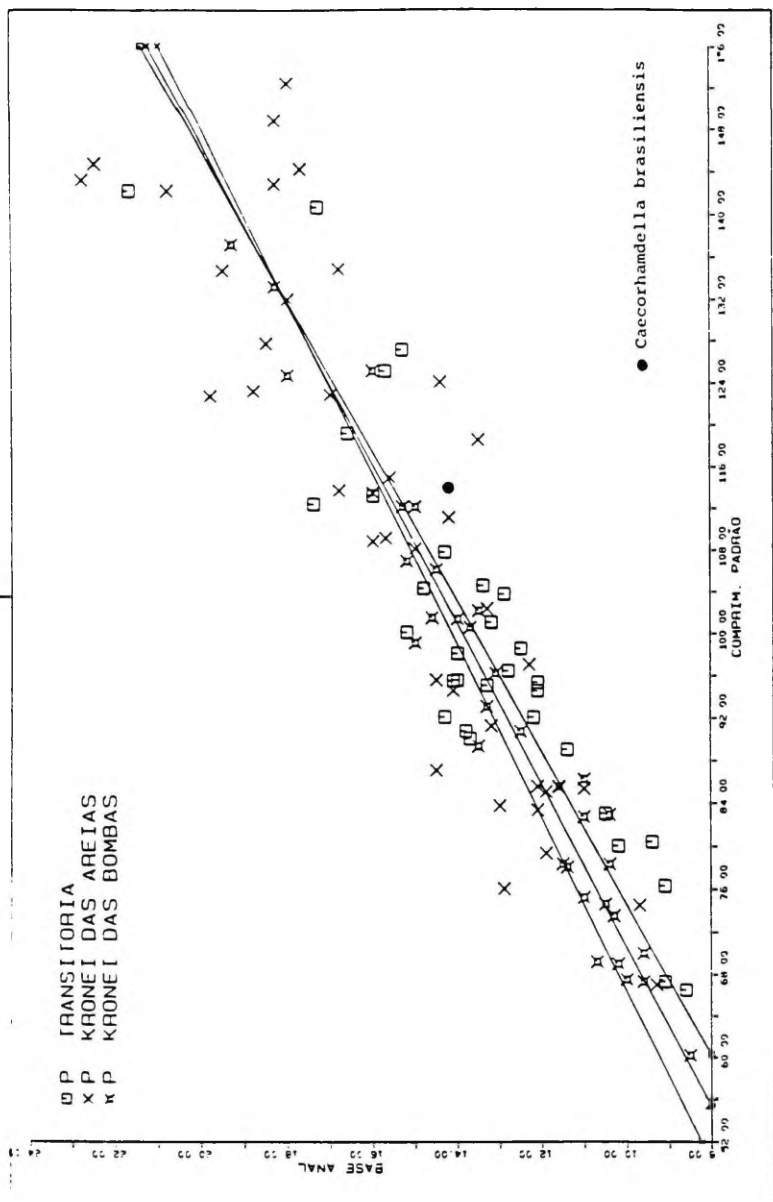
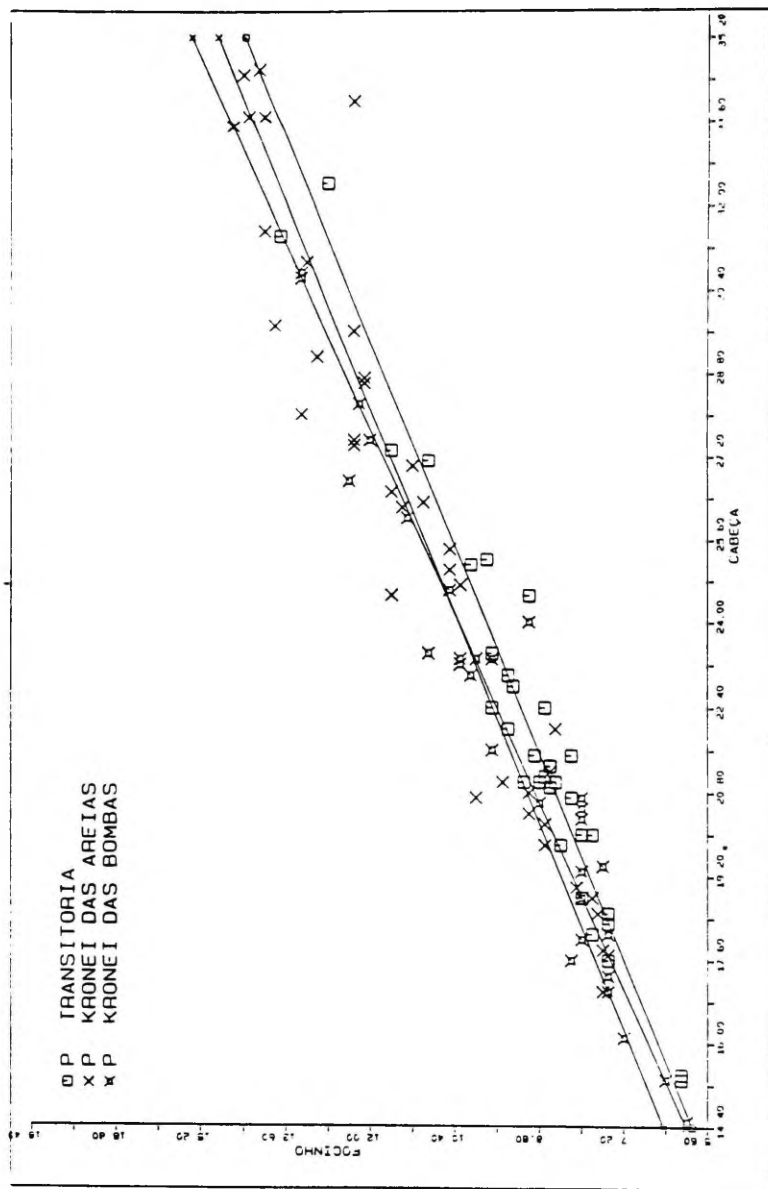


Gráfico 8. Regressões da base da nadadeira anal contra o comprimento padrão em *P. kronei* e *P. transitoria*



