

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

BOLETINS DA FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS

LXXIX

Biologia Geral N^o 6



1945

Os Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo são editados pelos Departamentos das suas diversas secções.

Toda correspondência deverá ser dirigida para o Departamento respectivo da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras — Caixa Postal 105-B, S. Paulo, Brasil.

The "Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de S. Paulo" are edited by the different departments of the Faculty.

All correspondence should be addressed to the Department concerned, Caixa Postal 105-B, São Paulo, Brazil.

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Reitor:

Prof. Dr. Jorge Americano

Diretor da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras:

Prof. Dr. André Dreyfus

Secretária:

Exma. Sra. D. Ismenie Glasser Junqueira

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA GERAL

Prof. Dr. André Dreyfus

Dra. Rosina de Barros — 1.º Assistente

Dr. C. Pavan — 2.º Assistente

Snr. Antonio Brito da Cunha — 3.º Assistente

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

BOLETINS DA FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS

LXXIX

Biologia Geral N^o 6



1945

***Os peixes cegos das cavernas
de Iporanga e a evolução***

Os peixes cegos das cavernas de Iporanga e a evolução

CRODOWALDO PAVAN

Assistente de Biologia Geral
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade
de São Paulo.

Novembro de 1944

Dedicada a

minha avó

Elisa U. Pavan.

P R E F Á C I O

Estudos sôbre o *Typhlobagrus kronei* *) foram iniciados no ano de 1933, quando então o Dr. Othon Leonardos cedera ao Prof. André Dreyfus alguns animais que colhera em uma de suas excursões ao município de Iporanga. Achando o material de grande interesse, tentou o Prof. Dreyfus mantê-lo no laboratório. Em aquário improvisado na Faculdade de Medicina conseguiu fazer com que alguns desses animais vivessem certo tempo. Os mortos e os que vieram a morrer, fixou-os em formol. Dos que viveram no laboratório pode concluir que a ação da luz provocava um acréscimo de pigmento no animal. Nos mortos e fixados (animais que serviram para ilustrar algumas de suas conferências) verificou a presença de animais com vestígios de olhos.

Embóra interessado no estudo desse material, teve o Prof. Dreyfus que abandonar tal idéia uma vez que lhe faltava tempo, possibilidade de conseguir novo material e lugar onde mantê-lo. Conservou assim o material fixado em formol, à espera de uma possibilidade para estudá-lo.

Precisando de um assunto para minha tése de doutoramento, foi-me dado pelo Prof. Dreyfus: — “O estudo dos peixes cegos do Iporanga”. Desse material tinha os seguintes dados:

(*) Espécie de peixe da família Pimelodidae, é cego, vive em grutas e tem como provavel ancestral, o *Pimelodella transitoria*, animal da mesma família, que vive em rio aberto e é vulgarmente chamado Mandi-chorão.

- a) — Procedência.
- b) — Sob a ação da luz há um acréscimo de pigmento.
- c) — Alguns dos exemplares apresentavam vestígios de olhos.

Empreendemos então algumas excursões à região das grutas. Estas excursões foram grandemente auxiliadas por várias repartições públicas, tais como: Departamento de Produção Animal, Instituto Butantan, Departamento de Zoologia da Secretaria da Agricultura e também por particulares: Laminação Nacional de Metais. Auxílio não menor nos foi prestado pelo pessoal da Sociedade de Mineração Furnas bem como pela população em geral da região das grutas. Apraz-nos por isso declarar aqui que foi para nós um grande prazer a realização dessas excursões. A todos que nos auxiliaram e especialmente aos colegas de laboratório que tanto nos ajudaram antes, durante e depois das excursões, seja na coleta do material, seja na realização de serviços fotográficos, bem como dactilografia e revisão, cujos nomes não declino para não ferir-lhes a modestia, meu mais sincero muito obrigado.

Aqui ficam meus agradecimentos ao Prof. Dreyfus pela sua orientação segura e grande interesse tomado na execução de meu trabalho.

Não quero deixar de citar o nome do Prof. Th. Dobzhansky cujos conselhos preciosos me foram também de grande valia.

INTRODUÇÃO

O estudo do problema da Evolução é longo e complexo. Pretender numa introdução a uma tese de doutoramento fazer uma exposição e crítica da evolução seria antes de tudo um disparate. O número de trabalhos sobre a matéria é tão vasto que nem mesmo uma lista bibliográfica seria desculpavel. O nosso fim é muito outro: nesta introdução discutiremos apenas alguns pontos que interessam ao nosso trabalho.

Dividamos a história da evolução em três fases distintas.

1.a — *Pré Darwiniana.*

E' uma fase essencialmente especulativa.

Vestígios dela podem ser admitidos desde os tempos mais remotos e chega em seu apogeu com Lamarck. Dos dois últimos séculos devemos destacar como principais propagadores da ideia da evolução, Buffon, Erasmo Darwin e Geoffroy St. Hilaire, além de outros. Lamarck foi o grande defensor do papel do uso e desuso na evolução, bem como da ideia da transmissão hereditária dos caracteres adquiridos. Muito propenso à especulação, deixou além de idéias importantes relativas ao problema evolutivo, sistemática e Biologia em geral, muitas hipóteses fantásticas. Defendendo idéias transformistas em um meio fixista encabeçado por Cuvier, e não tendo base sólida onde apoiar suas hipóteses, não foi levado muito a sério pela maioria de seus contemporâneos. Suas idéias por isso só foram reconhecidas muitos anos após sua morte.

2.a — Fase Darwiniana.

Caracterizada pela especulação baseada na comparação.

Começou com Charles Darwin, neto de Erasmo Darwin. Espírito claro, observador incomparável, teve o mérito de discutir o problema, baseado em grande número de fatos tomados à natureza. Procurou colher o maior número possível de dados, para com eles esteiar suas idéias e evidenciar de uma maneira clara o processo evolutivo. Muito metuculoso, só concluía alguma cousa, depois de ter elementos suficientes para isso. Podemos avaliar esse método de trabalho por suas próprias palavras: - "Espero possa ser excusado por entrar nestes pormenores pessoais, pois que eu os dou para demonstrar que não fui apressado ao chegar a uma conclusão" (Darwin-Huxley, pg. 36).

Selecionando muito bem os dados colhidos à natureza, dotou a sua teoria de bases concretas, encontrando adeptos na maioria dos naturalistas da segunda metade do século passado. Orientados pelas idéias de Darwin os naturalistas passaram a encontrar na natureza, cada vez mais, excelentes dados para a defeza da nova teoria. Quanto mais descobertas eram feitas em Anatomia comparada, Paleontologia, Embriologia, etc., mais sólida ficava, pois que todos os novos fatos concordavam geralmente com a evolução e eram explicáveis por ela. Um dos dados mais importantes em que se baseava a nova teoria, era a variação apresentada pelos seres vivos na natureza, sôbre a qual agia a "seleção naturalâ. Variações, no emtanto, cuja origem permanecia obscura. Darwin, admitindo a transmissão hereditária dos caracteres adquiridos como um fato estabelecido, poucas vezes tentou explicar as causas das variações. Quando o fez, baseou-se em idéias lamarckistas, o que pôde ser visto quando

tentou explicar a possível origem dos órgãos rudimentares: "Parece-me provável que a falta de uso é a causa principal deste fenómeno de atrofia, e, em resumo, que esta falta de uso determinou embora muito lentamente e muito gradualmente, a diminuição, cada vez maior do órgão, até que êle se tornou rudimentar" (pg. 537, *L'origine des Espèces*).

Lamarck ao tentar dar conta das possíveis causas dessas variações naturais, tinha lançado mão de forças internas, que faziam com que os órgãos se modificassem adaptando-se ao meio.

Faculdade de Filosofia
Ciências e Letras
Biblioteca Central

3.a — *Fase Post-darwiniana ou atual*

Fase essencialmente experimental.

Começa com a genética, que segundo Caullery (1937) se originou em 1900, da união de três ordens de dados: o estudo experimental das variações, a "teoria das mutações" e a redescoberta das leis de Mendel. Um dos primeiros impulsos dados a esse novo ramo da Biologia, deve-se principalmente a Hugo de-Vries, que foi o creador da "Teoria das mutações" e um dos redescobridores das leis de Mendel. Tendo esse autor trabalhado em material desfavorável para o estudo das "mutações" pela sua grande complexidade (*Oenothera lamarckiana*) tirou conclusões que anos depois foram consideradas erradas em parte. Para de-Vries, o "processo evolutivo" dava-se unicamente pelas "mutações", que para êle, eram raras e tidas como saltos bruscos e bem definidos. Reconhecendo alguns anos depois (1912) que apenas as mutações não podiam explicar o "processo evolutivo", admitiu que além delas agiam tambem a seleção natural e a "ortogênese".

Hoje acreditamos ainda, que só as "mutações" não explicam esse fenómeno, e que como disse Sewall Wright, "mutações" ocorridas isoladamente podem dar uma "sé-

2.a — Fase Darwiniana.

Caracterizada pela especulação baseada na comparação.

Começou com Charles Darwin, neto de Erasmo Darwin. Espírito claro, observador incomparável, teve o mérito de discutir o problema, baseado em grande número de fatos tomados à natureza. Procurou colher o maior número possível de dados, para com eles esteiar suas idéias e evidenciar de uma maneira clara o processo evolutivo. Muito meticoloso, só concluía alguma cousa, depois de ter elementos suficientes para isso. Podemos avaliar esse método de trabalho por suas próprias palavras: - "Espero possa ser excusado por entrar nestes pormenores pessoais, pois que eu os dou para demonstrar que não fui apressado ao chegar a uma conclusão" (Darwin-Huxley, pg. 36).

Selecionando muito bem os dados colhidos à natureza, dotou a sua teoria de bases concretas, encontrando adeptos na maioria dos naturalistas da segunda metade do século passado. Orientados pelas idéias de Darwin os naturalistas passaram a encontrar na natureza, cada vez mais, excelentes dados para a defeza da nova teoria. Quanto mais descobertas eram feitas em Anatomia comparada, Paleontologia, Embriologia, etc., mais sólida ficava, pois que todos os novos fatos concordavam geralmente com a evolução e eram explicáveis por ela. Um dos dados mais importantes em que se baseava a nova teoria, era a variação apresentada pelos seres vivos na natureza, sobre a qual agia a "seleção naturalâ. Variações, no entanto, cuja origem permanecia obscura. Darwin, admitindo a transmissão hereditária dos caracteres adquiridos como um fato estabelecido, poucas vezes tentou explicar as causas das variações. Quando o fez, baseou-se em idéias lamarckistas, o que pôde ser visto quando

tentou explicar a possível origem dos órgãos rudimentares: "Parece-me provável que a falta de uso é a causa principal deste fenómeno de atrofia, e, em resumo, que esta falta de uso determinou embora muito lentamente e muito gradualmente, a diminuição, cada vez maior do órgão, até que êle se tornou rudimentar" (pg. 537, *L'origine des Espèces*).

Lamarck ao tentar dar conta das possíveis causas dessas variações naturais, tinha lançado mão de forças internas, que faziam com que os órgãos se modificassem adaptando-se ao meio.

Faculdade de Filosofia
e Letras
Biblioteca Central

3.a — Fase *Post-darwiniana* ou atual

Fase essencialmente experimental.

Começa com a genética, que segundo Caullery (1937) se originou em 1900, da união de três ordens de dados: o estudo experimental das variações, a "teoria das mutações" e a redescoberta das leis de Mendel. Um dos primeiros impulsos dados a esse novo ramo da Biologia, deve-se principalmente a Hugo de-Vries, que foi o creador da "Teoria das mutações" e um dos redescobridores das leis de Mendel. Tendo esse autor trabalhado em material desfavorável para o estudo das "mutações" pela sua grande complexidade (*Oenothera lamarckiana*) tirou conclusões que anos depois foram consideradas erradas em parte. Para de-Vries, o "processo evolutivo" dava-se unicamente pelas "mutações", que para êle, eram raras e tidas como saltos bruscos e bem definidos. Reconhecendo alguns anos depois (1912) que apenas as mutações não podiam explicar o "processo evolutivo", admitiu que além delas agiam tambem a seleção natural e a "ortogênese".

Hoje acreditamos ainda, que só as "mutações" não explicam esse fenómeno, e que como disse Sewall Wright, "mutações" ocorridas isoladamente podem dar uma "sé-

rie de fantasias” e não evolução. O fator responsável para corrigir essa situação, seria a “seleção natural”, que regularia a proporção dos vários caracteres hereditários nos indivíduos de uma população.

Essas “mutações”, que já tinham sido notadas por Darwin, mesmo antes de de-Vries, denominando-as “sports” ou “variações singelas” (single variations), não tinham sido consideradas por êle como um elemento importante para a evolução, pois os indivíduos que as transportavam eram desfavorecidos, e mesmo quando favoráveis, elas se diluiriam no seio da população, desaparecendo logo a seguir.

Mais detalhes sobre essas “mutações”, assim como mais alguns esclarecimentos, foram obtidos depois de 1910, quando T. H. Morgan e seus colaboradores iniciaram seus trabalhos em *Drosophila melanogaster*.

A genética, desde seus primórdios, quando seu problema central era apenas o estudo da herança, já se preocupava com o problema da evolução, tentando explicá-lo experimentalmente. Os genéticos que trabalharam neste campo, tiveram sempre que se haver com a seguinte questão: — os resultados obtidos por experiências de laboratório, repetir-se-iam na natureza? Alguns naturalistas acreditavam serem as “mutações gênicas”, artefatos de laboratório, só existindo na natureza como um caso patológico. Era frequente a pergunta: se as “mutações” são tão abundantes, porque razão tão raramente são encontradas na natureza?

Tais mutantes (E. Lutz, 1911; A. H. Sturtevant, 1915) podiam também ser considerados como casos patológicos naturais. Esse aparente paradoxo, que parecia uma contradição à genética, teve sua explicação a partir de 1925 com os trabalhos de S. S. Tschetwerikoff. Sendo, como é sabido, a maioria dos gens mutantes recessivos, eles podem existir numa população em indivíduos heterozigotos, sem que manifestem seus efeitos. No esta-

do homozigoto, não são encontrados, por serem geralmente menos adaptados que os gens selvagens que lhes deram origem. Portanto ao aparecer um indivíduo homozigoto para o gen mutante, com grande probabilidade, êle será eliminado na concorrência com seus semelhantes heterozigotos ou puros para o gen silvestre. O fato de que em geral os mutantes sejam menos viáveis ou menos adaptados que o tipo silvestre, é relativamente facil de se entender, uma vez que o indivíduo que existe hoje, é o produto de uma longa seleção feita pela natureza, desde os seus mais remotos ascendentes. E' portanto um produto ótimo que dificilmente encontra um superior, mas quando o encontra provavelmente cede seu lugar a êle. A clássica imagem do relógio nos dá uma idéia mais clara da razão de serem em geral os mutantes desfavoráveis. Imagine-mos que se toma um relógio e que se lhe faça uma modificação qualquer ao acaso. A probabilidade de uma melhora é muitíssimo menor de que a hipótese inversa.

Métodos genéticos iniciados por S. S. Tschetwerikoff, demonstraram ser verdadeira a afirmação de que existem na natureza grandes quantidades de gens mutantes em indivíduos heterozigotos. Esses métodos, que foram continuados por Dubinin e sua escola, Timofeef-Ressovsky, J. B. S. Haldane, C. Gordon, Th. Dobzhansky, Sewall Wright e outros, nos dão grande número de dados confirmando a afirmativa de S. S. Tschetwerikoff.

Essa capacidade dos seres vivos poderem armazenar gens recessivos inconvenientes no seu patrimônio hereditário, sem que eles mostrem seus efeitos, embora seja uma desvantagem, pois acumula na população grande quantidade de gens ruins, pode ser vantajosa desde que haja mudança de meio. Um gen mutante que num determinado meio é desfavorável relativamente ao gen silvestre, pôde se mostrar favoravel em um meio diferente. Isso foi provado por A. M. Banta e T. R. Wood na *Daphnia longispina*. Nêste pequeno crustáceo ocorreu uma mutação que

na temperatura normal em que vive o animal selvagem é semi-letal, mas se mostrou ótima a uma temperatura alta que é quasi fatal para o tipo ancestral.