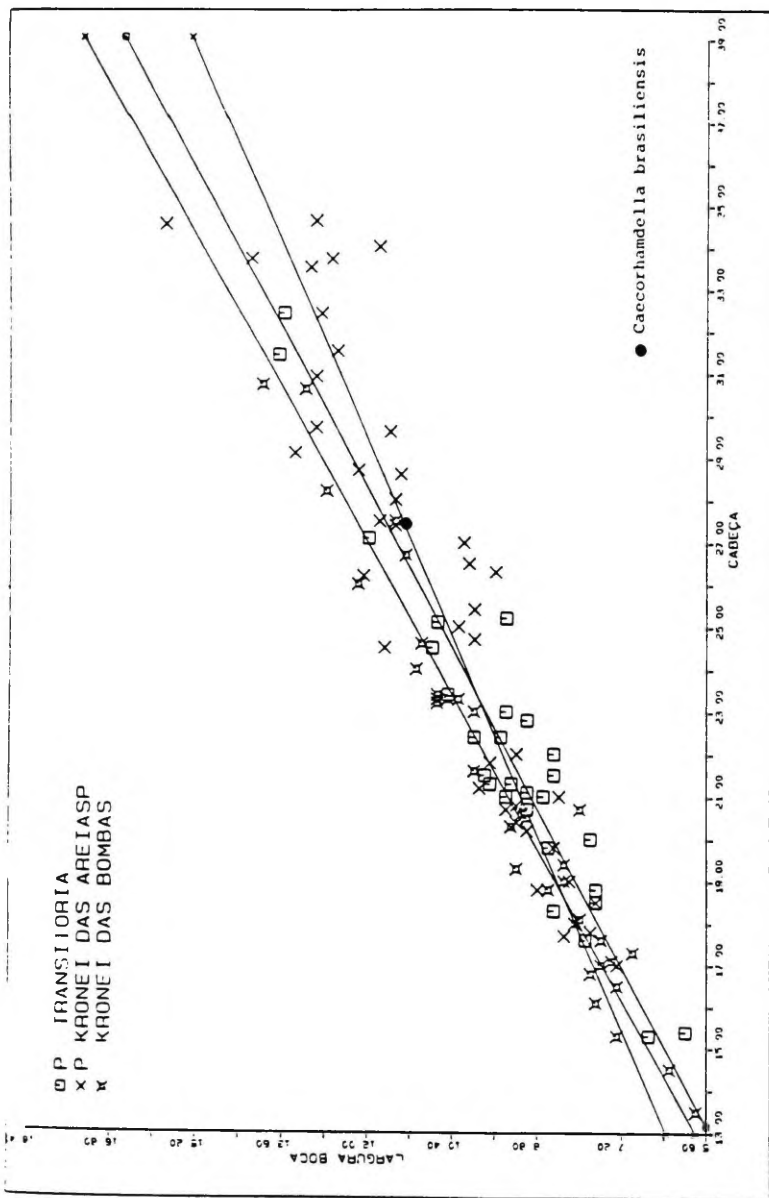


Gráfico 10. Regressões da largura da boca contra o comprimento da cabeça em *P. kronei* e *P. transitoria*

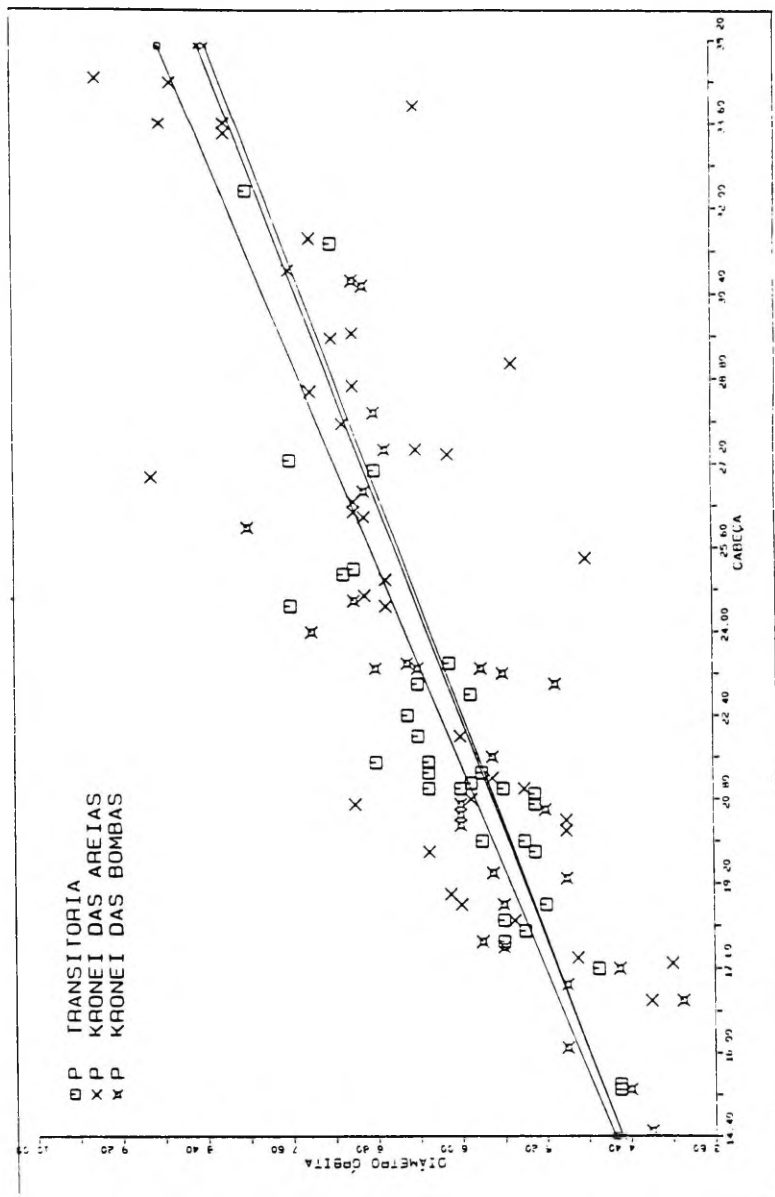


Gráfico 11 Regressões do diâmetro horizontal da órbita contra o comprimento da cabeça em *P. kronei* e *P. transitoria*.

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

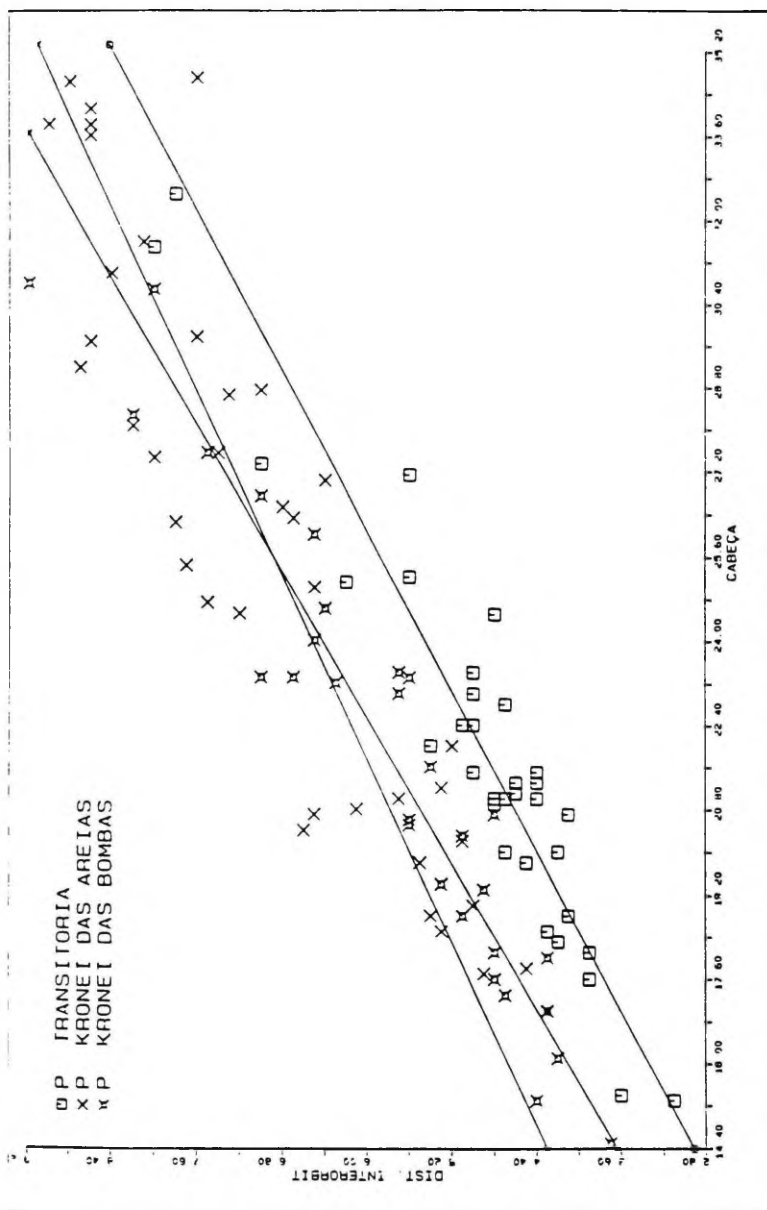


Gráfico 12. Regressões da distância inter-orbital contra o comprimento da cabeça em *P. kronei* e *P. transitoria*