Vemos com isso, portanto, que não podemos dizer se um certo gen é bom ou mau sem primeiro determinarmos o meio no qual êle vai agir. Os gens têm um ótimo de reação para uma determinada condição do meio, e além disso reagem favoravelmente, também a algumas variações dessas condições. O conjunto das reações de cada gen de um organismo nos vários meios, determina a "norma de reação" desse organismo. Essa "norma de reação" será portanto alterada toda a vez que se der uma modificação no comportamento de um dos gens. A "norma de reação" é responsável pelo fenotipo do indivíduo, que em geral na natureza, é bem adaptado ao meio em que vive. Isso entende-se facilmente, pois o indivíduo adquiriu um certo fenotipo, que há de ser compatível com as exigências da "seleção natural", se ao organismo couber sobreviver. Os efeitos da "seleção natural" variarão, segundo o patrimônio hereditário e o meio em que vive o animal. Assim como deram resultados diversos nas várias épocas da evolução da terra, podem hoje dar diferentes resultados, em diferentes lugares da terra. A primeira afirmativa pode ser exemplificada pelos fósseis, e a última pelas raças geográficas, assim como pela fauna cavernícola.

A importância e o sucesso da teoria das mutações de de-Vries, embora tivesse erros ao ser emitida, fizeram com que durante muito tempo se acreditasse que a evolução das espécies se desse por saltos bruscos.

Tanto Johannsen (1909) quanto Morgan (1918) já tinham observado no feijão e na *Drosophila* respectivamente, a existência de grande número de mutações de efeito aparentemente insignificante. A E. Baur (1924-1925) no entanto devemos a idéia de que essas "pequenas mutações" (Kleinmutationen, frequentes no *Antirrhinum*)

podem ter papel importante no processo evolutivo. Essa idéia foi mais tarde apoiada por Timofeef-Ressovsky em trabalhos realizados com Raio X em *Drosophila melanogaster*, e por outros que trabalharam baseados em dados teóricos como R. Goldschmidt, Sewall Wright, R. Fisher, H. J. Muller, East e J. B. S. Haldane (Bibl. em Dobzhansky, 1941).

Trabalhos recentes sobre cruzamentos interraciais e interespecíficos, mostraram que as diferenças entre as raças e espécies, são devidas à colaboração de numerosos gens, cada um dos quais tem um pequeno efeito sobre o fenotipo. Com essa nova concepção do mecanismo do processo evolutivo, voltamos a pensar como Darwin quando admitia que a evolução se dá por pequenas etapas, e de uma maneira contínua em oposição à teoria corrente da evolução por saltos bruscos que predominou com a teoria das mutações. Goldschmidt (1940) voltou a admitir a idéia de que as novas espécies eram produzidas de uma maneira drástica pelas chamadas “mutações sistêmicas” (systemic-mutation). No entanto, até hoje nem Goldschmidt nem qualquer outro autor pode fornecer um único exemplo de tais “mutações sistêmicas”. A “seleção natural”, que para Darwin permitia a criação de novos tipos e se destinava a destruir os indivíduos mal adaptados, passou a ter um outro sentido: — não-perpetuação de certos tipos e fator responsável pela regulação das várias proporções dos caracteres hereditários, em uma determinada população.

Vimos então que a origem das variações, são as “mutações gênicas” (ou cromosômicas). Essas mutações proporcionam à seleção o material sobre o qual ela irá agir. Podemos então definir evolução como uma mudança na frequência dos gens (ou estruturas cromosômicas).

Além desses dois processos citados (“mutação” e “seleção natural”) responsáveis pela mudança da frequência dos gens em uma certa população que se reproduz

sexualmente por fecundação cruzada, Sewall Wright admite ainda outro, no qual esses dois primeiros não tem papel direto de ação. Nesse processo, que Dobzhansky propoz chamar "oscilação genética" (Genetic drift de Wright) e que só ocorre em pequenas populações, o único fator responsável pela mudança das frequências dos gens, seria o "acaso". Sendo uma variação, ao acaso, pode favorecer a ação de um gen mau, aumentando sua frequência, como prejudicar os gens bons, diminuindo por conseguinte a frequência destes. Esse processo explicaria ainda a razão de algumas populações diferirem entre si na incidência de certos gens "neutros".

Nesse processo o acaso agiria de modo a causar o desaparecimento de um gen ou a diminuição de sua frequência em uma população pequena e não o poderia fazer em uma grande.

Dubinín e Romanshoff (apud Dobzhansky — 1941) dão-nos um modelo interessante para mostrar a simples ação do acaso, agindo no sentido de tornar homogênea uma população inicialmente heterogênea. Uma caixa contendo 100 peças iguais cada uma com um número diferente, simula uma população heterogênea de 100 indivíduos. Tiremos da caixa ao acaso 25 peças, são os indivíduos que morreram sem se reproduzir. Para compensar esta perda e manter constante o número total (100) precisaremos recolocar 25 novas peças. Isso é feito da seguinte maneira, que visa simular o que ocorre na reprodução: retiram-se do saldo de 75, mais 25 peças. Cada uma delas tem um certo número. Numeremos então com estes 25 números, 25 novas peças. Assim, teremos cada peça em duplicata. Isso representa o aparecimento por reprodução, de uma nova geração, pois 25 indivíduos, dos 100 iniciais, se reproduziram (ou pelo menos foram os seus descendentes que sobreviveram, dentre os que se reproduziram). Assim teremos restabelecido o número 100 de que partimos, figuradas a reprodução de alguns e a morte de outros.

Em 10 experiências deste tipo os autores mostraram que se chega à uma população homogênea (os 100 indivíduos com o mesmo número) após um número de “gerações” que varia de 108 a 465.

Vimos assim os tres principais fatores responsáveis pelas variações das frequências gênicas, em uma população que se reproduz sexuadamente por fecundação cruzada (Mutações, Seleção natural e Oscilação Genetica).

Para que se formem novas raças e espécies, outros fatores são necessários. Dentre eles os mais importantes são os que foram denominados por Dobzhansky (1937a) “mecanismos de isolamento”. Sem estes mecanismos que impedem o livre intercruzamento das populações, não poderia haver diferenciação, e todos os seres vivos que se reproduzem sexualmente e por fecundação cruzada se fundiriam em uma única população.

Alguns desses mecanismos já tinham sido considerados no século passado como os principais fatores responsáveis pela evolução das espécies. Moritz Wagner (1868) autor da “teoria da segregação” admitiu o “isolamento geográfico” como principal responsável pela formação de novas raças e espécies.

Romanes (1885) partidário da teoria de Wagner admitiu também outra ordem de isolamento que denominou “isolamento fisiológico”.

A Dobzhansky devemos a moderna conceituação desses tipos de isolamento. Conservou o nome “isolamento geografico”, denominando o outro, “isolamento fisiológico ou reprodutivo”. Acentuou vários tipos de “isolamento reprodutivo”, sendo os principais os que se seguem: ecológico, estacional, sexual, mecânico, incompatibilidade das células sexuais, inviabilidade dos híbridos, esterilidade dos híbridos e outros.

Um ou alguns desses isolamentos, adicionados aos fatores responsáveis pela variação da frequência dos gens, dão como resultado a diferenciação de raças e espécies.

Há uma diferença muito importante entre “isolamento geográfico” e “isolamento reprodutivo”. O primeiro (extrínseco ao indivíduo) só pode agir quando as duas populações consideradas como ponto de partida, tenham se separado, seja por uma barreira intransponível (braços de rios, formação de ilhas, etc.) seja pela distância, (de tal modo que animais de uma delas não possam durante seu ciclo vital chegar até o território da outra). Além disso cada localidade poderá ser mais favorável a determinados tipos o que nos conduz ao “isolamento ecológico”. O segundo age mesmo quando os animais vivem num mesmo território.

No caso de uma barreira intransponível, as mutações que ocorrerem em uma das populações não poderão passar a outra e com o correr do tempo é possível que cheguem a impedir o cruzamento entre as populações, se de novo se encontrarem. Teríamos, assim o isolamento geográfico favorecendo a formação do isolamento reprodutivo, e portanto dando origem a uma nova espécie.

Para esclarecer nosso pensamento devemos antes dizer o que entendemos por “espécies”. Como é sabido, não existe hoje uma definição que seja aceita por todos os naturalistas, e nem mesmo pela maioria dos especialistas no assunto. No entanto, para discutirmos o presente trabalho, torna-se necessário adotar uma delas. Escolhere-mos a de *Th. Dobzhansky* (1935 e 1937b) que nos parece razoável (*): “Espécies são definidas como estádios

*) Mayr 1942 faz uma crítica à definição de Dobzhansky, dizendo que ele descreve o fenômeno mas não o define e que a espécie não é o estágio do processo, mas sim seu resultado. Como a definição proposta por Mayr concorda plenamente com a ideia fundamental da definição de Dobzhansky, aqui adotamos a definição proposta por este último.

do processo evolutivo divergente, nos quais, o livre cruzamento que existia previamente entre algumas formas, é impedido por algum mecanismo fisiológico de isolamento". Praticamente este isolamento pode ser provado pela não existência de tipos intermediários entre os tipos extremos que poderiam ser tidos como espécies distintas. Assim, se em um lugar existe o tipo AA e em outro o tipo BB, só podemos afirmar serem eles de uma mesma espécie, se na zona de transição, encontrarmos o tipo intermediário AB. Nesse caso AA e BB serão considerados "raças". Se não houver troca de gens entre AA e BB devem então ser considerados espécies distintas.

Este conceito, bastante completo para espécies que vivem num mesmo território (simpátricas) *) é no entanto falho para espécies que vivem em territórios diferentes (alopátricas) *).

Assim se tivermos a espécie AA em um território e a espécie BB em outro separado por uma barreira geográfica (tipo de isolamento extrínseco ao indivíduo) como poderemos saber se essas duas formas pertencem ou não a uma mesma espécie?

Para isso temos um processo relativamente imperfeito: se as formas que vivem em territórios diferentes (alopátricas) mostrarem variações da mesma ordem que as apresentadas por espécies vivendo em um mesmo território (simpátricas) então serão também espécies distintas.

Em alguns casos experiências de laboratório poderão fornecer dados valiosos para isso; esses resultados experimentais, porém, devem ser tomados com muita cautela pois sabemos hoje que alguns cruzamentos possíveis no laboratório não são encontrados na natureza.

Com efeito, para *Th. Dobzhansky*, se duas formas cruzarem no laboratório, porém não na natureza (quando simpátricas) esse cruzamento não é válido para a definição de "raça". Por outras palavras, para que duas for-

*) Nomes adotados por Mayr 1942.

mas sejam “raças” é preciso que troquem gens *na natureza*, ou pelo menos sejam capazes de fazê-lo quando vivendo num mesmo território.

Se as mutações não impedirem o cruzamento e os híbridos formados forem férteis, teremos nestas populações apenas raças distintas. Discutiremos adiante os conceitos de raça (populações que podem trocar gens) e espécies (populações que não trocam mais gens).

No caso de termos uma raça num território e outra em território vizinho, havendo entre elas uma zona de transição onde as duas populações estão misturadas, é claro que em tal circunstância a transformação de raça em espécie é muito mais difícil do que no primeiro caso. Convém salientar, que aqui, o conceito de raça é essencialmente uma noção estatística, correspondendo a certas frequências de gens ou de estruturas cromosômicas. Imaginemos 3 estruturas cromosômicas diferentes para um mesmo cromosoma (inversões p. ex.) e chamêmo-las A, B e C. São possíveis, indivíduos AA, BB, CC, AB, AC e BC. É possível que todos estes 6 genótipos coexistam em um dos dois territórios acima referidos, e com mais forte razão na zona de transição entre os dois territórios. Poderemos no entanto reconhecer raças locais, porque a frequência de cada um desses 6 genótipos poderá ser diferente em cada região (e até mesmo nas várias épocas do ano numa mesma região). Assim um indivíduo tomado ao acaso não poderá ser classificado como de uma determinada raça. No entanto, uma amostra suficientemente grande em uma certa época do ano poderá ser perfeitamente diagnosticada como pertencente à raça de uma ou outra região.

O segundo tipo de isolamento (intrínseco ao indivíduo) difere capitalmente do isolamento geográfico, pois uma vez existente, permite uma isolação total entre indivíduos vivendo lado a lado. Num caso como este, não

há possibilidade de cruzamento fecundo entre os dois tipos coexistentes. Dai serem considerados como espécies distintas.

Esses tipos de evolução que mencionamos, são possíveis principalmente nas espécies cujos indivíduos se reproduzem sexuadamente por fecundação cruzada. Nos outros tipos de reprodução, tais como autofecundação, casos de machos haplóides, partenogênese e reprodução assexuada, os processos são outros, e embora muito interessantes, não nos devem deter, por estarem fóra de nosso assunto.

— — 0 — —

No presente trabalho, trataremos de alguns casos de evolução de animais cavernícolas, que foram apontados entre os melhores exemplos do lamarckismo. Havendo entre nós bom material, resolvemos estudá-lo dada a sua importância nos problemas de evolução. Daremos no fim as hipóteses prováveis para o aparecimento desses animais.

O grande interesse deste material para o estudo do problema evolutivo é que nele encontramos duas populações de peixes, uma cega e despigmentada habitando cavernas e outra "normal" muito próxima da primeira que habita rios comuns e ocasionalmente cavernas. Na população cega encontramos caracteres em evolução, em diferentes estádios de desenvolvimento. O primeiro desses caracteres, o mais marcante, é a ausência de olhos. A evolução desse caráter está num estádio muito avançado e são muito raros os animais que apresentam olhos ou vestígios deles como veremos adiante. O outro caráter, talvez o mais interessante, é o da pigmentação desses animais. É interessante, por apresentar vários tipos havendo predominância de tipos intermediários entre os bem pigmentados (praticamente igual aos mais escuros animais normais, que vivem fora da caverna) e os completamente despigmentados.

BREVE ESTUDO DOS GENEROS PIMELODELLA E TYPHLOBAGRUS

E' finalidade do presente trabalho, fazer o estudo comparativo da morfologia, fisiologia, comportamento e habitat de duas espécies de *Pimelodidae*, pertencentes a dois gêneros que muito se assemelham. Somente a ausência de olhos e o diferente grau de pigmentação permitem com segurança a distinção das duas espécies. Os dois gêneros de que trataremos são:

a) *Pimelodella* descrito por *Eigenmann* e *Eigenmann* (1890). Esse gênero mesmo algum tempo depois de sua criação foi ainda incluído por alguns autores no gênero *Rhamdia* de *Bleeker* (1858) do qual muito se aproxima.

b) *Typhlobagrus* descrito por *M. Ribeiro* (1907) como sendo um derivado do acima mencionado, tendo deste se diferenciado apenas pela perda dos olhos e mudança de habitat.

A *M. Ribeiro* devemos ainda a descrição de *Pimelodella transitoria*, assim chamada por achar seu autor ser esta, a espécie de transição entre os dois gêneros acima mencionados. Esta espécie que foi como vimos descrita como pertencente ao gênero *Pimelodella*, passou em 1911 a ser considerada como do gênero *Rhamdia* pelo seu próprio autor, e é hoje novamente classificada pelos ictiólogos como *Pimelodella*.

As duas espécies que estudaremos são:

- I) *Pimelodella transitoria* — *M. Ribeiro* 1905
- II) *Typhlobagrus kronei* — *M. Ribeiro* 1907

Desta última duas populações,

a) a da gruta das Areias (*)

b) a da gruta de Bombas (*)

Como veremos adiante, é interessante notar que se excluirmos os caracteres “ausência de olhos” e “pigmentação” a população de Areias se aproxima muito mais de *P. transitoria* do que da população de Bombas.

Para podermos avaliar a semelhança entre os dois gêneros transcreveremos a seguir as descrições originais de cada um deles. Faremos a seguir uma descrição de cada uma das espécies, baseados nas amostras que temos em mãos.

Pimelodella — Eigenmann e Eigenmann

Pseudorhamdia — Steindachner, Sb. Akad. Will. Wien, LXXIV, 1876, Süßwasserf. Sudostl. Brasl., III, pag. 46 (Lateristriga).

Pimelodella — Eigenmann e Eigenmann, Proc. Acad. Sci., I, 1890, pag. 99 — 147.

Tipo — *Pimelodus cristatus* — Muller e Troschel.

Narinas separadas; dentes viliformes em faixas; membranas branquiais livres desde o istmo; dorsal curta, com acúleo fraco, mas pungente; anal curta, com 11 a 15 raios; peitoral com um acúleo forte, pungente e com armadura variável de dentes em forma de espinhos, no bordo posterior (interno); uma longa nadadeira adiposa ao longo da linha dorsal; nadadeira caudal acentuadamente bilobada, sendo com frequência um lóbo mais comprido ou mais largo que o outro; barbilhões maxilares bem desenvolvidos um chegando até o fim da peitoral, outros além da cauda: dois pares de barbilhões mentonianos, algumas vezes im-

*) Iporanga — Est. de São Paulo.

plantados em uma linha quasi réta; uma fontanella frontal e outra parietal, a última chegando até a base do processo occipital, que é estreito e se continua ou chega muito próximo da placa dorsal; processo humeral semelhante ao acúleo; teto da boca sem dentes; cabeça coberta com uma pele fina.

Distribuição — Todos os rios desde Buenos Aires até a Guyana e Venezuela e ainda na base dos Andes. Em alguns lugares até 1800 pés de altitude; a oeste dos Andes, desde a parte setentrional do Perú até o Rio Chagres no Panamá.

Pimelodella transitoria — M. Ribeiro *)

Pimelodella transitoria — M. Ribeiro, Peixes do Iporanga, Lavoura, ano XI, 404 n.º 5 pag. 186, 1905.

Rhamdia transitoria — M. Ribeiro, Fauna Bras., Peixes IV, 1912 pag. 274 (R. Alambary).

Pimelodella transitoria (Ribeiro) = lateristriga? Eigenmann, C. H., *Pimelodella* and *Typhlobagrus*, Mem. Carn. Museum, vol. VII, N. 4, pag. 249, 1917.

A altura se contém 1.0 a 1.4 vezes no comprimento da cabeça. Esta tendo a forma de um cone truncado se contém de 4.1 a 4.5 vezes no comprimento do corpo ;olhos diminutos, aproximadamente no meio do comprimento da cabeça, cabem nesta 4.0 a 5.9 vezes; boca anterior provida de lábios finos, quando fechada sua largura cabe 2.4 a 3.3 vezes no comprimento da cabeça; maxilar superior um pouco mais longo que o inferior. Focinho cabe 2.2 a 2.5 vezes no comprimento da cabeça. Dois sulcos no maxilar superior, uma de cada lado, logo atrás da base de cada barbilhão, diminuindo em profundidade à me-

*) Descrição mais completa do que a original e feita pelo autor do presente trabalho.

didada que se prolongam para atrás. Barbilhões maxilares, cilíndricos ou um pouco achatados, podem chegar em alguns exemplares, até um pouco além da base da anal (em geral chegam até o longo do comprimento da ventral). Barbilhões postmentonianos, mais finos que os maxilares, com a mesma forma, podem chegar até o meio do comprimento da peitoral quando fechada (em geral chegam apenas até a axila dessa nadadeira). Mentonianos com mais ou menos a metade destes últimos, um pouco mais finos. Dentes viliformes em duas faixas, uma maxilar outra mandibular. Distância orbital cabe 3.5 a 4.5 vezes no comprimento da cabeça. Fontanela estreita, chegando até a base do processo occipital, apresenta à altura da parte posterior do olho uma interrupção transversal. Processo occipital se continua com a placa dorsal, ou se aproxima muito dela.

Linha lateral com uma estria escura difusa, pode apresentar mais ou menos pigmento, segundo a coloração natural do animal, o substrato, e mesmo a quantidade de luz do ambiente. Varia do preto ao cinzento escuro.

Dorsal 1-6. Acúleo liso, com o mesmo comprimento ou um pouco menor que o da peitoral. Predorsal 2.8 a 3.3. Postdorsal 1.3 a 1.5. Adiposa longa, cabe 3.0 a 4.1 vezes no comprimento do corpo. Distância que vai da parte posterior da base dessa nadadeira, até o fim do corpo, cabe 1.5 a 1.8 vezes no comprimento da cabeça.

Anal com 10 a 12 raios (11 o número mais frequente) sem acúleo, pode ter o mesmo comprimento que a cabeça ou caber nela até 1.3 vezes. Preanal (aproximadamente igual à postdorsal) 1.4 a 1.5.

Ventral com 6 raios, contem-se 1.5 a 1.7 vezes no comprimento da cabeça. Preventral 1.9 a 2.2.

Peitoral 8 a 9 raios. Acúleo forte, pungente, com três tipos de denticulações:

a) Uma fileira de dentes semelhantes a espinhos, nos $\frac{3}{4}$ basais da face posterior (interna). Os maiores dentre eles, os da parte mediana, podem ter às vezes a

altura igual a maior largura do acúleo. Estes dentes, em menor número nos indivíduos pequenos, variam em nossa amostra de 10 a 18.

b) Uma fileira de dentes do mesmo tipo que os acima mencionados, sempre menores que estes, às vezes em maior número aparecem com frequência nos 2/3 basais da face anterior. São de difícil contagem podendo em alguns indivíduos superar 30 e em alguns, mesmo não existir como pode ser visto na tabela IV, pg. 47.

c) Uma sequência de dentes que *M. Ribeiro* chamou "retrógados", no terço distal da face anterior do acúleo, podendo ser mais ou menos acentuados segundo os indivíduos.

Esse acúleo que chega aproximadamente até os 4/5 do segundo raio da nadadeira (que é o maior) cabe 1.3 a 1.7 vezes no comprimento da cabeça.

Caudal bifurcada com o lobo superior um pouco mais longo que o inferior.

Coloração. Num mesmo indivíduo podemos verificar uma diferença de pigmentação, segundo o meio em que ele se encontra como veremos na pag. 53. Dai a necessidade de analisar, além dos animais mortos e fixados, também os vivos. Dentre os mortos e fixados em Formol a 10 % encontramos indivíduos desde o amarelo acinzentado, até o cinzento bem escuro. Nos animais vivos colocados num substrato escuro encontramos desde o cinzento até o cinzento escuro, com todos os intermediários entre eles.

A estria sobre a linha lateral é sempre mais escura que as outras partes do corpo.

Distribuição. O material por nós coletado proveio do Rio Alambari, Rio Betari, Rio Ribeira de Iguape e Rio de Areias. Neste último, no interior da gruta do mesmo

nome, bem como próximo à sua foz. Todos eles no município de Iporanga. Para a distribuição geral dessa espécie, ver na pag. 33.

Typhlobagrus — M. Ribeiro.

“Forma geral de *Rhamdia*. Cabeça deprimida, boca anterior com uma faixa de dentes viliformes nos intermaxilares e mandibulares; 6 barbilhões terretes, os maxilares maiores do que a cabeça, narinas ocupando os ângulos de um quadrilátero quasi regular .

Fontanela muito estreita, linear, com um processo transverso por traz dos olhos, atingindo a base do processo occipital; este externamente indistinto, atingindo porém a placa predorsal que é reduzida. Olhos ausentes em seu lugar apenas uma fenda longitudinal . Peitoral e dorsal com acúleo medíocre. D. totalmente anterior às ventrais.

Adiposa grande; anal medíocre; caudal lobada. Vesícula natatória simples, uniforme, ligada à base do crânio e às expansões laterais das vértebras cervicais. Estômago coecal longo; intestino moderadamente longo.

Espécie conhecida *T. kronei*.”

Si compararmos as descrições dos dois gêneros veremos que há perfeita similitude entre ambos. Afora algumas minúcias de anatomia interna na descrição do *Typhlobagrus* que não se encontram descritas em *Pimelodella*, e a ausência de olhos, poderíamos usa-las para um mesmo gênero. Lembremos que Eigenmann (1917), um dos co-autores do genero *Pimelodella*, ao descrever o *Typhlobagrus* diz apenas: “Em todos os caracteres, exceto os olhos parece com *Pimelodella*. Os olhos se perderam”.

Typhlobagrus kronei — M. Ribeiro *)

Typhlobagrus kronei Mir. Ribeiro, Kosmos, n. 1, Janeiro 1907.

Eigenmann, Reports Princeton Univers. Exped. Patagonia, III, 1910, pag. 387.

M. Ribeiro, Arch. Mus. Nac. do Rio de Janeiro vol. XVI, 1911, pag. 250, Est. XLII, fig. 2, 2A e 2B (caverna de Areias, Iporanga, São Paulo).

Haseman, Ann. Carnegie Mus., VII, 1912, pag. 323 (caverna de Areias).

Eigenmann, C. H., Mem. Carn. Museum, vol. VII, n. 4, pag. 255, 1917.

A altura se contém 1.2 a 1.5 vezes no comprimento da cabeça. Esta que tem a forma de um cone truncado, às vezes ligeiramente deprimida, cabe 3.6 a 4.5 vezes no comprimento do corpo. Boca, anterior, provida de lábios finos. Quando fechada, sua largura cabe 2.3 a 2.8 vezes no comprimento da cabeça. Focinho cabe de 2.1 a 2.8 vezes no comprimento da cabeça. Maxila superior um pouco mais longa que a inferior. Duas faixas de dentes viliformes, uma maxilar outra mandibular. Olhos ausentes (excepto em dois casos em 130, nos quais encontramos vestígios) encontrando-se em seu lugar uma depressão da pele, indicando a presença dos ossos da órbita, que pela falta do órgão que deveria preenche-la, está quasi vazia. Esta depressão de dimensões variáveis de individuo para individuo pode apresentar-se desde a bem acentuada até a imperceptível. Em sua parte mais profunda, aproximadamente no meio do comprimento da cabeça, podemos ainda encontrar uma invaginação da pele de dimensões também variáveis. Essa invaginação que

*) Como a de *P. transitoria* esta descrição é mais completa de que a original e foi feita pelo autor do presente trabalho.

parece ser um vestígio de formação do cristalino, pode às vezes não se apresentar, como existir com dimensões diferentes nos dois lados de um mesmo indivíduo. *) A distância interorbital cabe 3.0 a 3.8 vezes no comprimento da cabeça. Não encontramos nem vestígios do nervo ótico tanto nos animais por nós dissecados como nos cortados em série, excepto nos dois casos em que encontramos vestígios de olhos. Barbilhões maxilares, cilíndricos ou um pouco achatados, em geral espessos na base, se afinando rapidamente para a extremidade. Podem chegar até o ápice da ventral, mas em geral vão um pouco além do ápice da peitoral como pode ser visto na tabela V pg. 49. Barbilhões postmentonianos mais finos que os primeiros, com a mesma forma, podem chegar até o meio do comprimento da peitoral quando fechadas, mas em geral não passam da axila dessa nadadeira. Mentonianos, mais ou menos a metade dos últimos, e um pouco mais finos. Narinas providas de uma pequena orla cutânea que formam em seu conjunto um quadrilátero quasi regular. Fontanela distinta, é mais visível por sobre a pele nos animais pouco pigmentados. Atinge a base do processo occipital, apresentando à altura da região posterior da órbita uma interrupção transversal. Processo occipital tocando a placa dorsal ou chegando muito próximo dela. Fica em geral no fundo do sulco formado pelos músculos do dorso.

Linha lateral provida ou não de uma estria escura difusa. Em geral existe quando os animais são pigmentados. Como pôde ser visto na tabela III, pg. 46, encontramos grande quantidade de indivíduos sem ela.

Dorsal — 1 + 6 (dois casos 1 + 7). Acúleo pungente e liso, apresentando as vezes alguns dentes lanceo-

*) Provavelmente estamos aqui, diante de um caso de esboço de uma "dupla segurança", termo usado em embriologia, para explicar a capacidade que tem a epiderme nessa região da cabeça de formar o cristalino, mesmo sem a ação indutora do cálice ótico.

lados na parte apical da face anterior. Pode ter o mesmo tamanho ou ser um pouco menor que o acúleo da peitoral. Predorsal 2.6 a 3.1. Postdorsal 1.4 a 1.5.

Adiposa longa, cabe 3.0 a 4.0 vezes no comprimento do corpo. Distância que vai da parte posterior da base desta nadadeira até o fim do corpo, cabe 1.5 a 1.8 vezes no comprimento da cabeça.

Ventral com 6 raios, de bordo arredondado, sem acúleo, cabe 1.5 a 2.0 vezes no comprimento da cabeça. Preventral 1.9 a 2.2.

Anal com 10 a 13 raios, (11 e 12 são os números mais comumente encontrados) cabe 4.2 a 5.0 no comprimento do corpo. Preanal 1.4 a 1.5.

Peitoral 1 + 7 a 9 (8 o mais frequente). Acúleo forte e pungente que chega até mais ou menos os $\frac{3}{4}$ do comprimento do segundo raio da nadadeira (que é o maior), cabe 1.5 a 1.8 vezes no comprimento da cabeça. Apresenta como o *P. transitoria*, três tipos de denticulações. Os da face posterior que são do primeiro tipo, existem em número de 5 a 20. Estão sempre presentes e seu número é tanto menor quanto menor o indivíduo. Os maiores se encontram na região mediana. O número dos do segundo tipo, que estão situados na parte basal da face anterior é aproximadamente o mesmo que no *P. transitoria* na população de Areias. Quanto aos indivíduos que vivem na gruta de Bombas tem-no em muito pequeno número ou não os apresentam. As denticulações do terceiro tipo, são bem mais acentuadas nos indivíduos que vivem nesta última gruta do que nos indivíduos de Areias e no *P. transitoria*.

Caudal bifurcada, com o lobo superior um pouco mais longo que o inferior. O primeiro cabe 3.9 a 4.8 vezes no comprimento do corpo.

Coloração. Quanto a este caráter, devemos diferenciar os indivíduos que foram sacrificados assim que

capturados, dos que viveram algum tempo em nosso aquário e por isso adquiriram pigmento perdendo assim sua cor natural. A cor dos primeiros varia desde o róseo amarelado até o cinzento claro. A dos últimos, vai desde o roseo amarelado com vestígios de tons cinzentos, até o cinzento escuro. Estes animais adquiriram essa pigmentação depois de terem vivido quase um ano no aquário.

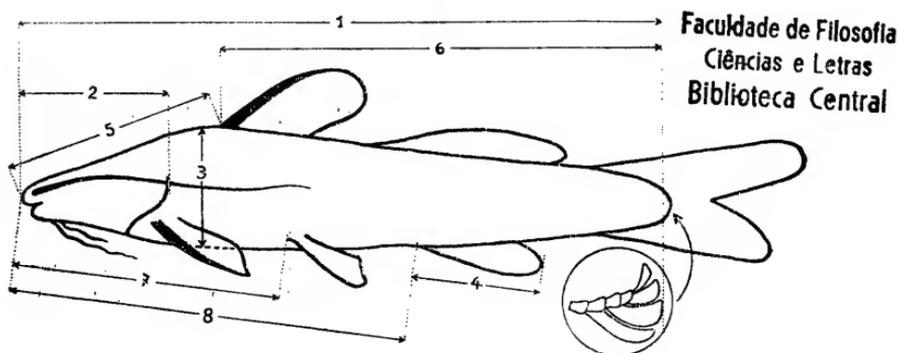


Fig. 1: — Esquema das medidas por nós utilizadas para o estudo de *P. transitoria* e *T. kronei*, de acordo com informações do Dr. G. S. Myers. 1 = comprimento do corpo; 2 = comprimento da cabeça; 3 = altura do animal; 4 = comprimento da nadadeira anal; 1/5 = relação predorsal; 1/6 = relação postdorsal; 1/7 = relação preventral e 1/8 = relação preanal.

Distribuição do P. transitoria e do T. kronei

P. transitoria.

A amostra que serviu de base para a descrição da espécie por *M. Ribeiro*, foi capturada por *Ricardo Krone* no Rio Alambari, que faz parte do sistema de rio do vale do Rio Ribeira de Iguape. O Alambari é afluente do Rio Betari e nele desemboca a trinta metros acima da foz do Rio de Areias na margem oposta.

Eigenmann (1917) em um quadro da distribuição geral do gênero *Pimelodella*, assinala essa espécie se distribuindo desde o Rio de Janeiro até a Baía de Paranaguá, para o sul e acima da Bacia do Paraná, para o norte. Nesse trabalho menciona as amostras colhidas por *Hase-man* que provieram: do Rio Ribeira de Iguape (*Xiririca*);

Rio Marumby (Morretes); Rio Nhundiaquara (Baia de Paranaguá) e Rio Tietê (Piracicaba?).

Nossa amostra proveio apenas dos Rios das proximidades das grutas a saber: — Rio Ribeira de Iguape, Rio Betari, Rio Alambari e Rio de Areias (neste último tanto do interior como do exterior da gruta do mesmo nome) todos no município de Iporanga.