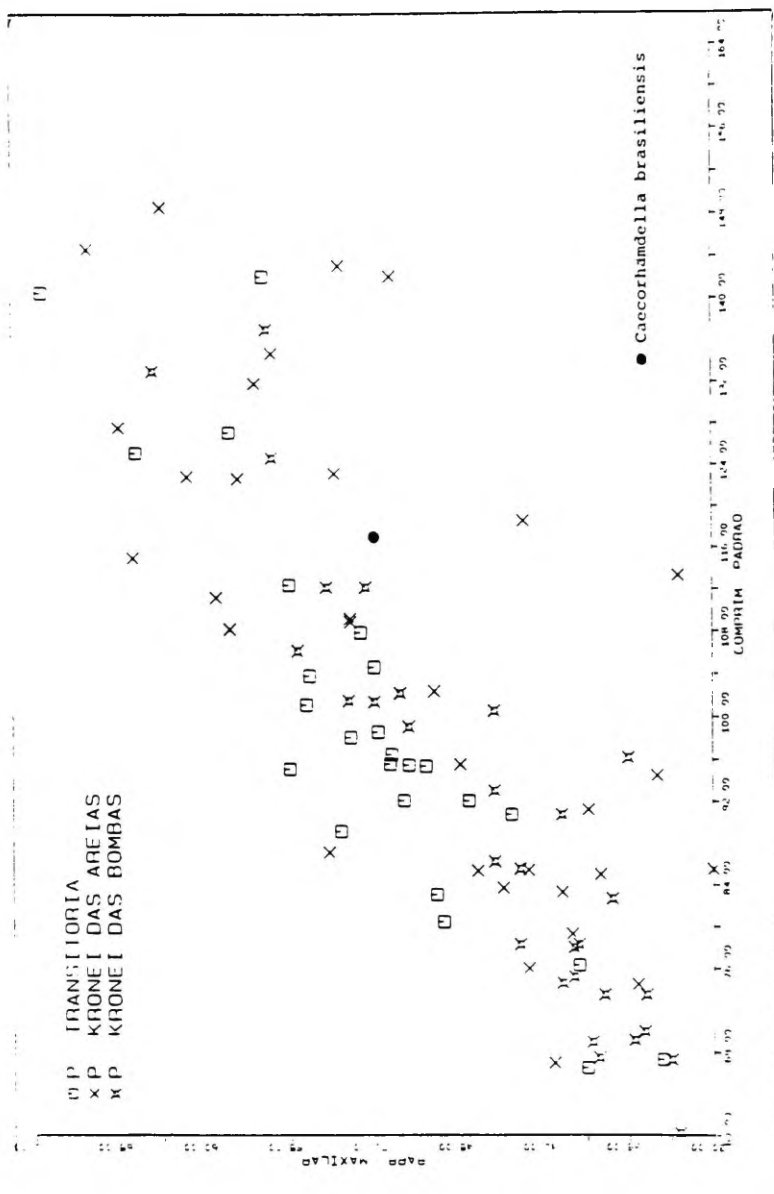


Gráfico 13. Regressões do comprimento do barbilhão maxilar contra o comprimento padrão em *P. kroniei* e *P. transitoria*

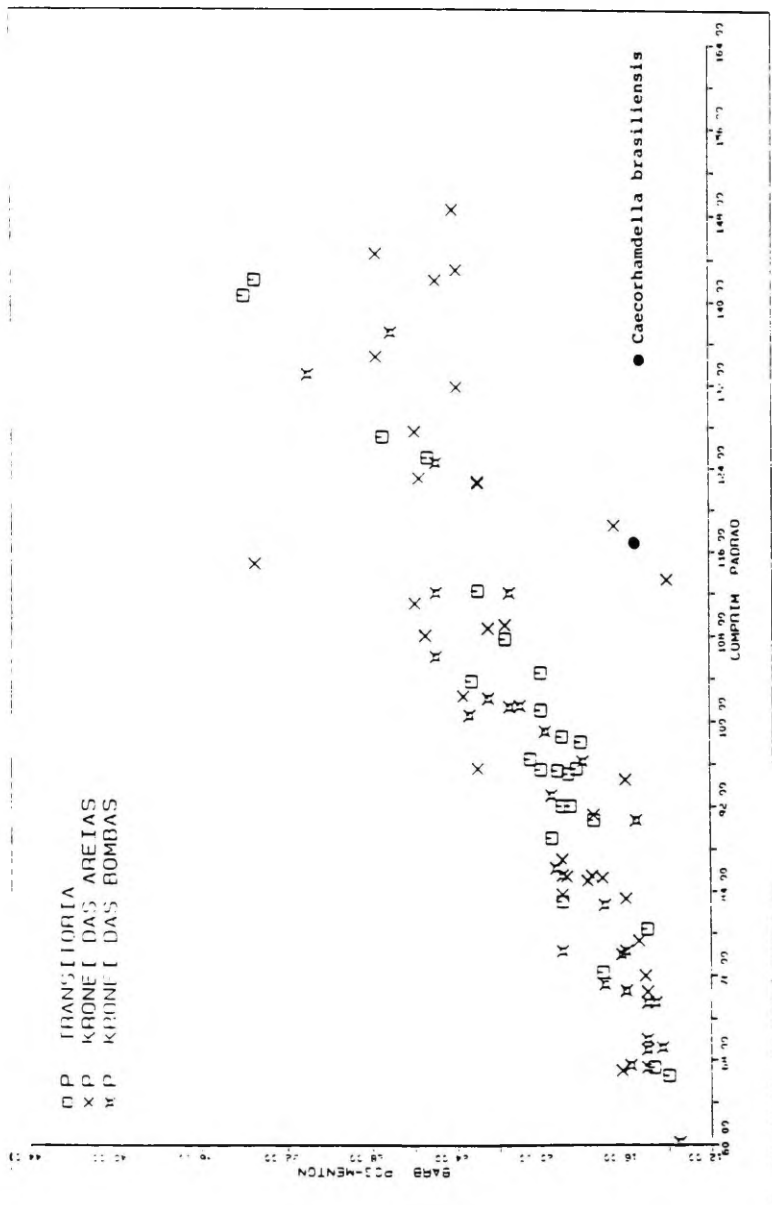


Gráfico 14 Regressões do comprimento do barbilhão pós-mentoniano contra o comprimento padrão em *P. kronei* e *P. transitoria*