T. kronei

Gruta de Areias e Gruta de Bombas, ambas no município de Iporanga.

Gruta de Areias (acompanhar a descrição na fig. 2. pg. 35). Está situada numa bacia rodeada por montanhas, a cerca de dois quilômetros distante do ponto final da estrada de rodagem que liga a Mina de Chumbo do Lageado à estrada São Paulo-Curitiba. Fica no sítio do senhor Reduzino que é atualmente o fiscal da gruta. É atravessada por um pequeno rio que nasce no seio de uma floresta existente do outro lado do morro sob o qual está situada a gruta. Esse rio, depois de percorrer alguns quilômetros de leito bem acidentado nessa floresta, desaparece na base de um paredão rochoso vertical, aflorando mais abaixo, na boca da gruta acima mencionada. Durante seu percurso na floresta tem o nome de Córrego de Carniça. Ao aflorar e mesmo dentro da gruta toma o nome de Córrego de Areias.

Seu leito bastante acidentado, com muitas pequenas quedas d'água na floresta, torna-se plano e pouco acidentado dentro da gruta pelo menos no percurso que conhecemos. Saindo dessa gruta percorre cerca de 30 metros, para de novo desaparecer sob um morro penetrando em outra gruta denominada "Areias de Baixo". Atravessa todo esse morro, indo aflorar novamente no outro lado, na boca inferior dessa mesma gruta, a cerca de 500 metros

PLANTA DA REGIÃO DAS GRUTAS

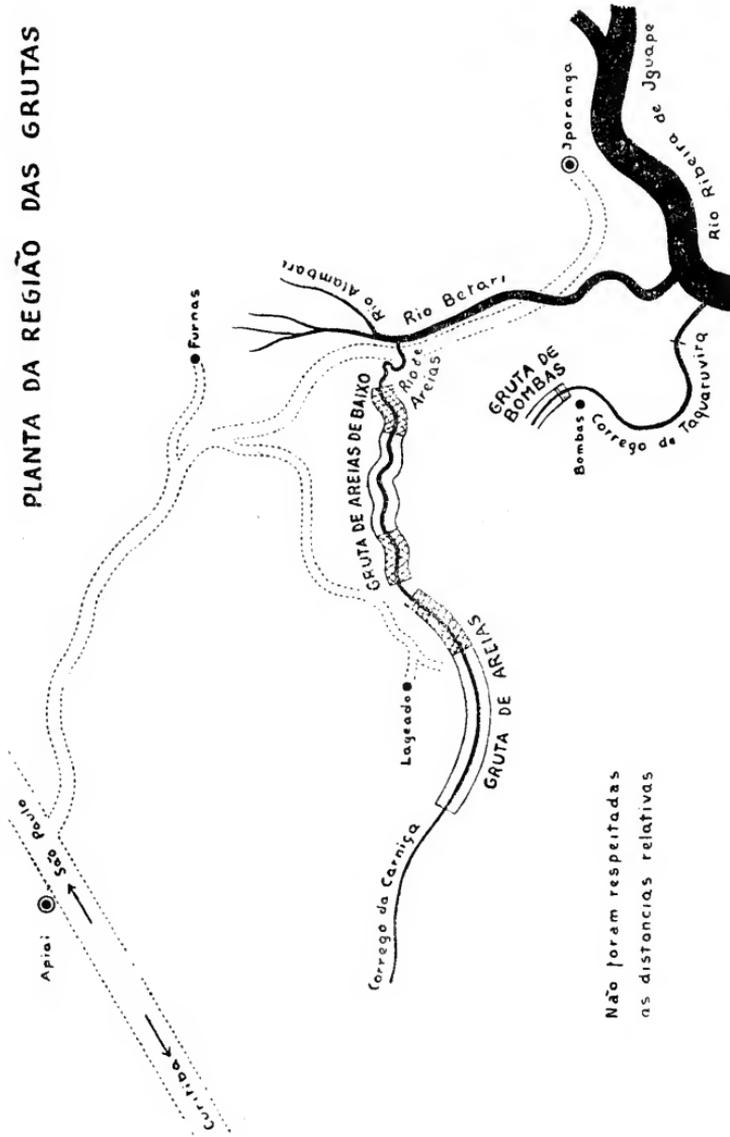


Fig. 2: — Esquema da região das grutas. Em preto os rios, em pontilhado as

distante do quilômetro 351 *) da estrada de rodagem que liga Apiaí a Iporanga. Depois de aflorar na boca da gruta, percorre cerca de 700 metros, desembocando a seguir na margem direita do Rio Betari, a 30 metros abaixo da foz do Alambarí na margem oposta como já foi dito. Do rio de Areias, conhecemos cerca de dois quilômetros de percurso na floresta, dois a três quilômetros para o interior da gruta de Areias, um a dois quilômetros para o interior da boca superior da gruta de Areias de Baixo, dois a três quilômetros para o interior da boca inferior dessa mesma gruta, e o percurso deste último ponto até sua foz.

Embora tentássemos por várias vezes verificar a presença do *T. kronei* nessas várias partes do rio que conhecemos, só o pudemos fazer, no interior da gruta de Areias e no interior da gruta de Areias de Baixo na boca superior.

Gruta de Bombas. Situada no lugarejo do mesmo nome, nos fundos do terreno de propriedade do senhor Joaquim Furquim, dista cerca de 5 quilômetros da estrada de rodagem que liga Apiaí a Iporanga (próximo do kil. 357 de S. Paulo). O rio que dela sai nasce no seu interior, daí a razão de suas águas não transportarem durante esse percurso quantidade de alimento suficiente para alimentar seus habitantes que por isso precisam ir procura-lo fóra dela. Como seu orifício de entrada é inacessível, por ser muito pequeno, não pudemos visitar seu interior e daí nada conhecermos a respeito. Devem certamente existir cavidades dentro dela, porque certa quantidade de morcegos nela entram e saem ao anoitecer, horas em que fazíamos a captura dos peixes. Saindo da gruta o riacho vai formar logo abaixo o córrego do Taquaruvira, que com um leito bem acidentado com muitas pequenas cachoeiras, percorre cerca de 10 a 12 quilômetros desembocando a seguir no Rio Ribeira do Iguape mais ou menos 1200 metros acima da foz do Rio Betari, e na mesma margem. As quedas

*) 351 quilômetros do marco 0 (zero) em São Paulo.

dagua que o rio apresenta são em geral pequenas. Uma só é de dimensões consideráveis. Está situada a dois quilômetros da foz. Essa quêda, apresenta um desnível de mais ou menos 8 metros, praticamente vertical, que pensamos ser uma barreira intransponível para os peixes, que da parte inferior do rio quizessem passar para a sua cabeceira. Poderia haver uma possibilidade de subida de peixes nas épocas das grandes enchentes, nas quais o Rio Ribeira de Iguape sobe de 6 a 8 metros. Isso parece ser pouco provável, uma vez que a parte superior da quêda está aproximadamente 15 metros acima do nível desse grande rio e a possibilidade do Taquaruvira ter uma enchente de igual monta parece pouco provável, pois corre por um vale em declive (o que o impossibilita de reter água). Neste rio, só pudemos verificar a presença do *T. kronei* em sua cabeceira desde a entrada da gruta até no máximo uns cinquenta metros abaixo.

Variações em P. transitoria e T. kronei

Como acabamos de ver, as duas espécies aqui tratadas são muito semelhantes. As diferenças observáveis entre elas (além dos olhos e da pigmentação), são provavelmente apenas diferenças individuais. Acreditamos que amostras mais extensas nos mostrariam que as pequenas variações de uma das espécies se encontrariam também na outra.

Vejamos então as principais diferenças entre elas:

a) *Forma da cabeça*

P. transitoria. Há uma certa diversidade no formato da cabeça. No entanto a presença de indivíduos intermediários entre os tipos extremos permite-nos classificá-los como pertencentes a uma só espécie. Como pode ser visto na figura 3 e 4, existem vários tipos, e para distingui-los, chamaremos tipo A aos peixes 1, 3 e 4; tipo B aos peixes 2 e 6, e tipo C ao peixe número 5. A tabela I

pg. 41, mostra a frequência com que cada um desses tipos se encontra em nossa amostra.

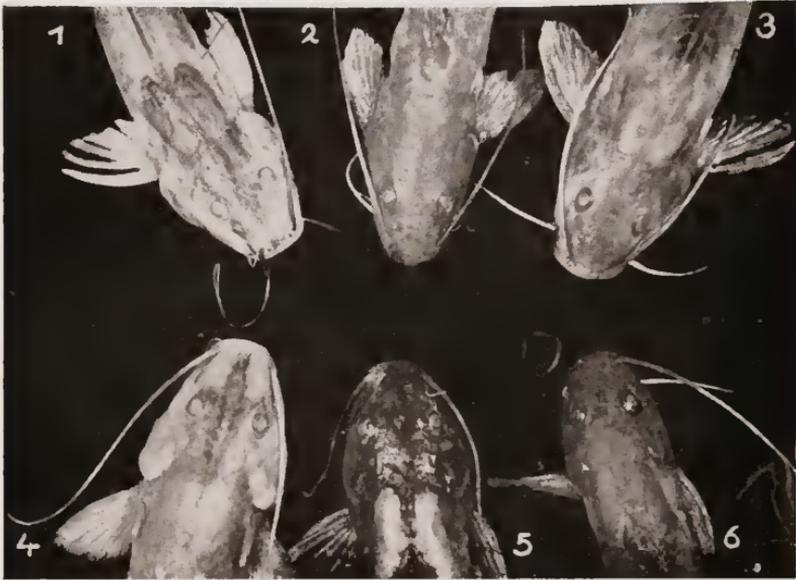


Fig. 3: — Formas típicas de caieça de *P. transitoria*. Tipo A, peixes 1, 3 e 4; tipo B, peixes 2 e 6; tipo C, peixe 5. Explicação no texto.

T. kronei. Esta espécie apresenta variações peculiares a cada população por nós encontrada a saber, a da gruta de Areias e a da gruta de Bombas. Daí a razão de analisarmos separadamente cada um delas, neste caráter como nos que se seguem. (*)

População de Areias. Apresenta uma variação semelhante à do *P. transitoria*. A figura 7 nos mostra além dos tipos: A (7, 9, 10); B (14, 15); C (11, 16) e intermediários, um outro tipo do qual só temos um represen-

*) É interessante notar que Breder (1943) menciona duas populações de *Anoptichthys jordani* que vivendo em duas grutas próximas, geograficamente isoladas, parecem apresentar variações da mesma ordem que as por nós encontradas em *T. kronei*.

tante e que chamaremos tipo D (8). A semelhança entre os indivíduos do tipo A com e sem olhos pode ser verificada nas figuras 5 e 6 onde um *P. transitoria* está la-

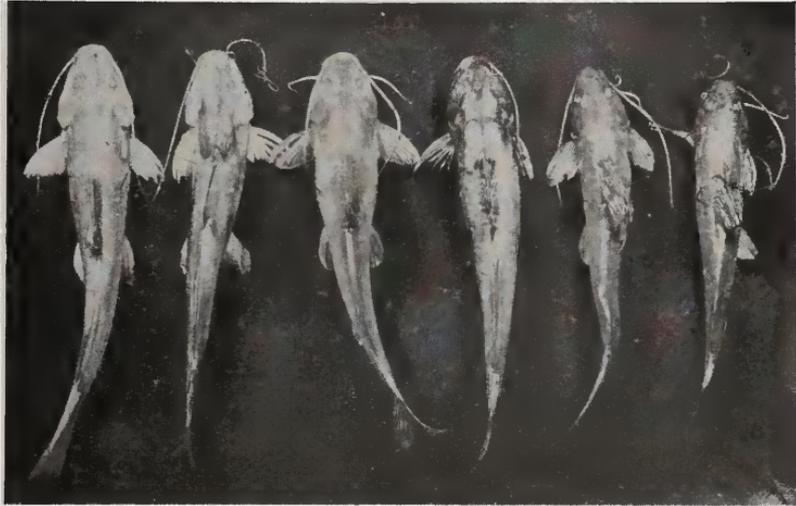


Fig. 4: — Uma amostra de *P. transitoria* mostrando as variações individuais na forma da cabeça e no aspecto geral do corpo.

deado por dois *T. kronei*. Estas fotografias mostram também de um modo geral a semelhança entre as duas espécies. A tabela I evidencia as várias frequências em que esses tipos aparecem e nela podemos notar uma razoável coincidência entre as frequências dos tipos de Areias e do *P. transitoria*.

População de Bombas. Notamos nesta população uma menor diversidade de tipos de cabeça do que a apresentada pelo *P. transitoria* e pela população de Areias do *T. kronei*. Aqui aparece um novo tipo que é também o mais frequente nesta população e a que chamaremos E (17, 23) (fig. 8), além de outro tipo F, que tem aspecto de intermediário entre este último e o tipo A. A tabela 1 nos mostra a frequência com que cada um desses dois tipos se apresenta nesta população. Vê-se



Fig. 5: — Um *P. transitoria* ladeado por dois *T. kroneri* de Areias mostrando a grande' semelhança entre eles.



Fig. 6: — Os mesmos peixes da fig. 5 vistos de perfil.

portanto que a variação na população de Bomba é menor do que nas duas outras populações aqui estudadas. Na população de Areias do *T. kronei* a classe B é bem identificável em relação às classes A e C. Agora existem intermediários que são transições entre B e A de um lado e B e C do outro. Dentre esses indivíduos intermediários alguns há que se aproximam dos do tipo F da população de Bombas.

T A B E L A — 1
Formas de cabeças

Tipos:—	A-(4)	B-(2) e interm. entre A-C	C-(5)*	D (8)	E-(18)	F interm. entre A-E
<i>P. transitoria</i>	20	38	6	—	—	—
<i>T. kronei</i> (Areias)	36	17	6	1	—	—
<i>T. kronei</i> (Bombas)	—	—	—	—	47	17

b) Pigmentação

P. transitoria. É um carater de análise relativamente difícil para o sistematista que trabalha apenas com material morto e fixado, pois como veremos mais adiante, os animais têm a capacidade de facilmente concentrar ou expandir seus pigmentos, apresentando-se por isso ora claros, ora escuros, segundo o substrato ou a quantidade de luz que existe no ambiente em que êle se encontra. Eis porque a análise do material morto e fixado por si só não

*) Os numeros em frente às letras A, B, C, D e E indicam os peixes das figuras 3, 7 e 8 que têm uma cabeça característica do tipo correspondente.

é suficiente. Sacrificando-se o animal quando num substrato claro, êle terá seus pigmentos concentrados, ao passo que sobre um substrato escuro te-los-á dispersos. Isso pode ser bem evidenciado na figura 4 na qual encontramos indivíduos claros ao lado de indivíduos escuros, embora em vida todos apresentassem aproximadamente a mesma cor quando num mesmo ambiente. Para podermos verificar, em igualdade de condições, o grau de variação da pigmentação, tomamos um lote deles vivos e os colocamos num mesmo ambiente. Experiências como esta nos mostraram que apesar de variarem paralelamente na cor, os animais colocados sobre um mesmo substrato apresentavam variações individuais, de tal modo que encontrava-



Fig. 7: — Formas típicas de cabeça de *T. kronoi* de Areias. Tipo A, peixes 7, 9 e 10; tipo B, peixes 14 e 15; tipo C, peixes 11 e 16; tipo D, peixe 8.

mos entre eles peixes mais claros que outros, variando todos do cinzento ao cinzento escuro quando num substrato escuro.