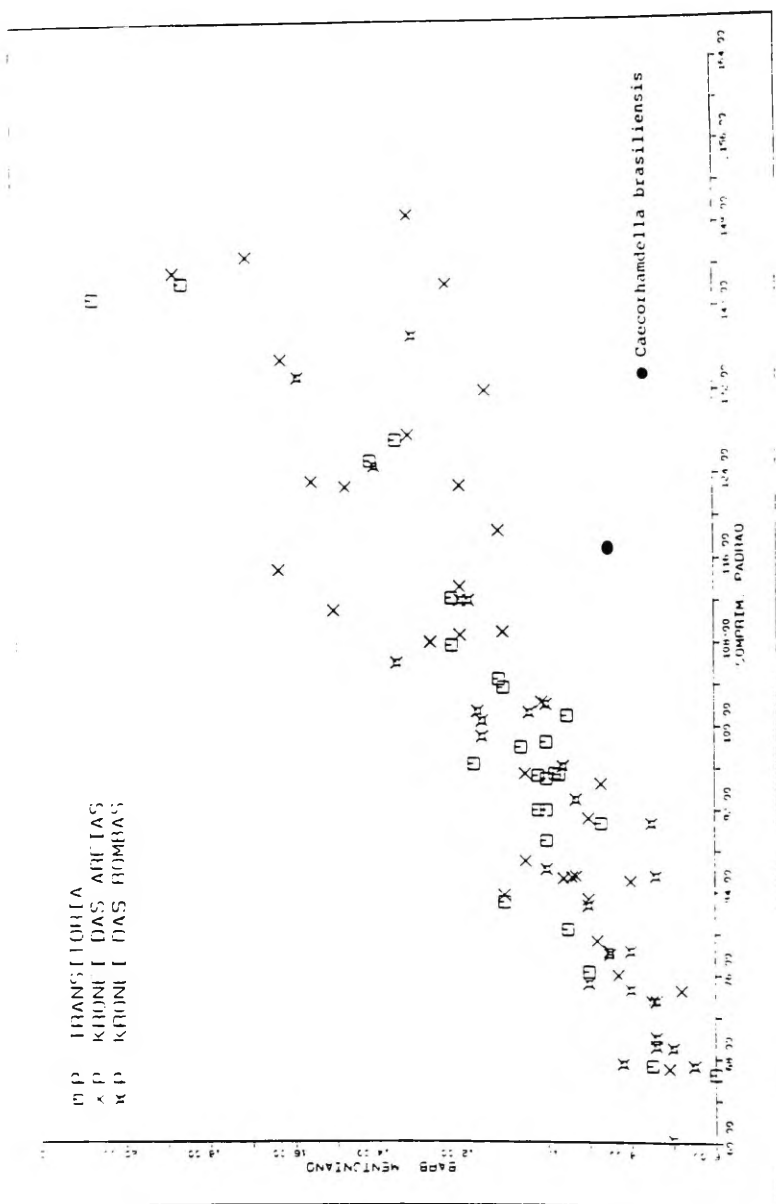
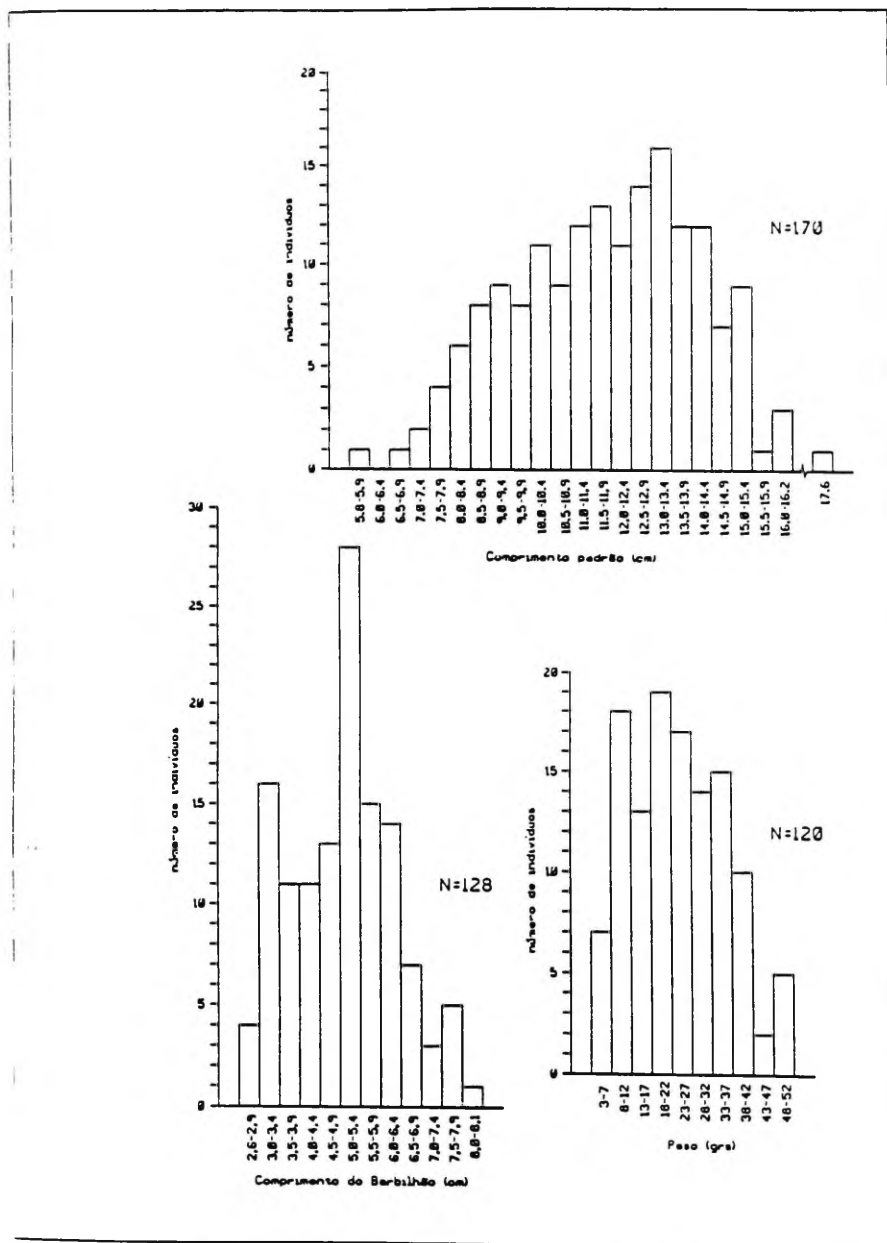


Gráfico 15. Regressões do barbilhão mentaniano contra o comprimento em *P. kronei* e *P. transitoria*

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimoGráfico 16. Frequências de distribuição das medidas de *Pimelodella kronei* no habitat

apenas tornaria o diâmetro vertical das órbitas um pouco maior as quais, conseqüentemente, ficariam mais próximas dorsalmente, o que diminuiria a distância interorbital

Com relação ao comprimento dos barbilhões (gráficos 13 a 15), verifica-se uma tendência à ocorrência de medidas menores nos exemplares maiores de *P. kronei*, principalmente das Areias. Uma provável explicação prende-se ao comportamento desses bagres. Através da marcação e recaptura, verificou-se que a quebra de barbilhões é frequente no habitat, e as observações do comportamento em cativeiro sugerem que a principal causa dessa quebra são os encontros agonísticos (Trajano, 1987). Os encontros mais prolongados dar-se-iam entre indivíduos maiores, uma vez que os menores tendem a fugir com maior frequência. Evitou-se medir barbilhões quebrados, porém é difícil detectar aqueles em processo de regeneração, a menos que se disponha de medidas anteriores. Provavelmente foi isso que levou Pavan (1945) à conclusão de que teria havido uma redução, inexplicável em termos da adaptação ao meio subterrâneo, nos barbilhões de *P. kronei*. Em nossa interpretação, não houve regressão filogenética, e sim uma maior frequência de quebra de barbilhões nesta espécie.