T. kronei. Sua pigmentação é como veremos mais adiante (pag. 59) essencialmente condicionada à ação da luz sobre o indivíduo. Essa pigmentação pode apresentar certa variação, segundo os hábitos e as condições de vida do animal. Pela própria situação das grutas (já descritas, pag. 34) podemos prever uma diferença de hábitos dos animais dessas duas populações. Enquanto os indivíduos da gruta de Areias podem encontrar alimento dentro dela, os da gruta de Bombas precisam se aventurar para seu exterior à sua procura. Realmente, pudemos observar, nesta última gruta que todas as noites grande número de indivíduos fazia excursões fora dela. Verificamos mesmo a presença de alguns deles, a mais de cinquenta me-

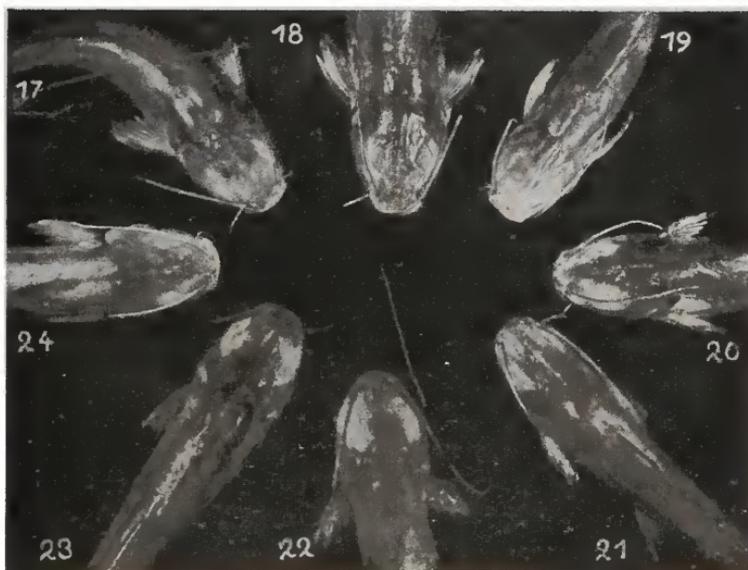


Fig. 8: — Formas típicas de cabeça de *T. kronei* de Bombas. Tipo E, peixes 17 e 23; tipo F, peixes 18 e 21.

tros de sua entrada. Na gruta de Areias, apesar de várias tentativas, não pudemos observar um só indivíduo passeando em rio aberto. Não pretendemos com isso dizer que dela os indivíduos não possam sair, mas que sua saída

deve ser acidental e rara, enquanto na outra, a de Bombas, é obrigatória e frequente. Que os peixes de Areias às vezes saem, fica provado pelo fato de que alguns de seus habitantes foram capturados pelo Dr. *Othon Leonardos* em 1933 em côvos colocados na boca da gruta. Apesar de termos experimentado esse processo em nossas várias excursões, esse sistema de captura nada nos forneceu. Essa diferença de hábitos das duas populações explica talvez a maior frequência de animais pigmentados, na gruta de Bombas como pode ser visto na Tabela II. Como os animais dessa gruta vivem muito próximos de sua entrada, há maior probabilidade de receberem luz do que os indivíduos da outra gruta, que passam a maioria, senão todo o tempo em lugares inteiramente desprovidos de luminosidade. *T. kronei* não tendo, como se verá adiante, a capacidade de mudar rapidamente sua cor segundo o substrato e a quantidade de luz do ambiente (como acontece nos *P. transitoria*) a análise de sua pigmentação é mais fácil que a de *Pimelodella*. Aqui o simples exame do material morto e fixado é suficiente para isso. Como o nosso interesse é analisar a cor que o animal apresenta na natureza, na tabela II foram excluídos 24 animais da gruta de Areias e 6 da gruta de Bombas, por terem esses animais vivido algum tempo em nossos aquários, tendo por isso alterado sua pigmentação natural. Esta tabela nos mostra as frequências de animais, pigmentados ou não, das duas grutas, comparados com o *P. transitoria*. A pigmentação dos *Typhlobagrus* que viveram em nossos aquários algum tempo será discutida mais adiante (pag. 59) quando então analisaremos a ação da luz sobre os pigmentos, mas desde já podemos adiantar que alguns deles, sob a ação da luz tornaram-se tão escuros quanto os *P. transitoria* mais escuros. Outros, ao contrário pigmentaram-se muito pouco.

c) *Estria escura sobre a linha lateral*

P. transitoria. Esta espécie apresenta como algumas outras do mesmo gênero, maior frequência de cromatóforos ao longo da linha lateral, formando uma estria mais escura que vai desde a fenda branquial até o fim do corpo. Em nossa amostra (71 indivíduos) todos a apresentavam.

TABELA — II

Cor dos animais: —	Cinz. escuro	Cinzento	Cinz. claro	Amarelo acinzentado	Sempigmento visível
<i>P. transitoria</i>		71	—	—	—
<i>T. kronei</i> (Areias)	—	—	12	21	9
<i>T. kronei</i> (Bombas)	—	15	37	6	—

Nota: — Não foram classificados nesta tabela: 24 *T. kronei* (A.) e 6 *T. kronei* (B.) por terem vivido algum tempo no aquário, alterando sua cor natural.

embora com diferentes graus de coloração. Como podemos ver na tabela III elas variam desde o quasi preto até o cinzento escuro.

T. kronei. A estria sobre a linha lateral depende da quantidade de pigmento formada nos cromatóforos, mais abundantes ao longo desta linha do que nas regiões visíveis. A formação dos pigmentos aí, depende como a do pigmento em geral, da ação da luz, como veremos adiante. Por isso não deve causar estranheza a falta dessa linha nos indivíduos que receberam durante sua vida pouca ou nenhuma luz. É válido portanto para este caráter, tudo o que foi dito sobre pigmentação em geral. A tabela III nos mostra também maior frequência de indivíduos que apresentam estria visível, entre os habitantes da gruta de Bombas. Isto é fácil de se compreender, uma vez que estes últimos têm maiores oportunidades de receber luz de que os habi-

tantes da gruta de Areias. Os habitantes desta última gruta, em sua maioria não a apresentam, ou só apresentam vestígios dela. Ainda na tabela III vemos as frequências dos vários graus de pigmentação dessas estrias, nas duas populações de *T. kronei* e no *P. transitoria*.

TABELA — III
Estrias sobre a Linha Lateral

Estrias: —	quasi preta	cinz. escuro até cinzeto	c. vestíg. ou sem ela	Total de individ.
<i>P. transitoria</i>		71	—	71
<i>T. kronei</i> (Areias)	—	13	31	44
<i>T. kronei</i> (Bombas)		47	11	58

Nota: — Não foram classificados nesta tabela: 24 *T. kronei* (A.) e 6 *T. kronei* (B.) por terem vivido algum tempo no aquário, alterando sua coloração natural.

Acúleo da Peitoral

Como vimos pela descrição nas pag. 27 e 32 as nadadeiras peitorais apresentam raios ósseos que denominamos acúleos, e que são providos de três tipos de denticulações. Tanto os denticulos da face posterior, como os da parte apical da face anterior (embora variem em número, como podemos verificar na mesma descrição) apresentam o mesmo grau de variação nas duas espécies. Os da parte basal do bordo anterior porem apresentam variação diferente nas duas populações de *T. kronei*, uma delas (Areias) coincidindo nas frequências com as de *P. transitoria*, daí a importância desse carater para nosso trabalho.

P. transitoria. Dentículos do bordo posterior (interno) em número de 10 a 18 em uma amostra cujos indivíduos variam de 60 a 140 mm. Damos as dimensões dos animais, por variar o número dos dentículos segundo o tamanho dos peixes. Dentículos da parte apical do bordo anterior sempre presentes, embora umas vezes mais, outras vezes menos visíveis. Em 52 peixes os dentículos da parte basal do bordo anterior, como pode ser visto na tabela IV, são em grande número. Em 19 peixes são em pequeno número ou mesmo ausentes.

T. kronei. Dentículos do bordo posterior em número de 5 a 20 em uma amostra de indivíduos que variam de 30 a 190 mm. Os dentículos da parte apical do bordo anterior, são iguais aos dos indivíduos de *P. transitoria* na população de Areias, e um pouco mais acentuados do que nestes dois, nos indivíduos da população de Bombas. Os dentículos da parte basal do bordo anterior, são iguais aos de *P. transitoria* nos indivíduos da população de Areias, mas diferentes na população de Bombas, que os apresentam só em muito pequeno número ou mesmo ausentes.

T A B E L A — IV

Denticulos no bordo anterior do Acúleo da Nadadeira Peitoral

Denticulos :	com mais de 15	com menos de 10 ou nenhum	Total de indivíduos
<i>P. transitoria</i>	52	19	71
<i>T. kronei</i> (Areias)	48	17	65
<i>T. kronei</i> (Bombas)	—	64	64

d) *Barbilhões sensoriais*

São os órgãos tacteis e gustativos mais importantes do peixe. Em número de 6 estão implantados, quatro na mandíbula e dois no maxilar superior. Com eles os animais se apercebem dos obstáculos, e da presença de alimento, diferenciando-o de outras partículas. Essas duas propriedades dos barbilhões desses animais só dificilmente podem ser notadas no *P. transitoria*, em primeiro lugar porque o animal é lucífugo, o que impede sua observação e como normalmente, age no escuro, ficamos em dúvida sobre se usou o barbilhão ou os olhos para desviar de um obstáculo. Em segundo lugar o animal é muito arisco e dificilmente o vemos comendo. Essas propriedades são no entanto facilmente observadas no *T. kronei* que é animal que nada muito mais lentamente e não foge da luz como *P. transitoria*. Tanto no aquário como dentro das grutas, pudemos facilmente observar como esses animais se utilizam de seus barbilhões, quer para desviar de obstáculos, quer para procurar partículas alimentícias. Esses barbilhões, que permitem ao animal distinguir uma partícula alimentícia de outra qualquer, não permitem no entanto que êle julgue com precisão a natureza do alimento. Algumas vezes jogávamos no aquário, pedaços de carne salgada (salame, linguiça) o animal os abocanhava assim que os percebia, cuspidos em seguida. O mesmo fazia com partículas de carne congelada. Todos os seis barbilhões são sensoriais. Os dois maxilares porem são mais usados para desviar de obstáculos, e o animal quando nada, os coloca para a frente, para os lados e às vezes para trás. Quando partidos, têm capacidade de se regenerar. Em nossos aquários, um *T. kronei* de 130 mm, conseguiu regenerar 46 mm de um dos barbilhões maxilares, em menos de seis meses. Quanto aos mentonianos, não apresentam diferença notável entre as duas espécies *P. transitoria* e *T. kronei*, daí nos interessarmos mais pelos maxilares. Têm estrutura muito parecida com os do *Ameiurus nebulosus* (Le Soeur) estudados por J.M.D.

Olmsted (1920), apresentando internamente uma cartilagem, um feixe de fibras nervosas, fibras musculares, envolvidas por uma epiderme muito espessa onde podemos distinguir além das células das camadas estratificadas, células secretoras isoladas e corpúsculos gustativos e taceis.

P. transitoria. Os barbilhões maxilares, de comprimento variável como pode ser visto na tabela V, podem chegar desde o ápice da peitoral quando fechada, até pouco além da base da anal.

T. kronei. Nesta espécie, pudemos verificar no seu conjunto uma diferença no comprimento relativo desses barbilhões, segundo a população que consideramos. A tabela V mostra terem os habitantes de Bombas em seu conjunto, barbilhões menores que os habitantes de Areias, que por sua vez os tem menores que os *P. transitoria*. No *T. kronei*, os barbilhões maxilares chegam em alguns indivíduos até um pouco aquém do ápice da peitoral quando fechada, outros até a base da ventral. É interessante notar que *Typhlobagrus*, que não tem olhos, tem seus barbilhões em nada superiores (pelo menos quanto à histologia) e talvez mesmo inferiores (quanto à anatomia) do que o *P. transitoria* que tem olhos. A tabela V nos mostra os comprimentos relativos dos barbilhões maxilares nas populações em estudo.

TABELA — V

Comprimento do Barbilhão Maxilar	Até ápice da D. qdo. fechada	Entre ápices da P. e base da V.	Base da V.	Ao longo do comp. da V. qdo. fechada	Ápice da V.	Base da A.	Além da base da A. e antes do seu ápice
<i>P. trans.</i>	4	1	11	36	12	2	3
<i>T. kronei</i> (Areias)	11	3	22	5	8	0	0
<i>T. kronei</i> (Bombas)	23	17	18	1	0	0	0

A tabela VI nos mostra os vários tamanhos dos animais com os quais trabalhamos. Nela podemos observar que de um modo geral, em nossa amostra os animais cegos são maiores do que os animais com olhos normais.

TABELA — VI
 COMPRIMENTO DO CORPO (sem a cauda)
 milímetros

Comprimento do corpo (sem a cauda) : —	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190
P. transitoria					2	5	6	10	16	15	11	6					
T. kronei (Areias)	1			1	6	4	6	15	8	3	11	6	2				1
T. kronei (Bombas)					1	2	1	6	13	5	15	12	8	1			

Nota: — Dos *T. kronei* (Areias) temos ainda 4 sem o corpo, os quais não entraram nesta tabela.

Comportamento do P. Transitoria e Influência da Luz sobre êle.

Os *Pimelodella*, vulgarmente chamados "Mandis", são como em geral os peixes de barba, animais de hábitos noturnos. Passam o dia todo entocados saindo à noite de seus esconderijos a procura de alimento. Somente em dias de grandes chuvas e enxurradas, nos quais os rios se tornam turvos e com grande quantidade de detritos em suspensão, é que eles saem a procura de alimento mesmo durante as horas claras do dia. A não ser em situações como estas, difficilima é sua pesca a essas horas. Mesmo com peneira, sua captura é difficil, uma vez que se prote-

gem muito bem entre as pedras e reentrâncias do barranco. Quando raízes de vegetações abundam nas margens do rio a captura com peneira dá bom resultado, porque o animal fica entre essas raízes durante o dia.

O uso da visão parece ser pequeno nesses peixes. Provavelmente não se utilizam dela para a procura direta do alimento mas sim para conhecer a hora mais indicada para isso, (pois o animal sendo lucífugo, só sairá em horas escuras do dia) como também para permitir que possa contrair ou expandir seus pigmentos, segundo o substrato em que êle se encontra. Devido a esses hábitos, sua pesca é indicada à noite, sendo mesmo preferível quando esta é escura, sem luar. Podem então ser facilmente pescados com anzol ou mesmo com còvos. Usando estes últimos, pouquíssimos foram os exemplares capturados, sendo mais frequente a captura de *Rhamdia*, gênero muito próximo de *Pimelodella*, e com os mesmos hábitos. Nosso material foi na maioria obtido com anzol, em poços previamente preparados para isso. Quando capturados, a maioria apresentava uma côr róseo-amarelada, demonstrando estarem os pigmentos contraídos (como veremos adiante, esses animais quando no escuro concentram seus pigmentos em uma pequena região de cada célula pigmentar). Alguns se apresentavam cinzento claros. No dia seguinte à sua captura, pela manhã, quando no viveiro, todos se apresentavam pigmentados, variando desde o cinzento até o cinzento escuro. Quando pendurados à linha pelo anzol, eriçavam as nadadeiras peitorais e dorsal, que são providas de acúleos pungentes, e emitiam o ruído característico dos "Mandis". Por isso em muitas partes do Brasil esses animais são conhecidos pelo nome vulgar de "Mandi-chorão". A picada de seus acúleos é dolorosíssima. Diz *von Ihering* em seu "Dicionário dos animais do Brasil" falando do *Pimelodellas*: "Apezar de pequeno, é pe-rem temido, porque a ferroadada que dá com o raio osseo das nadadeiras pectoraes e dorsaes é muito doída e a fe-

rida arruina frequentemente; a dor aguda, persiste durante horas”.

A análise do conteúdo intestinal dos indivíduos dessa espécie nos mostrou uma grande variedade de alimentos. Encontramos com maior frequência larvas e cascas quitinizadas de insetos, conchas de lamelibrânquios e de gasterópodos. Alguns indivíduos apresentavam o trato intestinal com pequenos blocos de resíduos mas a maioria o apresentava praticamente vazio, a ponto de dificilmente notarmos qualquer coisa nele. As conchas, tanto de lamelibrânquios como as de gasterópodos tendo no máximo 2 mm em seu maior diâmetro não eram digeridas, pois grande parte delas, foi encontrada em perfeito estado, já na parte terminal do intestino. As carapaças quitinizadas de insetos que também não eram digeridas, apresentavam-se fragmentadas.

No aquário mostraram um fototropismo negativo muito acentuado. Permanecem durante todo o dia sob as pedras ou no meio da vegetação. Têm grande capacidade de se ocultar entre a vegetação, a ponto de só dificilmente serem vistos, embora o aquário que os continha fosse de dimensões relativamente pequenas. Quando por uma causa qualquer ficavam a descoberto, percorriam o aquário com grande velocidade, a procura de um lugar para se esconder, e só paravam quando o encontravam. Quando davamos alimento, à noite, só vinham para o lugar em que este era lançado, depois de apagada a lâmpada usada para iluminá-lo. Assim que reacendíamos a luz podíamos ver às vezes um ou outro animal que se aproximava para comer. Ao perceber a luz, porém, fugia rapidamente para um lugar escuro. Quando abocanhava um pedaço de carne, o fazia rapidamente, assustando-se com qualquer coisa, mesmo com algum companheiro que pelas imediações passasse. Colocados em um aquário iluminado, e sem lugar onde pudessem-se esconder, eram vistos muito agitados, procurando encostar-se o máximo possí-

vel em uma das paredes, em geral em um dos cantos, no fundo do aquário.