No gráfico 16 estão representadas as distribuições de frequências das medidas de comprimento padrão, comprimento do barbilhão maxilar direito, e peso, para os exemplares de *P. kronei* marcados na Caverna das Areias. Como o número de exemplares de *P. transitoria* aí capturados foi 10 vezes menor, não foi possível construir um gráfico semelhante para comparação. Pavan (op. cit.) apresenta as frequências de distribuição do comprimento padrão nas três amostras examinadas (64 exemplares de *P. kronei* das Areias, 64 das Bombas, e 71 de *P. transitoria*). Segundo esse autor, os indivíduos das duas populações de bagres cegos são, de um modo geral, maiores que seus parentes epigeos.

Essa é também a nossa impressão no que diz respeito à população das Areias; no entanto, os exemplares das Bombas em nossas amostras são, ao contrário, menores que os *P. transitoria*.

Quanto às medidas em si, também há uma certa discordância entre os dados que apresentamos e os de Pavan (op. cit.): enquanto a moda das frequências de distribuição do comprimento padrão de *P. kronei* das Areias situou-se, para este autor, na faixa de 10,0-11,0 cm, em nossa amostra a moda está na faixa de 13,0-13,5 cm (onde Pavan registrou um segundo pico de frequência, menor). Medimos animais vivos, anestesiados e, portanto, relaxados, ao passo que Pavan examinou basicamente exemplares fixados. A fixação e preservação alteram medidas como o comprimento, provocando

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

um encolhimento que varia com a espécie e a técnica de preservação, tendo sido registradas contrações da ordem de 1,0 - 6,8% do comprimento em vida (Parker, 1963). As diferenças de metodologia, no entanto, não explicam a amplitude da diferença acima mencionada, superior a 15,0%. Assim, em sendo representativas, as amostras indicam um aumento no tamanho médio dos exemplares de *P. kronei* das Areias entre a década de 40 e o presente.

Quanto aos caracteres merísticos, também não foram encontradas diferenças significativas. A nadadeira dorsal apresenta I + 6 raios nos três táxons, com um caso de I + 7 nas amostras de *P. transitoria* e de *P. kronei* das Areias e três casos de I + 7 na de *P. kronei* das Bombas. A anal apresenta 12 a 15 raios, sendo mais frequentes as contagens de 13 a 14 raios. As peitorais apresentam I + 8 a 9 raios, com um caso de I + 10 em cada uma das três amostras. As ventrais apresentam 6 raios, com um caso de 7 raios em cada uma das três amostras. O número de rastros do primeiro arco branquial variou de 6 a 11 (mais frequentes = 7 a 9) em *P. transitoria*, 7 a 11 (mais frequentes = 9-10) em *P. kronei* das Areias e 6 a 10 (mais frequentes = 9) em *P. kronei* das Bombas.

Pavan (1945) assinala a presença de 10 a 13 raios na nadadeira anal de *P. kronei* e 10 a 12 em *P. transitoria*. Não encontramos tais números; pelo que supomos, passaram despercebidos a esse autor os dois primeiros raios, geralmente encobertos pela pele.

Comentários sobre os olhos e a pigmentação

A regressão dos olhos e pigmentação nos bagres cavernícolas, porém não nos epigeos, indica claramente a ocorrência de processo evolutivo de especialização à vida hipógea: população(ões) de *P. transitoria* isoladas no meio subterrâneo em algum(ns) momento(s) do passado, teria sofrido modificações não compartilhadas pela população epigea remanescente, apresentando uma história evolutiva própria. Portanto, *P. kronei* e *P. transitoria* constituem espécies evolutivas válidas. Porém, conforme exposto acima, a especialização à vida cavernícola em *P. kronei* não teria envolvido modificações nas proporções corporais e caracteres merísticos normalmente utilizados na taxonomia dos pimelodídeos. Sob esse ponto de vista, tratam-se de espécies crípticas.

Analisando-se as descrições de *P. kronei* e *P. transitoria* (Eigenmann, 1917; Pavan, 1945, entre outros), constata-se que estes autores, embora com base em um número de caracteres menor que o utilizado no presente estudo,

reconheceram a ampla superposição dos caracteres externos das duas espécies e que nenhum deles utilizou tais caracteres, à exceção dos olhos e pigmentação, para separá-las. Porém, mesmo considerando-se estes dois caracteres, não é possível separar totalmente as populações devido à ocorrência de intermediários nas cavernas, onde *P. kronei* convive com *P. transitoria*.

No caso da pigmentação, dos 170 exemplares de *P. kronei* capturados pelo menos uma vez nas Areias para o projeto de marcação, 57 foram classificados como despigmentados e 91 como semi-pigmentados; os 22 restantes eram tão pigmentados quanto *P. transitoria*, embora nem todos apresentassem a faixa escura sobre a linha lateral, característica desta última. Estes dados discordam dos de Pavan (1945), que não registrou nenhum exemplar de *P. kronei* das Areias tão pigmentado quanto seu ancestral epigeo. Entre aqueles 170 indivíduos, 16 apresentavam olhos vestigiais visíveis externamente sendo que em dois casos (MZUSP 38.731, 38.732) tratavam-se de órgãos simétricos com estrutura aparentemente normal (presença de íris e cristalino), movimentos oculares também normais e tamanho quase igual ao dos de *P. transitoria*; estes exemplares foram identificados como *P. kronei* por serem despigmentados. Um outro indivíduo apresentava um olho único, de estrutura normal e diâmetro de aproximadamente 2/3 do de *P. transitoria*. Nos demais, os olhos vestigiais apareciam como vesículas amorfas pigmentadas, geralmente assimétricas quanto ao tamanho. Essa ausência de simetria no desenvolvimento ocular de peixes troglóbios com olhos vestigiais foi citada por Breder & Gresser (1941) para *Astyanax mexicanus*. Note-se que, na amostra de 132 exemplares de *P. kronei* examinados por Pavan (op. cit.), apenas 2 tinham olhos vestigiais visíveis externamente.

Estes dados indicam que olhos e pigmentação regredem independentemente. No caso de *P. kronei*, a regressão ocular foi mais acelerada, fenômeno também verificado em outros peixes troglóbios amplamente estudados, como *Astyanax mexicanus* e os *Amblyopsidae*. Nos *Trichomycterus* hipógeos de Minas Gerais, por outro lado, a pigmentação regrediu mais rapidamente (Carvalho & Pinna, 1986). Tais fenômenos podem estar relacionados a diferenças no número de genes envolvidos nos dois sistemas (Poulson, 1985): pelo menos no caso de *A. mexicanus* haveria menos genes para a pigmentação e, pela hipótese da ocorrência de regressão devido ao acúmulo de mutações neutras, quanto maior o número de genes em um sistema, maior a probabilidade de desorganização do mesmo.