Mudam facilmente de cor segundo o substrato em que se encontram. Assim, num substrato escuro tornam-se escuros (difundem seus pigmentos) e num substrato claro tornam-se claros (concentram os pigmentos). Isso é frequente em alguns animais e foi observado no *Fundulus* e no *Mustelus canis* por Parker (1922 e 1934) respectivamente e por Sumner (1935) no *Gambusia partualis*. Num fundo, preto, tornam-se tão escuros que chegam a se confundir com ele. Num fundo branco tomam uma cor róseo amarelada, e sobre as brânquias uma cor rósea viva, devido ao sangue. Não apresentam nem vestígios de pigmento sobre a pele, exceto nos olhos, e internamente sobre o encéfalo, onde encontramos um triângulo escuro, de base voltada para o focinho. Podemos verificar uma certa variação no tempo que os animais levam para ficar claros quando sobre um fundo branco, em geral esse tempo oscila em torno do encontrado nas experiências que descrevemos a seguir.

Tomamos dois indivíduos que tinham aproximadamente a mesma cor (cinzento escuro) e os colocamos em aquários diferentes, um com paredes brancas, outro com paredes pretas. O animal que foi colocado no aquário com paredes pretas, como já era escuro, minutos depois se confundia com o substrato. O outro indivíduo, colocado no aquário com paredes brancas, muito agitado começava a contrair seus pigmentos, os quais duas horas mais tarde ainda eram visíveis, embora em menor quantidade. É interessante notar que espalhadas pelo corpo do animal podíamos observar algumas manchas, mais escuras, de forma irregular, manchas que como veremos mais adiante foram observadas com esse mesmo aspecto no corpo de alguns *T. kronei*.

Em geral as extremidades das nadadeiras, eram as partes que se mantinham mais pigmentadas. Depois de seis

horas de permanência no aquário branco, já não encontramos nem vestígio de pigmento. Muitos indivíduos, depois de um tal tempo podiam apresentar, ainda em algumas partes do corpo manchas escuras e principalmente algum pigmento nas extremidades das nadadeiras. Depois de doze horas de aquário com paredes brancas, quando o peixe já não apresentava nem vestígios de pigmento, passamo-lo para um aquário com paredes pretas. Não eram passados 10 minutos e o animal já estava pigmentado, não a ponto de se confundir com o ambiente, mas razoavelmente escuro. Para controle, voltamos a colocá-lo no aquário primitivo, e ai êle demorou 15 minutos para novamente se tornar claro.

Repetimos algumas vezes a experiência, e o fenómeno se repetiu, confirmando sempre o que foi observado na primeira experiência, isto é, o animal precisa de mais tempo para tornar-se claro de que escuro, ou em outras palavras, a concentração dos pigmentos é mais lenta do que sua expansão.

Parker (1934) demonstrára que a contração e a expansão do pigmento são fenómenos regidos por mecanismos diferentes. Suas experiências no tubarão *Mustelus canis* indicam que a expansão do pigmento (fase escura do animal) é regida por uma secreção da hipófise, e a contração, por nervos, e não apenas pela ausência de secreção da glândula.

Em nosso caso, parece que esses mesmos fenómenos são regidos por mecanismos diferentes, ou pelo menos não são os mesmos que os do *M. canis*, pois como veremos pag. 61, injeções de hipófise fizeram com que os pigmentos ao contrário de se expandir se contraissem.

Parker acha ainda que a expansão do pigmento é regida por um hormônio hidrosolúvel, e no nosso caso o hormônio hidrosolúvel parece ter função contrária, pois injetávamos soluções aquosas da glandula e obtinhamos contração do pigmento. Em outros animais que foram

submetidos a uma série alternada de substratos claros e escuros e nos quais portanto os pigmentos se haviam, de acordo com o que já dissemos, sucessivamente contraído e expandido, foi visto que, levados agora para um aquário sem luz, contraíam seus pigmentos (os animais ficavam claros) qualquer que fosse a cor do substrato. Em alguns indivíduos essa contração dos pigmentos era total, em outros apenas parcial.

Confirmando o fato de que animais no escuro contraem seus pigmentos, temos o mencionado na pag. 51 de que os peixes quando capturados à noite apresentavam uma cor róseo-amarelada. Podemos notar ainda que os animais quando colocados em aquário com paredes brancas, se provenientes de aquário no escuro, ficavam claros com muito mais rapidez de que os indivíduos provindos de aquários com paredes escuras, em lugar iluminado.

Cegamos alguns animais, retirando com uma seringa comum de injeção o humor vítreo e injetando nankin em seu lugar. Os animais submetidos a essa operação, ficavam escuros, qualquer que fosse o substrato, estivessem eles previamente com os pigmentos contraídos ou dispersos, e em lugar iluminado ou sem luz. Não mais reagem à mudança de cor do substrato, mas quando em um aquário com pedras e folhagens, procuravam esconder-se, embora às vezes ficassem calmamente parados em lugares descobertos.

Alguns animais, quando tornados cegos de um só lado, em um aquário de paredes brancas onde já estavam com os pigmentos contraídos, tomaram uma cor rósea suja, tendendo para o cinzento. Nesse mesmo aquário, mas sem iluminação contraíam completamente o pigmento.

Conclusões sobre o comportamento e a ação da luz sobre o P. transitoria.

I) O *P. transitoria*, tem grande facilidade em mudar o estado de contração ou expansão de seus pigmentos, segundo o substrato em que se encontra, tornando-se pig-

mentado num substrato escuro e não pigmentado em um substrato claro.

II) A condensação dos pigmentos pode ser devida a falta de luz no ambiente em que se encontra.

III) O mecanismo de contração e expansão dos pigmentos, segundo o substrato e a quantidade de luz do ambiente, está condicionado à visão, pois o animal tornado cego não muda mais de côr. Um animal tornado cego expande seu pigmento, qualquer que seja a iluminação do ambiente e a côr dos substratos.

IV) O mecanismo de expansão dos pigmentos é mais rápido que o de contração.

V) Um animal tornado cego quando adulto, perde sua capacidade de mudar de côr, mas não a de procurar se esconder sob as pedras ou entre as folhagens.

Comportamento do T. kronei e influência da luz sobre o mesmo.

T. kronei, animal, de estrutura anatômica muito semelhante à *P. transitória*, exceto quanto aos olhos, tem devido à falta desse órgão e ao seu habitat, comportamento diferente deste. Enquanto o segundo mostra em sua vida diária uma alternância de atividade (doze horas à noite, procura de alimento) e repouso (doze horas de dia descansando), o primeiro pode apresentar uma atividade contínua, ou seja pode procurar alimento durante as 24 horas. A variação da intensidade luminosa, da humidade, da temperatura existente no meio exterior à qual estamos habituados, é substituída na gruta por uma constância desses mesmos fatores. No entanto se compararmos os habitantes das duas grutas (Bombas e Areias) encontraremos diferenças de comportamento nos seus habitantes. Na gruta de Areias, o rio que a atravessa tem um longo percurso prévio no seio de uma floresta, trazendo

por isso alimento que permite a nutrição de seus habitantes. Na gruta de Bombas, porém a situação é outra, uma vez que o rio nasce no seu interior. Por isso, não trazendo provavelmente alimento algum consigo, seus habitantes são obrigados a excursões para o exterior afim de o encontrar. A alimentação dos peixes é quasi que exclusivamente feita a custa de outros pequenos seres. Poderíamos então pensar na possibilidade de os encontrar dentro da gruta. Acreditamos porém que estes pequenos seres que se nutrem habitualmente de plancton, não o devem encontrar em quantidade suficiente dentro da gruta e por isso não é provável que nela existam em abundancia. Podíamos admitir que os peixes comessem dejeções de morcegos que devem ser ricas em parasitos, mas a análise do conteúdo intestinal dos peixes mostrou-nos ser isso pouco provável. Pelo próprio comportamento do animal devemos admitir que eles venham para fora da gruta a procura de alimento, uma vez que todas as noites são encontrados em grande número nas proximidades de sua entrada. Não tivessem esses peixes tais costumes, provavelmente não os conheceríamos, uma vez que até agora a ninguém foi possível entrar na gruta.

E' muito interessante notar que os animais tem uma fotosensibilidade bem acentuada, pois nunca pudemos observar um único exemplar quer durante o dia, quer ao escurecer, em repetidas observações. À noite, pudemos verificar sempre alguns individuos, até, aproximadamente uns cincoenta metros além da boca da gruta. Este costume dos peixes de se aventurarem para o exterior da gruta sómente à noite, é muito importante para a sobrevivência da espécie pelo menos nesse lugar. Se isso acontecesse durante o dia seriam provavelmente eliminados por seus inimigos, uma vez que nas proximidades da boca da gruta, o rio é raso e de água muito limpa, além de ter o leito formado de calcáreo escuro, o que com a côr clara do animal dá um contraste muito nítido, permitindo que o animal seja facilmente evidencia-

do. Todos esses elementos, aliados ainda ao modo lento do animal nadar, a incapacidade de mudar de côr segundo o substrato, e a pouca tendência de se entocar, fariam dele uma ótima presa para qualquer tipo de predador.

Salientemos novamente que nas grutas de Areias, contrariamente ao que acabamos de descrever em Bombas, nunca vimos um único peixe fóra das grutas.

A análise do conteúdo estomacal mostrou-nos uma grande variedade de alimento, aproximadamente igual nos peixes das duas grutas, e muito semelhante ao encontrado no trato intestinal do *P. transitoria*. Em *T. kronei* também, a frequência de indivíduos com o trato intestinal praticamente vazio é muito grande. Às vezes porém, como acontece também no *P. transitoria* alguns indivíduos o apresentam completamente cheio. Em um dos animais cegos, dentre os que analisamos, encontramos cerca de cinquenta conchas inteiras de microgasterópoda, enchendo completamente o trato intestinal desde o estomago, até próximo do anus. Num outro individuo encontramos no estômago três pequenos Amphipodas (de 4 a 5 mm) com todas as partes do corpo ainda em perfeito estado. Além disso havia certa quantidade de cascas quitinizadas de insetos ao longo do intestino. Num dos animais da gruta de Areias, havia ainda grande quantidade de amido sob a forma de pequenas cápsulas, como se fossem sementes ou tubérculos de planta.

Trouxemos para o laboratório em nossas várias excursões trinta animais vivos, os quais viveram algum tempo em nossos aquários, e dos quais 10 ainda estão vivos. Desses trinta indivíduos, 24 eram da gruta de Areias, e 6 da gruta de Bombas. Esses animais largados no aquário, mostraram-se indiferentes ao novo meio e por êle passeavam o dia todo, dando no entanto preferência, para esses passeios, às horas menos claras do dia, ao anoitecer e a noite. Nos primeiros dias, mostravam-se com muita fome, e eram pouco sensíveis à claridade, passeando o dia todo. Quando percebiam alimento, ficavam irrequeie-

tos e a ele se atiravam com fúria. Em uma de nossas primeiras excursões, ao ter o material chegado ao laboratório, demos-lhes comida, mas esta tendo sido em excesso, resultou que três exemplares amanhecera mortos, e dois outros em péssimo estado, passando depois quasi uma semana sem se alimentar novamente. Alguns indivíduos no entanto portavam-se de maneira diferente dos demais, pois logo que largados no aquário, nadavam lentamente, procurando um canto ou uma tóca, onde passavam grande parte do dia, e às vezes mesmo só saindo à noite. Mesmo à noite, quando com o estômago cheio, entocavam-se às vezes e embóra iluminassemos o lugar com uma lâmpada de 100 velas ai permaneciam indiferentes à iluminação. Essa lâmpada pareceu-nos fraca para poder afetar sua sensibilidade luminosa, pois mesmo os indivíduos que estavam passeando no aquário, mostravam-se indiferentes à sua aproximação.

Durante o dia, quando o sol incidia diretamente sobre o aquário, abrigavam-se em lugares sombrios. Em um dos cantos do aquário havia uma folha de zinco que fazia sombra numa determinada área. Era esta procurada pelos peixes que fugiam do sol. Mudando a posição do zinco, pudemos notar que os peixes o acompanhavam, ou nas horas de sol procuravam sua sombra, onde permaneciam até a luz abrandar. À tarde, quando o aquário estava totalmente à sombra, podíamos encontrar indivíduos entocados, outros sôbre a folhagem e ainda outros passeando.

Os animais que em suas condições naturais variavam desde completamente despigmentados até o cinzento claro, quando no aquário, depois de algum tempo, apresentavam um acentuado aumento de seu pigmento. Os que mais se pigmentaram são hoje tão escuros quanto os *P. transitoria* mais escuros. Alguns permaneceram claros, embora em seu corpo tenha se formado um pouco de pigmento. Dos que sobreviveram algum tempo no aquário,

nenhum houve que tivesse perdido completamente a capacidade de formar pigmento quando exposto à luz. Note-mos que indivíduos aparentemente desprovidos de pigmento, examinados com uma lupa de 48 diâmetros de aumento, mostravam distribuídos pelo corpo muitos cromatóforos com uma cor pardo clara. Outros porém que também pareciam despigmentados a olho nú, não apresentavam à lupa nenhum vestígio de cromatóforos, dando a impressão de serem completamente desprovidos de pigmento (4 em 145 indivíduos).

Esses quatro peixes não sobreviveram suficientemente para que possamos garantir que não seriam capazes de formar pigmento mais tarde, sob a ação da luz. No entanto do que se sabe dos animais verdadeiramente albinos e especialmente dos peixes cavernícolas estudados por *Breder* nossa conclusão parece perfeitamente aceitável.

Breder observou que se alguns de seus peixes são pigmentados, outros há, e muitos, que absolutamente não o são e não desenvolvem pigmento algum, qualquer que seja o tempo vivido sob a ação da luz.

Dentre os indivíduos que viviam há 6 meses no aquário, dois apresentavam aproximadamente a mesma cor (rúseo sujo, tendendo para o cinzento). Tomamos um deles e o deixamos três meses num aquário onde não penetrava luz. Depois desse tempo pudemos notar que os dois animais, o que ficara no escuro e o que fôra iluminado, eram quasi iguais, o segundo sendo insignificamente mais pigmentado do que o primeiro. Isso nos mostra que o pigmento uma vez formado, não regride, ou pelo menos não o faz rapidamente. Experiência análoga repetida com indivíduos bem escuros, nos deu resultados semelhantes, mas aqui três meses não bastaram para que se notasse diferença alguma na pigmentação dos dois indivíduos.

Animais que no nosso aquário tinham sob a ação da luz se pigmentado foram deixados duas semanas em aquá-

rios com paredes brancas, sem que sua pigmentação tivesse sofrido qualquer alteração. A mesma experiência foi repetida para animais pouco pigmentados, e os resultados se repetiram.

Animais nos quais injetamos hipófise triturada em água fisiológica para tentarmos sua reprodução em aquário, ficaram completamente despigmentados durante as várias horas em que a substância injetada ainda não tinha sido eliminada pelo organismo. A ideia de aplicarmos injeções de hipófise nos veio, porque vimos alguns indivíduos se comportarem com companheiros, como se estivessem em dança nupcial, semelhante à descrita para algumas espécies de peixes. Os movimentos de um deles eram perfeitamente correspondidos pelo companheiro com o qual dansava. Dava-lhe fracas cabeçadas na barriga, pequenos golpes com os acúleos das nadadeiras, cada um mordida e puxava os barbilhões do outro, nadavam juntos de um lado para outro do aquário, assim ficando durante mais de uma hora. Isso se repetia algumas vezes por dia. As hipófises de peixe que nos foram cedidas pelo Dr. Pedro de Azevedo do Instituto de Caça e Pesca, estavam conservadas em álcool absoluto, tinham aproximadamente um volume de 1 mmc. Cada hipófise era triturada em um almofariz e adicionada a 2 cc. de água fisiológica. Injetamos nos animais 0,25 cc dessa solução. Ao recebê-la, o animal se agitava, apresentando movimentos rápidos de abertura e fechamento da fenda braquial, vomitava com muita frequência. Ao redor do ponto de injeção começava a desaparecer o pigmento. Essa contração do pigmento progredia a seguir e o animal apresentava partes do corpo onde a contração era mais rápida, por isso, cerca de 10 minutos depois da injeção se apresentava todo manchado. Frequentemente encontrávamos distribuídas pelo corpo pequenas manchas escuras, de aspecto diferente das mencionadas, acima, parecidas com as encontradas em alguns *P. transitoria* quando em sua despigmen-

tação num aquário de paredes brancas (descrito pag. 53). Estas pequenas manchas em geral são as últimas a desaparecer. Finalmente o animal fica inteiramente claro, e assim permanece durante algumas horas. Encontramos vestígios de pigmentação contraída, em animais que tinham sido injetados com solução de hipófise, trinta horas antes. Depois da ação da substância injetada, os animais voltavam à cor que tinham quando começamos a experiência. O tempo que o animal precisa para ficar completamente despigmentado, depende do grau de sua pigmentação (ao ser injetado), da concentração da solução e da quantidade injetada em relação ao tamanho do corpo.

Para controle da experiência injetamos em alguns animais água fisiológica apenas, mas o animal não se alterava, o que provou estar a hipófise ainda ativa.

Conclusões sobre o comportamento e a ação da luz sobre o T. kronei.

I) Os animais são fotosensíveis. Embora fraca, essa sensibilidade faz com que o animal só saia da gruta, quando o meio exterior está escuro. No aquário, por esse mesmo motivo vai para a sombra quando o sol está forte, ou bate diretamente sobre êle.

II) Os habitantes da gruta de Areias, passam todo o tempo dentro da gruta, só saindo dela ocasionalmente; os habitantes da gruta de Bombas, vão obrigatoriamente procurar alimento fóra dela. Só saem à noite.

III) A pequena quantidade de pigmento que os animais apresentam, é devida parte ao patrimônio hereditário do animal, parte à escassez de luz que existe no ambiente em que vivem. *A ação da luz sobre os indivíduos faz com que se forme pigmento, em maior ou menor quantidade, segundo o genotipo do animal considerado.*

IV) O animal tornado escuro, sob a ação da luz, não contrai nem expande seus pigmentos com mudanças pouco demoradas das condições do ambiente. A falta de luz no ambiente, depois que o animal se pigmentou sob a ação dela, não faz com que o animal contraia seus pigmentos.

V) Certos indivíduos, embora não apresentando fototropismo negativo muito acentuado, têm o hábito de se entocar passando sob as pedras durante algumas horas do dia.

Discussão

I

Os dois gêneros de peixes com os quais trabalhamos, *Pimelodella* e *Typhlobagrus*, pertencem à família dos *Pimelodidae*. O primeiro, com grande área de distribuição na América do Sul, é representado por várias espécies, algumas das quais muito parecidas entre si. O segundo, com uma distribuição bastante restrita, é representado por uma única espécie dividida em duas populações geograficamente isoladas: (*) uma na gruta de Areias, outra na de Bombas.

São considerados importantes, como caracteres diferenciais de espécies entre *Pimelodella*, alguns elementos susceptíveis de grande variação, donde ser árdua a tarefa de separação das mesmas. Alguns caracteres ainda, além dessas variações individuais, entre os quais devemos incluir o tamanho do animal, variam com a localidade onde vive. (*Hubbs* (1934) fez um estudo das variações raciais e individuais principalmente em peixes).

*) — As duas populações de *T. kronei* como vimos atrás apresentavam suficientes diferenças para poderem ser classificadas como subespécies ou mesmo espécies diferentes. Temos esperanças de esclarecer melhor tal situação em trabalhos futuros.

Duas espécies muito próximas temos no *P. transitoria* de M. Ribeiro e *P. lateristriga* de Müller e Troschel. As diferenças entre elas são tão pequenas, que *Eigenmann* (1917) colocou a primeira numa sinonímia, a ser confirmada, da última. Na verdade a diferença entre essas duas espécies é demasiado pequena para que as mantenhamos isoladas, podendo muito bem ser consideradas como variações geográficas. No entanto, a confirmação desta hipótese de *Eigenmann* exige a análise minuciosa de um grande número de exemplares dos dois grupos, assim como o estudo de sua distribuição geográfica. Como não temos por ora material suficiente para essa análise, deixaremos tais problemas para futuros trabalhos. Aqui, como dissemos, faremos apenas o estudo comparativo do *P. transitoria* com o *T. kronei*.

Embora de gêneros diferentes, essas duas espécies são muito semelhantes, como podemos julgar pelas descrições. Na verdade, nossa primeira impressão ao começarmos a trabalhar com esse material, foi a de que se tratasse de uma única espécie.

Os primeiros peixes que nos vieram às mãos, por gentileza do Dr. Othon Leonardos, consistiam em cerca de vinte animais, dos quais quinze *T. kronei*, quatro *Rhamdioglanis* e um de outro gênero que não classificámos.

Dentre os *T. kronei*, dois apresentavam vestígios de olhos, que estavam *embutidos* sob a epiderme, e que só eram visíveis por transparência. Um dos exemplares apresentava um vestígio do órgão nos dois lados da cabeça, consistindo em dois pequenos globos com os respectivos nervos óticos (estes últimos só visíveis por dissecação). O outro exemplar apresentava vestígios do órgão de um só lado da cabeça sob a forma de um diminuto glóbulo escuro. Caso idêntico, isto é, de olho de um só lado, representado por um olho quase completo foi encontrado por Miranda Ribeiro (1907) na amostra que

lhe serviu de base para a descrição desse novo gênero de peixes.

Dois exemplares em quinze, representam uma grande porcentagem de indivíduos com vestígios de olhos. Pensamos então poder encontrar novos tipos intermediários entre os desprovidos de olhos (*T. kronei*) e os com olhos normais (*P. transitoria* que conhecíamos por citação de *Miranda Ribeiro*).

Nossa hipótese não foi confirmada pelos exemplares que conseguimos em uma série de excursões à região das grutas. Dessas excursões (7), trouxemos para o laboratório 117 *T. kronei* (todos com ausência completa de olhos); 71 *P. transitoria* (destes apenas 1 foi capturado dentro da gruta); 10 *Rhamdioglanis* (todos do interior da gruta de Areias); 86 *Rhamdia sp.* (dos quais, 12 foram capturados dentro da gruta de Areias).

O processo usado para sua captura explica talvez a razão de termos conseguido apenas um exemplar de *P. transitoria* no interior da gruta. Como usávamos uma lanterna para nos orientar e ver os animais dentro da gruta, é provável que *P. transitoria* tendo um fototropismo negativo muito acentuado fugisse do fóco luminoso ao nos aproximarmos.

Esses dados apoiariam então a hipótese de que não se trata de uma mesma espécie pois existindo num mesmo lugar, animais sem olhos ao lado de outros com olhos normais (*P. transitoria*), por que razão não encontramos os intermediários? No entanto, não se pôde afastar totalmente a hipótese contrária, isto é, de que ambos pertencem a uma espécie única, porque há na gruta outros peixes com olhos, relativamente fáceis de capturar e que têm hábitos muito semelhantes aos do *P. transitoria*.

De qualquer maneira numerosos fatos confirmam a existência de um parentesco muito próximo entre essas

duas espécies. Citemos além da grande semelhança de conjunto, as variações paralelas de alguns caracteres como pode ser visto nas páginas 36 e seguintes.

Com os elementos de que dispomos parece-nos clara a derivação do *T. kronei* de *P. transitoria* e isto o coloca nas mesmas condições que o *Anoptichthys jordani* (Hubbs e Innes) do qual C. M. Breder e E. B. Gresser (1941-1943) dizem: "O especial interesse desta espécie de peixes, reside no fato de ser ela a única espécie cavernícola conhecida, que tenha uma continuidade genética clara com os indivíduos com olhos, de fora da caverna".

Resta-nos agora saber qual das duas populações de *T. kronei* apareceu em primeiro lugar.

A população de Areias mostra grande semelhança com *P. transitoria*. Excluindo os dois caracteres tipicamente cavernícolas, "ausência de olhos" e "pouca pigmentação", parece-se mais com *Pimelodella* do que com *Typhlobagrus* de Bombas (vide pg. 36 e seguintes). A incidência de caracteres idênticos nas duas espécies, nos faz crer que antes delas se terem isolado, (se é que tal isolamento se deu), houve entre elas, durante algum tempo, um cruzamento livre. Fomos levados a acreditar na existência desse cruzamento livre, porque como em geral, as variações apresentadas por uma espécie são apresentadas também na outra, será mais fácil pensarmos numa troca de gens, entre elas (possível desse modo) do que admitirmos uma evolução paralela desses caracteres.

Essa grande semelhança entre as duas espécies indica ainda que essa especiação é relativamente recente.

Quanto à população de Bombas, dada sua maior uniformidade, quando comparada com o *T. kronei* de Areias e *P. transitoria*, parece-nos estar em situação diferente da primeira. Três são, pelo menos, as hipóteses capazes de explicar sua origem. A primeira, a de que ela tenha

derivado diretamente do *P. transitoria* como aconteceu provavelmente com a de Areias. A segunda é que deriva do *P. transitoria* que estava se diferenciando em *T. kronei* na gruta de Areias, o qual transportava consigo considerável quantidade de gens favoráveis ao ambiente cavernícola. A terceira é que derivou do *T. kronei*.

A uniformidade da população parece indicar que qualquer que tenha sido sua origem, ou ela é muito velha e se uniformizou durante o longo tempo de existência ou deve ter provindo de muito poucos exemplares da população da qual se originou. Esses poucos exemplares levariam consigo apenas alguns gens responsáveis pelas variações, os quais combinados entre si dariam uma população quasi uniforme.

Devemos ainda admitir que essa população se isolou muito cedo, não permitindo com isso que a ela se juntasse maior número de gens variantes, que podiam ser trazidos por indivíduos que com ela cruzassem.

Se admitirmos que essa população se derivou de indivíduos provindos da gruta de Areias, surge a questão:

Como se deu a passagem desses indivíduos de uma gruta para outra? Admitir uma comunicação franca entre as grutas, é impossível, por apresentarem as duas populações características de um isolamento perfeito. Que essa comunicação franca existiu em tempo remotos é também pouco provável, porque então deveríamos, encontrar uma população heterogênea, do tipo de Areias. Restamos a hipótese de que alguns *T. kronei* de Areias possam ter pasado para a gruta de Bombas por um dos seguintes mecanismos: a) através dos rios que comunicam as duas grutas, como pode ser visto na fig. 2. b) Através de uma comunicação que só existiu ou existe em raras épocas, como, por exemplo, uma comunicação que situada muito acima do nível dos rios, só é atingida pelas águas destes, na época de enchentes excepcionais.

Há um forte elemento contrário à primeira hipótese. E' a presença da cachoeira descrita na página 37, a qual atualmente parece de acesso impossível aos peixes. Pode-se admitir que em tempos idos, essa cachoeira não existia, ou melhor era menos abrupta, permitindo por isso na época das grandes chuvas, a subida de peixer até a cabeceira do rio. Há ainda outro elemento contra essa hipótese: é o de que não se conhecem dados mostrando que peixes cegos tenham sido vistos ou capturados em qualquer um dos rios que fazem essa comunicação. Isso prova que esses peixes devem ser raros nesses lugares, e esses raros peixes deveriam subir cerca de 10 quilômetros do rio muito acidentado (do rio Ribeiro de Iguape até a gruta de Bombas). Mais adiante mostraremos por que motivo é pouco provável a existência de *T. krontei* fora das grutas. Essa objeção no entanto desaparece se admitirmos que a passagem de uma gruta para a outra se deu por indivíduos heterozigotos (ou intermediários entre o *P. transitoria* e o *T. krontei*).

Quanto à segunda hipótese, a menos que exista entre Bombas e Areias, um tipo de rocha que impeça a formação de outras grutas, tudo parece indicar ser ela a mais provável, pois toda a região é superficialmente muito rica em grutas e cavidades de todo o gênero, isso devido à própria constituição do terreno. No entanto, não podemos excluir completamente outra hipótese ainda, a saber, que alguns ovos fecundados de *T. krontei*, da caverna de Areias, tivessem sido levados nos pelos de algum mamífero ou nas penas de alguma ave para a outra gruta. Nesse caso, teríamos uma população originada de um único casal de peixes, explicando perfeitamente sua uniformidade.

II

Vimos atraz, os elementos que permitem considerar *T. krontei* um derivado de *P. transitoria*. Vejamos agora

como se podem ter dado essas transformações. Estamos aqui diante de um caso particular da questão de há muito discutida: Como se originou a fauna cavernícola?

Para os lamarckistas, a explicação era simples: animais vivendo na caverna, não precisam de olhos nem de pigmento. Pela falta do uso tais caracteres degeneram aos poucos, e por transmissão hereditária desse caráter adquirido chegaremos a seu desaparecimento. Assim se originaria uma espécie tipicamente cavernícola.

Esse tipo de fauna foi mesmo tido sempre pelos lamarckistas como um ótimo exemplo para apoiar suas teorias.

Para os darwinistas que acreditavam com Darwin na transmissão hereditária de caracteres adquiridos, esse tipo de evolução era ainda explicado do mesmo modo, ou seja, pela falta do uso (ver citação deste autor pag. 13). Darwin, porém, acreditava também na ação da seleção natural:

“As toupeiras e alguns outros roedores fuçadores têm os olhos rudimentares, algumas vezes completamente recobertos por uma película e de pelos. Este estado dos olhos, é provavelmente devido a uma diminuição gradual, proveniente da falta de uso, aumentada sem dúvida pela seleção natural” (*L'origine des Espèces*, pag. 149).

No entanto não deixa de causar estranheza, não ter Darwin se referido expressamente à seleção natural e apenas ao desuso quando trata especificamente (como se viu) da origem da fauna cavernícola!

Ainda com os mesmos princípios, lamarckistas e darwinistas explicavam a existência de órgãos dos sentidos mais especializados nestes animais, pois na caverna o uso e a necessidade deles sendo maiores trariam seu maior desenvolvimento, ou ainda a seleção favorecia os animais que os tivessem mais desenvolvidos.

Quando a um lamarckista se pergunta por que razão certos animais cavernícolas apresentavam olhos e pigmento normais, ao lado de seus companheiros de ambiente, cegos e sem pigmento, sua resposta era de que o tempo de estada desses animais na caverna ainda não tinha sido suficiente para que essas transformações se tivessem dado. Como eram raros os casos de animais que vivendo à luz apresentassem certas características de cavernícolas, podiam ser aqueles tomados como casos anormais ou exceções à regra.

A genética, ciência experimental, confirmando as idéias de Weissmann mostrou que a transmissão hereditária dos caracteres adquiridos como era admitida é uma concepção errada. Para que uma tal transmissão se desse, os gens das células sexuais, precisariam sofrer modificações insensíveis e contínuas, paralelas à dos caracteres que eles condicionam em certas partes do soma. Uma tal ação do soma sobre o germen nunca foi provada. Ao contrário, o que se prova é que um gen pode, por causas ainda não completamente esclarecidas, sofrer uma alteração brusca, de amplitude qualquer e sem relação com quaisquer modificações somáticas, dos organismos onde ela se deu. A essa modificação do gen chamamos mutação. Uma tal mutação gênica, nada tem de comum com a variação lamarckiana, pois considerando-se indivíduos colocados no mesmo meio, uns apresentam mutações, outros não e entre os que as apresentam, as mutações são nos mais diversos sentidos. A variação lamarckiana deveria ser a mesma para todos os indivíduos e deveria atingir a todos eles.

Ao argumento da necessidade de um tempo muito longo (infinito) tantas vezes utilizado pelos larmackianos, que pertendem que as nossas observações, na escala da vida humana ou de algumas gerações humanas não são suficientes para mostrar um efeito visível, respondemos: a) mutações "eyeless" ou "Bar" (entre outras muitas que

afetam o tamanho do olho da *Drosophila*) são bem conhecidas, e capazes de, em uma única geração, fazer passar o olho do estado normal no ascendente, ao estado rudimentar quasi nulo ou nulo no descendente. O mesmo vale para as mutações "albinas" e muitas outras; b) foi verificado em certos casos favoráveis, que a instalação de uma fauna cavernícola típica, pode-se observar muito rapidamente, em poucos anos, o que é explicável, se admitirmos que indivíduos com características cavernícolas tenham surgido nas proximidades ou no interior da "caverna" artificial. Citemos o seguinte exemplo estudado por *Cuénot* (1923). Trata-se de uma mina de ferro, perto de Nancy, onde explorou galerias profundas, de cerca de 3 quilômetros, perfuradas numa colina de 50 metros de altura. A mina fôra abandonada, havia cerca de 10 anos. Depois de descrever a fauna ai presente, que aliás é bem numerosa e de origem evidentemente recente, conclue: "O novo meio foi povoado portanto, por formas obscurícolas e amigas da humidade, das quais muitas apresentam as características estatísticas dos animais das cavernas profundas, embora quasi todos provenientes do meio exterior".