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

Considerando-se a regressão independente de olhos e pigmentação e o fato de que, nas Areias, foram encontrados bagres despigmentados com olhos praticamente normais ao lado de bagres cegos tão pigmentados quanto os epigeos, nada impede que existam membros da população de *P. kronei* com olhos e pigmentação como os de *P. transitoria* e que tenham passado por exemplares desta última. Assim, vê-se que, na prática nem mesmo a combinação desses dois caracteres é segura para a separação total dos táxons.

A incidência de olhos normais nos exemplares nitidamente troglóbios (despigmentados), para os quais não haveria dúvidas quanto a serem membros do táxon cavernícola especializado, foi bastante baixa (dois em 57 indivíduos). Assim, espera-se que também sejam raros os casos de exemplares de *P. kronei* tanto com olhos como com pigmentação normalmente desenvolvidas. No entanto, o número de exemplares de *Pimelodella* com olhos e pigmentação normais coletados nas Areias não foi assim baixo (17 indivíduos, ao longo de dois anos de marcação e recaptura), e a maioria, senão todos, deve tratar-se de exemplares do táxon epigeo, *P. transitoria*. Estes animais estavam em boas condições físicas, bem nutridos, e, pelo menos teoricamente, seriam capazes de reproduzir-se no habitat cavernícola. Se *P. kronei* e *P. transitoria* constituírem uma única espécie biológica, é de se esperar que haja pleno inter-cruzamento na caverna, a exemplo do que ocorre nas grutas mexicanas, como a gruta La Chica (Avisé & Selander, 1972) e, possivelmente, Micos (Mitchell et al., 1977), nas quais as populações troglóbias de *Astyanax mexicanus* entraram em contacto com as epigeas, hidridando. Até o momento, não se pode comprovar tal inter-cruzamento entre *P. kronei* e *P. transitoria*, e, além disso, existem diferenças comportamentais que vão contra a idéia de se tratar de uma espécie biológica única: *P. kronei* apresenta uma atividade exploratória de superfície acentuada e perda dos hábitos criptobióticos, ao passo que *P. transitoria* é um animal tipicamente de fundo, fotóforo e que passa boa parte do tempo entocado.

Parentesco entre as populações hipógeas

Outra questão a ser discutida é a relação de parentesco entre as diferentes populações de *P. kronei*. Até o momento, foram encontrados derivados de *P. transitoria* com redução dos olhos e pigmentação em 5 cavernas (Trajano, 1987): Areias, Bombas, Corrego Seco, Alambari de Cima e Gurutuva; nas duas últimas foi coletado um único exemplar. As 5 cavernas localizam-se em uma mesma lente calcárea do Alto Ribeira, o que torna viável a hipótese de colonização única

com posterior dispersão subterrânea das populações troglóbias (que só excepcionalmente dispersariam via superfície - Howarth, 1983) Como a dispersão subterrânea normalmente só ocorreria em uma mesma lente calcária, se aquelas cavernas estivessem em lentes diferentes teríamos que aceitar a hipótese da ocorrência de colonizações múltiplas por um mesmo ancestral (no caso, *P. transitoria*), resultando em populações com alto grau de paralelismo em consequência à adaptação ao mesmo ambiente. Por outro lado, o fato das cavernas onde são encontrados os bagres cegos localizarem-se na mesma lente não exclui a possibilidade de colonizações múltiplas.

A questão do parentesco entre *P. kronei* das Areias e das Bombas e *P. transitoria* foi levantada por Pavan (1945) que, no entanto, na redescrição do táxon *P. kronei*, não faz distinção entre as duas populações. Segundo esse autor *P. kronei* das Areias seria mais próxima de *P. transitoria*, da qual teria derivado diretamente, que de *P. kronei* das Bombas; esta última, por sua vez, ter-se-ia originado de *P. transitoria* ou de *P. kronei* em fase de diferenciação ou já diferenciada nas Areias. Esta interpretação é claramente gradista uma vez que, se *P. kronei* das Bombas originou-se de uma população que já havia colonizado a caverna Areias, as semelhanças entre *P. transitoria* e *P. kronei* desta caverna seriam simplesiomorfias.

Considerando-se apenas as populações de *P. kronei* das Areias e das Bombas, existem duas hipóteses de parentesco: 1) tratam-se de populações irmãs da mesma espécie evolutiva, *P. kronei*, originadas em evento único de isolamento, na caverna Areias com posterior dispersão para as Bombas, ou vice-versa, ou ainda, em fenômeno típico de vicariância, em um sistema único interconectado abrangendo as duas cavernas (testes de coloração de águas das Areias com fluoresceína deixam aberta esta hipótese); 2) são resultado de colonizações independentes pelo mesmo ancestral, *P. transitoria*, e, portanto, não são mais aparentadas entre si que com relação a esta última, constituindo duas espécies evolutivas distintas, cripticas. Este raciocínio pode ser estendido para as outras três populações hipógeas de *P. kronei* conhecidas até o momento.

Conforme foi demonstrado no presente estudo, *P. transitoria* e *P. kronei* das Areias e de Bombas divergiram muito pouco e a análise da morfologia externa, assim como a citogenética (Almeida-Toledo et al, 1985), não forneceram dados suficientes para se excluir qualquer uma dessas hipóteses. O objetivo desta discussão é levantar a questão do parentesco entre as populações, que oferece aspectos

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

interessantes a ser pesquisados, expondo hipóteses que poderão ser testadas no futuro.

Em vista do acima exposto, parece-nos que, do ponto de vista taxonômico, a atitude mais razoável no momento é a manutenção da espécie troglóbia, *P. kronei* lato sensu, definida pela redução dos olhos e/ou pigmentação. Estudos futuros incluindo um maior número de caracteres (comportamentais, fisiológicos, moleculares), deverão esclarecer melhor os processos que resultaram no que conhecemos por bagres cegos de Iporanga, conhecimento este que se refletirá na taxonomia do grupo.

Caecorhambella brasiliensis versus *Pimelodella kronei*

Resta discutir a situação de *Caecorhambella brasiliensis*. Conforme já mencionado, existe, em quase todos os casos, superposição entre os caracteres de *P. kronei* (e, também, de *P. transitoria*) e os do holótipo de *C. brasiliensis* (tabela 1) Segundo Borodin (1927), o processo occipital não atinge a placa dorsal em *C. brasiliensis*, o que a afastaria de *Pimelodella* e aproximá-la-ia das espécies do gênero *Rhambella*. Examinamos este caráter em *P. kronei* e verificamos que é variável, sendo que, em alguns exemplares, o comprimento desse processo é similar ao do holótipo de *C. brasiliensis*. Não existe, portanto, um conjunto consistente de caracteres que sustentem a validade da espécie *C. brasiliensis*, que deve ser considerada um sinônimo de *P. kronei*.

Comentários sobre o tempo de isolamento de *P. kronei* no meio cavernícola

O grau de regressão nos caracteres troglóbóticos é usualmente considerado uma medida relativa do tempo de colonização e isolamento no meio hipógeo (Culver, 1982; Thines, 1969; Wilkens, 1986) Assim, as populações isoladas onde há intermediários quanto a caracteres relacionados à vida hipógea poderiam ser considerados troglóbicos recentes, como seria o caso de *Rhambdia reddelli*, *Lucifuga spelaeotis* e *Poecilia mexicana* (Wilkens, op. cit.), e também de *P. kronei*.

Por outro lado, a presença de intermediários também poderia ser resultado de hibridação, mesmo que limitada, entre populações troglóbicas bem estabelecidas e seus ancestrais epigeos. De um modo geral, é difícil distinguir, no estudo da evolução cavernícola, um processo evolutivo em

status nascenti, caracterizado pela alta variabilidade, da hibridação. Nos raros casos em que se encontrou uma resposta a essa questão, como no da população de *A. mexicanus* da gruta la Chica, que é híbrida (Avisé & Selander, 1972), isso foi possível graças a estudos de genética e biologia molecular. As dificuldades em se resolver esse problema estão bem ilustradas no caso da população de *A. mexicanus* da gruta de Micos, para a qual ainda não há concordância quanto ao fato da presença de intermediários ser resultado de hibridação (Schemmel, 1974; Mitchell et al., 1977) ou de um processo evolutivo em estado inicial (Wilkins & Burns, 1972; Wilkens, 1976).

Os dados disponíveis para *P. kronei* até o momento não permitem responder com segurança essa questão. No entanto, a raridade de intermediários quanto aos olhos, em oposição à predominância de animais semi-pigmentados, sugere que a hibridação não seria extensiva (caso contrário, esperar-se-ia um número maior de bagres com olhos vestigiais na caverna), não respondendo pela totalidade dos intermediários. Acreditamos, assim, que a presença de intermediários indique que *P. kronei* é um troglóbio recente, independentemente do fato de ter espejado ou não. Considerando-se a interpretação de Bechler (1983) para a redução da agressividade no meio cavernícola, o alto grau de agressividade em *P. kronei* das Areias (Trajano, 1987) corroboraria a idéia de se tratar de um troglóbio recente.

O modelo alopátrico de especiação (e de diferenciação de populações) é o mais aceito também para organismos cavernícolas (Culver, 1982), o que nos leva à questão da época do isolamento.

Segundo Moore & Sullivan (1978), todas as cavernas calcáreas importantes conhecidas, incluindo aquelas encaixadas em rochas pré-Cambrianas (caso das grutas do Alto Ribeira), têm idade inferior a 10^7 anos. A maior parte das estimativas do tempo de isolamento das populações troglóbias, particularmente daquelas que invadiram o meio subterrâneo diretamente a partir de corpos d'água epigeos e não via meio intersticial (caso de *P. kronei*), é da ordem de 10^3 a 10^4 anos (Culver, 1982). No caso das populações hipógeas de *A. mexicanus*, a estimativa é ainda menor, da ordem de 10^4 anos ou menos (Mitchell et al. 1977).

Em vista do grau relativamente pequeno de diferenciação morfológica de *P. kronei* em relação a *P. transitoria* e da variabilidade observada nos caracteres ligados à vida hipógea, indicando tratar-se de um troglóbio recente, é razoável supor-se que o isolamento desses bagres em cavernas ocorreu durante o Pleistoceno.

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

Uma hipótese razoável quanto aos eventos que teriam levado ao isolamento baseia-se nos ciclos glaciais, cujos efeitos na fauna cavernícola terrestre são amplamente reconhecidos (Barr, 1968; Culver, 1982). Segundo Ab Saber (1977) e outros, há amplas evidências de um dessecamento geral da América do Sul durante os períodos glaciais, particularmente em certas regiões, que constituiriam corredores de formação aberta, isolando áreas de mata. Há também evidências de que o Vale do Ribeira estaria em um desses corredores: postulação de refúgios de mata ao norte, separados daqueles ao sul do Ribeira (Jackson, 1978; Kinzey, 1982); ocorrência, nas cavernas do Alto Ribeira, de fósseis de grandes mamíferos, como megatérios, gliptodontes e toxodontes, possivelmente associados a formações abertas (Lino et al, 1979).

Durante esses períodos de seca, teria havido um rebaixamento do lençol freático, e rios atualmente perenes (como o rio das Areias) poderiam ter se tornado intermitentes, ficando os ancestrais de *P. kronei* isolados em corpos d'água descontínuos no interior das cavernas, os quais representariam o afloramento do lençol freático rebaixado. Fenômeno semelhante pode ser observado ainda hoje em uma das galerias da caverna das Areias, onde existem poças isoladas que normalmente não secam, nas quais são encontrados peixes e outros organismos aquáticos; no entanto, as inundações periódicas relativamente frequentes, por rios que apresentam percursos parcialmente epigeos, provavelmente não permitiria, nas condições climáticas atuais, um isolamento desses organismos no habitat cavernícola.

Uma situação de habitat aquático hipógeo descontínuo, alimentado apenas ocasionalmente por rios intermitentes, é observada atualmente na gruta do Salitre, município de Campo Formoso, Bahia (P.C. Boggiani, comun. pess). Lagos subterrâneos representando o afloramento do lençol freático ocorrem também em cavernas do município de Bonito, Mato Grosso do Sul, como a gruta do Lago Azul e Abismo das Anhumas, que abrigam uma interessante fauna cavernícola. Essas cavernas possivelmente exemplifiquem o que ocorreu nas grutas do Alto Ribeira durante os períodos de seca dos ciclos glaciais do Pleistoceno.

Le Bret (1975) nota a importância de eventos geológicos, como o rebaixamento do nível das águas da bacia do Ribeira, no isolamento das populações que deram origem aos troglóbios atuais, embora não associando com épocas determinadas.

P. kronei, carnívoro generalizado, alimenta-se de invertebrados cavernícolas e epigeos, estes últimos

carreados para o interior das cavernas pelas águas que aí penetram (Trajano, 1987); mesmo os cavernícolas dependem basicamente de nutrientes importados do meio epigeo. Assim, com a descontinuidade do habitat aquático, haveria também uma diminuição no aporte de alimento (limitado às águas de infiltração e enxurradas esporádicas) acarretando um declínio no tamanho das populações isoladas no meio subterrâneo ("efeito gargalo"), o que aceleraria os processos evolutivos, seja por acúmulo de mutações neutras (caracteres regressivos), seja por seleção, favorecendo a fixação de novos genes (caracteres progressivos e, possivelmente, também os regressivos)

REFERÊNCIAS

- AB SABER, A.N., 1977. Espaços ocupados pela extensão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclima*, São Paulo 3:1-18
- ALMEIDA-TOLEDO, L.F., E. TRAJANO, S.A. TOLEDO F^o, & F. FORESTI 1985. Análise citogenética comparativa entre o peixe cego, *Pimelodella kronei*, das grutas de Iporanga (SP) e seu presumível ancestral, *Pimelodella transitoria*. In: Reunião Anual da SBPC, 37^a, Belo Horizonte, Resumos. *Cienc. Cult.*, São Paulo, 37(7):777
- AVISE, J.C. & R.K. SELANDER. 1972. Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*. *Evolution* 26(1):1-19.
- BARR, T.C. 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. In: Dobzansky, T., Hecht, M. K. & Steere, W.C. (eds) *Evol Biol* 2:35-102
- BECHLER, D. L. 1983. The evolution of agonistic behaviour in *Amblyopsidae* fishes. *Behav. Ecol Sociobiol* 12:35-42
- BORODIN, N. A. 1927. A new blind catfish from Brazil. *Am. Mus. Novit.* 263:1-5
- BREDER, C. M. JR. 1944. Ocular anatomy and light sensitivity studies on the blind fish from Cueva de los Sabinos, México. *Zoologica*, N.Y. 29(13):131-44
- BREDER, C. M., JR. & E.B. GRESSER. Correlations between structure eyes defects and behaviour in the mexican blind Characin. *Zoologica*, N.Y. 26(16):123-31
- BRITSKI, H.A., Y SATO & A.B.S. ROSA. 1984. Manual de identificação de peixes da região de Três Marias. Câmara dos Deputados, CODEVASF, Brasília

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

- CARVALHO, A.M. & M.C.C. PINNA. 1986. Estudo de uma população hipógea de *Trichomycterus* (Ostariophysi, Siluroidei, Trichomycteridae) da gruta Olhos d'Água, MG. *Espeleo-Tema. Soc. Bras. Espeleol.* 15:53-64
- CULVER, D. 1982. *Cave life: Evolution and Ecology*. Harvard Univ. Press. Cambridge, 189 p.
- EIGENMANN, C.H. 1917 *Pimelodella* and *Typhlobagrus*. *Mem. Carnegie Mus.* 7(4):229-58
- HASEMAN, J.D. 1911. Description of some new species of fishes and miscellaneous notes on others obtained during the expedition of the Carnegie Museum to Central South America. *Ann. Carnegie Mus.* 7:315-28
- HOWARTH, F. G. 1983. Ecology of cave arthropods. *A. Rev. Ent.* 28:365-89
- HUBBS, C. L., 1938. Fishes from the caves of Yucatan. *Publs. Carnegie Instn.* 491:261-95
- JACKSON, J. F. 1978 Differentiation in the genera *Enyalius* and *Strobilurus* (Iguanidae): Implications for Pleistocene climatic changes in Eastern Brazil. *Arq. Zool.*, São Paulo 30(1):1-79
- KINZEY, W. G. 1982. Distribution of primates and forest refuges. In: Prance, G.T. (ed) *Biological diversification in the Tropics*. Columbia Univ Press, N.Y.
- KRONE, R. 1898. As grutas calcáreas de Iporanga. *Revta Mus. Paulista* 3:477-500
- LE BRET, M., 1963. Grottes du Val du Rio Ribeira. *Spelunca*, Paris 4:31-42
- LE BRET, M. 1975. Merveilleux Brésil souterrain. *Editions de l'Octogone*, Vestric 235 p.
- LEONARDOS, O. H., 1937 O bagrinho das grutas de Iporanga. *Uiara*, 1(1):30-2
- LINO, C. F. & ALLIEVI, J. 1980. *Cavernas brasileiras*. Ed. Melhoramentos, São Paulo, 168 p.
- LINO, C.F., DIAS NETO, C.M., TRAJANO, E., GUSSO, G.L.N., KARMANN, I & RODRIGUES, R. 1979. Paleontologia das cavernas do Vale do Ribeira. Exploração I. Abismo do Fóssil (SP-145) Resultados parciais. In: *Simpósio Regional de Geologia*, 2., Rio Claro, Atas 1:257-68
- MAYR, E. 1977 *Populações, espécies e evolução*. Cia. Ed. Nacional, EDUSP, São Paulo. 486 p.
- MICHELL, R.W., RUSSEL, W.H. & ELLIOTT, W.R. 1977 Mexican eyeless Characin fishes, genus *Astyanax*: Environment, distribution, and evolution. *Spec. Publs. Mus. Texas Tech Univ.* 12:1-89
- MOORE, G.W. & SULLIVAN, G. N. 1978. *Speleology*. Cave Books, St. Louis.

- NORMAN, J.R. 1926. A new blind catfish from Trinidad, with a list of the blind cave fishes. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser 9, 18:324-31
- OLIVEIRA, C., TOLEDO, L.F.A., FORESTI, F., BRITSKI, H. A. & TOLEDO, S. DE A. F^e. 1988. Chromosome formulae of Neotropical freshwater fishes. *Revta Bras. Genet.* 11(3):577-624
- PARKER, R. R. 1963. Effects of formalin on length and weight of fishes. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 20(6):1441-55
- PAVAN, C. 1945. Os peixes cegos das cavernas de Iporanga e a Evolução. *Bolm. Fac. Filos. Cienc Letr. Univ. S. Paulo* 79, *Biol geral* 6:1-104
- PAVAN, C. 1946. Observations and experiments on the cave fish *Pimelodella kronei* and its relatives. *Am. Nat.* 80:343-61
- PFEIFFER, W. 1970. Über die Schreckstoffzellen der Siluriformes (Ostariophysi, Pisces). *Anat. Anz.* 126:113-9
- POULSON, T.L. 1985. Evolutionary reduction by neutral mutations: Plausability arguments and data from Amblyopsid fishes and Linyphiid spiders. *NSS. Bull* 47(2):109-17
- RIBEIRO, A.M. 1907 Uma novidade ichthyologica. *Kosmos. Rio de Janeiro* 4(1)
- RIBEIRO, A. M. 1911 Fauna brasiliensis: Peixes. *Arq Mus. Nac.*, Rio de Janeiro 16:1-504
- SADOGLU, P. 1967 The selective value of eye and pigment loss in Mexican cave fish. *Evolution* 21(3):541-9
- SCHEMMEL, C. 1974. Ist die cavernicole Micos - Populations von *Astianax mexicanus* (Characidae, Pisces) Hybriden Ursprungs? *Mitt Hamb. Zool Mus. Inst.* 71:193-202
- STEWART, D.J & PAVLIK, M.J 1985. Revision of *Cheirocerus* (Pisces:Pimelodidae) from tropical freshwaters of South America. *Copeia*, 1985(2):356-67
- THINES, G. 1955. Les poissons aveugles. I Origine, taxonomie, répartition géographique, comportement. *Annals. Soc. R. Zool Belg.* 86:1-128
- THINES, G. 1969 *L evolution régressive des poissons cavernicoles et abyssaux.* Masson et Cie., Paris, 394 p.
- TRAJANO, E. 1987 Biologia do bagre cavernicola, *Pimelodella kronei* e de seu provavel ancestral, *Pimelodella transitoria* (Siluriformes, Pimelodidae) Universidade de São Paulo, São Paulo, Instituto de Biociências. Tese de doutoramento.
- WILEY, E.O. 1981 *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics.* John Wiley & Sons, N.Y 439 p.

Pimelodella kronei (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo

- WILKENS, H. 1971 Genetic interpretation of regressive evolutionary processes: Studies on hybrid eyes of two *Astyanx* cave populations (Characidae: Pisces) *Evolution* 25(3):530-44
- WILKENS, H. 1976. Genotypic and phenotypic variability in cave animals: Studies on a phylogenetically young cave population on *Astyanax mexicanus* (Filippi) (Characidae, Pisces) *Annals Spéléol* 31:137-48
- WILKENS, H. 1986. The tempo of regressive evolution: Studies of the eye reduction in stygobiont fishes and decapod crustaceans of the Gulf Coast and West Atlantic region. *Stygologia* 2(1/2):130-43
- WILKENS, H. & R. J BURNS. 1972. A new *Anoptichtys* cave population (Characidae, Pisces) *Annals Spéléol* 27(1):263-70