III

O progresso da genética, e aplicação dos seus princípios aos problemas da evolução, permitindo que estes fossem explicados em linguagem de "mutações", "seleção natural" e "mecanismos de isolamento", tornou mais clara a origem da fauna cavernícola, que nada mais é do que um caso particular do processo geral de evolução. Esses novos conhecimentos, além de explicarem mais satisfatoriamente o problema, trouxeram luz a alguns dos pontos que permaneciam obscuros com as antigas teorias.

A evolução de alguns caracteres dos animais cavernícolas, caracteres esses que se apresentam como degenerativos, encontra explicação satisfatória nesses novos co-

nhecimentos. Órgãos e elementos indispensáveis à vida do animal que vive na luz, uma vez tornados inúteis com a mudança do meio, podem se atrofiar, e mesmo desaparecer. A tendência geral dos animais de perderem órgãos que deixaram de ter um valor decisivo no meio em que o animal vive (*Hubbs 1939*), pode ser explicada por mutação ou combinações gênicas.

A genética moderna mostrou, que as “mutações” são frequentemente degenerativas nas suas manifestações, que elas ocorrem segundo uma taxa estatística que pode em alguns casos ser determinada, que as espécies se caracterizam por formarem continuamente novas combinações gênicas e cromosômicas.

Mostrou também que à “seleção natural” cabe o importante papel de permitir ou não a perpetuação de certas combinações genótípicas que as espécies possam apresentar. Um relaxamento ou mudança na ação da “seleção natural” pôde fazer com que certos caracteres evoluam de um modo degenerativo, fenômenos esses regidos principalmente ou mesmo somente pela “pressão de mutações” (*S. Wright 1929, A. Emerson 1938*).

As “mutações degenerativas” têm papel muito importante na evolução de pequenas populações como nas cavernas e pequenas ilhas isoladas onde o endocruzamento é muito frequente (*Sewall Wright 1940*).

“Sob a influência dessas forças e tendências podemos admitir que qualquer população que venha ter a uma caverna, pode sofrer uma degeneração dos olhos e tomar uma coloração adaptativa mas. . .” “. . . Assim, sem o recurso da herança dos caracteres adquiridos, podemos explicar a evolução convergente das características degenerativas dos animais cavernícolas” (*A. E. Emerson 1942*).

IV

A maioria dos animais cavernícolas é cega e os indivíduos são desprovidos de pigmento, mas ao lado destes

existem também como dissemos animais com olhos e pigmentos normais.

Um exemplo disso temos na gruta de Areias onde encontramos ao lado de *T. kronei*, 12 *Rhamdia* sp. iguais a 74 outros capturados no rio aberto, e 10 *Rhamdioglanis* sp. que parecem existir com mais frequência dentro do que fóra da gruta, pois não conseguimos capturar nem um só exemplar em rio aberto.

Certos casos há, em que a resposta lamarckista de que o tempo não foi suficiente para que essa transformação se desse, é válida, mas hoje não admitimos mais as idéas simplistas da maioria dos naturalistas do século passado. Experiências de laboratório, como por exemplo as de *Payne* (1911) que conseguiu obter 69 gerações de *Drosophila* no escuro absoluto, mostrou que pelo menos para esse animal a ação da luz não tem a mínima influência no desenvolvimento do olho. As moscas descendentes da 69.ª geração cujos ascendentes viveram tanto tempo no escuro, apresentaram olhos tão normais quanto as usadas no começo das experiências. Um lamarckista diria que o tempo não foi suficiente para que a transformação fosse percebida. Quanto a essa afirmação devemos concordar com êle ao menos em princípio, pois se esperassemos mais tempo, talvez pudessemos encontrar moscas com olhos rudimentares se desenvolvendo ao lado de outras com olhos normais. Esse resultado pôde na verdade ser obtido, mas se fizemos uma análise rigorosa de todos os indivíduos que se formaram nas varias gerações, certamente iríamos encontrar também animais que sofreram outros tipos de modificações, animais esses que não puderam sobreviver porque sobre seu novo caracter a ação da "seleção natural" era "muito forte" e não "indiferente" como o foi para a modificação do olho. Com isso vemos portanto que embora o fenômeno se dê à primeira vista, como queriam os lamarckistas, uma análise

mais rigorosa nos mostra que a maneira como êle se deu é completamente diferente da admitida por eles.

Outras experiências demonstrando que a ação da luz não tem influência no desenvolvimento do olho de certos animais temos nas de *Uhlenhuth* (1914) que transplantou olhos de salamandra e obteve o desenvolvimento perfeito destes, mesmo quando isso se dêsse no escuro.

Loeb (1915) em alguns peixes, obteve embriões nos quais os olhos não se formaram. Conseguiu isso, seja pelo uso de certos agentes químicos seja pela hibridação, seja por outros processos, porém nunca pela ausência ou presença de luz. Este autor acredita que sendo o olho um órgão muito delicado, necessita de um bom meio, como de uma rica irrigação sanguínea para se desenvolver normalmente. Qualquer modificação em um desses elementos, pode causar alterações no órgão. Acha mesmo que a cegueira de certos animais cavernícolas, seja devida a transformações ocorridas, não diretamente sobre o olho, mas sobre outros elementos, os quais por sua vez, agiriam sobre os olhos, causando sua alteração. Cita como exemplo dessa sua hipótese, o fato de *Eigenmann* não ter encontrado vasos sanguíneos nos olhos atrofiados de *Typhlotriton*. Tal hipótese que pode ser admitida nesse caso, em outros parece não proceder, pois nos casos (*Typhlobagrus* é um exemplo), nos quais não encontramos nem ao menos vestígios de olho, não parece razoavel que se trate de uma atrofia tardia do órgão consequente da falta de irrigação, como pode ter acontecido no exemplo atrás.

Em conclusão: os órgãos degenerados, correspondem à perpetuação de certas "mutações" em uma população, "mutações" essas que no meio exterior seriam fatais, mas que na gruta são pelo menos indiferentes. A mudança do papel da "seleção natural" em relação ao olho do animal, dentro da gruta, combinado com a ocorrência de mutações causadoras de alterações do olho (o mesmo se diga do pigmento), dá perfeita conta da origem da fauna

cavernícola. Não precisamos mais apelar para a transmissão hereditária dos caracteres adquiridos, para explicar a origem dessa fauna, que hoje sabemos está em plena concordância com os fatos experimentais da genética. A existência dentro da gruta de animais com olhos e pigmento, pode ser então explicada pelo estadio muito recente desses animais nesse novo meio. Outro fator que poderia explicar sua existência, seria a de não terem tais animais a mesma predisposição para apresentar "mutações" para ausência de olhos e albinismo que outras espécies. Contra esta última hipótese, além do fato de essas "mutações" existirem em muitas espécies, existe ainda outro, é o de animais do mesmo "gênero" (*Rhamdia*) terem dado descendentes cavernícolas nas cavernas de Yucatan (*Hubbs* 1938).

V

Embora raros, alguns animais que vivem à luz apresentam órgãos visuais rudimentares, parecendo-se com os de alguns cavernícolas.

O *Typhlogobius* é cego, vive na costa sul da Califórnia, sob as pedras e rochas no meio de camarões. Num linguagem finalista, torna-se muito difícil explicar a existência desses animais aí.

Eigenmann (*) estudou certos *Amblyopsidae*, família na qual seis espécies do gênero *Chologaster* vivem permanentemente em cavernas, e uma fóra dela. Os caver-

*) O trabalho de Eigenmann (?) mencionado acima, é uma separata (que não trás nem data, nem a revista a que pertence) encadernada num volume com outros trabalhos do autor e pertence à Biblioteca do Instituto de Zoologia da Secretaria da Agricultura de São Paulo, existindo outro exemplar, nas mesmas condições, na biblioteca da Estação Experimental de Caça e Pesca de Pirassununga.

Nesse trabalho, Eigenmann critica a hipótese de *R. Lankester* sobre a origem dos animais cavernícolas, hipótese que conhece-

nícolas nunca foram encontradas fora das cavernas, o que vive no rio aberto nunca foi encontrado dentro delas. Esta última espécie, é o *Ch. cornutus*, que embora viva à luz, tem olhos simplificados muito menos perfeitos que alguns de seus parentes cavernícolas. Assim, *Ch. agassizii*, apresenta grande desenvolvimento dos órgãos taceis e olhos mais perfeitos (embora muito rudimentares) do que *Ch. cornutus*.

Cuénot (1932) cita um *Delfim* do Ganges, que tendo 1,80 ms. apresenta olhos rudimentares, do tamanho de uma ervilha, sem ter cristalino, e com músculos oculares também rudimentares.

VI

Como e porque certos animais vão para as cavernas, para aí dar origem à fauna cavernícola?

Ray Lankester (1925) acha que os animais são levados acidentalmente para as grutas aí podendo permanecer por algum tempo, ou mesmo se estabelecer nelas definitivamente. Nessas condições, algumas transformações no aparelho da visão podem se dar. Dando-se elas em alguns indivíduos, os outros que ficaram ainda com os olhos normais, podem, quando em seus passeios, encontrar a entrada da gruta de onde provem a luz, e sair dela. Os cegos que perderam por isso a capacidade de se orientar pelos olhos, não tendo a chance dos outros, ficam dentro da gruta. Assim depois de muitos anos, como saem sempre os indivíduos com olhos normais e não os cegos,

mos através de um trabalho de 1925, mas que parece já ter sido emitida pelo mesmo autor anteriormente (Caullery cita na bibliografia pag. 438 — *Extinct Animals*, Londres 1905 de R. Lankester) pois acreditamos que o trabalho de Eigenmann seja anterior a essa data.

Nota: — O gênero *Chologaster* ao qual Eigenmann faz menção, passou hoje para o gênero *Forbesichtys* (Hubbs 1938).

estes últimos predominarão dentro da gruta. Segundo esse autor então, uma linhagem de peixe que habitou a gruta ocasionalmente por um certo tempo, pôde dar origem à uma linhagem cavernícola.

Eigenmann (1909) acha essa hipótese falha, admitindo mesmo que o autor ignora as condições das cavernas, como a natureza dos animais que as habitam. Considera mais exata uma opinião de *Herbert Spencer*: “A existência desses animais cavernícolas, pode ser admitida somente se considerarmos que seus ancestrais faziam passeios dentro das cavernas, achando-as aproveitáveis, ficavam nelas, e a ela se acostumavam se adaptando aos poucos”. Admite uma preadaptação dos animais que vão para as cavernas, isto é, que são animais capazes de agir em parte sem auxílio dos olhos, antes mesmo de irem para elas. Menciona os *Amblyopsidae* que cegos ou não, quando no aquário, procuram o escuro. Acha que os animais não são levados acidentalmente para as grutas, mas entram nelas por já serem adaptados a elas, aí permanecendo para fugir à luz.

Apoia também a teoria de *S. Garman* quanto à origem da fauna das cavernas de Kentucky, segundo o qual: The originals of the species (non-aquatic, specially) of Kentucky were probably already adjusted to a life in the earth before the cave were formed. *Eigenmann* 1909). Finalmente ainda defende a possibilidade de que os animais podem ter um desenvolvimento sincrónico (synchronic) com os das grutas.

Hasemann (1911) visitou a gruta de Areias e dela levou alguns exemplares de *T. krontei* os quais parecem que estão ainda hoje no mostruário do Carnegie Museum. Para explicar a entrada do *T. krontei* na gruta, critica o ponto de vista de *Eigenmann*, dando inteiro apoio às idéias de *R. Lankester*.

Hubbs (1938) que concorda com *Eigenmann* na hipótese da preadaptação da maioria dos animais caverníco-

las, critica-o no modo como êle achava que essa transformação do peixe normal em cego se dava (*Eigenmann* era lamarckista). *Hubbs* nesse trabalho nos dá uma tabela com os peixes cegos de água doce que conhece. Essa tabela, é uma confirmação de que a maioria dos animais que deram origem aos cavernícolas, já tinham uma preadaptação para a vida no escuro, por serem lucífugos.

O material com o qual trabalhamos faz parte da lista dos animais da tabela de *Hubbs*, pois como vimos o *P. transitoria* é um animal de hábitos noturnos, e em geral só sae à procura de alimento nas horas escuras. Sua constituição anatômica e fisiológica, permite portanto que viva num ambiente desprovido de luz.

Embora só tenhamos trabalhado com animais que têm esses hábitos, não concordamos completamente com *Eigenmann*, de que a fauna cavernícola só possa se originar de espécies preadaptadas ao meio cavernícola. Admitindo como vimos que a evolução dos animais cavernícolas nada mais seja do que um caso particular do processo geral da evolução, e que portanto se dê por mutações gênicas e cromosômicas associadas à seleção natural, esse processo pode começar em qualquer tipo de animal, viva êle no claro ou no escuro. Como vimos na introdução, um organismo qualquer pode armazenar grande quantidade de gens recessivos, sem que eles mostrem seus efeitos quando ao lado de seu alelo normal.

Hubbs (1938) depois de citar o caso *Anoptichtys jordanis* (*Hubbs* e *Innes* 1936) como um exemplo contrário à teoria da preadaptação de *Eigenmann*, conclue que quasi todos os peixes de água doce, podem ter a capacidade de se tornar cegos e despigmentados assumindo assim as chamadas formas favoráveis à vida na caverna.

O *Anoptichtys jordanis* (*Hubbs* e *Innes* 1936) que vive em cavernas mexicanas, derivou de uma forma, o *Astyanax fasciatus mexicanus*, que tem todas as caracteris-

ticas de um animal que vive à luz (onde de fato êle vive) e nenhuma de cavernícola.

E' na verdade, muito mais facil a perpetuação de um carater favorável à vida cavernícola num animal que já viva nela, do que em outro, que só esporadicamente por ela passe. E' mais facil ao *Pimelodella* dar origem ao *Typhobagrus* do que *Astyanax* ao *Anoptichthys*. No primeiro caso, basta que o *Pimelodella* perca os olhos, cujas funções dentro da gruta são nulas, e são plenamente substituidas por outros órgãos, como por exemplo os barbilhões quando se trata de procurar alimento ou desviar de acidentes. No outro caso, o de *Astyanax*, não basta que haja a perda dos olhos, mas que ao mesmo tempo um grande desenvolvimento em outros órgãos dos sentidos comece a se dar, para substituir a função dos olhos, pois o tipo ancestral parece não apresentar tais desenvolvimentos, a menos que o ambiente seja excessivamente rico em alimento, como parece ser o caso em questão (Breder 1942 e 1943).

Além disso a probabilidade dos *Pimelodella* entrarem em grutas é muito maior do que a dos *Astyanax*, o que torna mais frequente ser um peixe cavernícola derivado de uma espécie lucífuga, do que de uma espécie lucífila.

Seja como fôr, embora haja maior probabilidade de que uma forma cavernícola provenha de outra preadaptada, não devemos excluir a possibilidade de uma espécie não preadaptada fazer o mesmo. Um fato que poderia favorecer este último tipo de origem cavernícola, seria o hábito de subir o rio, para desovar que muitos peixes mostram quando na época de reprodução. Se um peixe sobe um rio para desovar, nada impede que êle o faça dentro de uma gruta, se esta se encontra na cabeceira do rio. Se a desova se der dentro da gruta, que êle visitou só acidentalmente e dentre os indivíduos que nascerem, alguns apresentarem olhos atrofiados, esses poderão viver e se reproduzir dentro dela, aí se perpetuando. Vemos assim

como o acúmulo de gens recessivos para caracteres cavernícolas, a que atrás fizemos referências, pode ter grande papel na explicação da origem dos peixes cavernícolas. Neste caso poderíamos ter um exemplo de uma linhagem de animais cavernícolas derivada de outra que nunca tinha estado na gruta, a não ser na época da reprodução. O reotropismo positivo apresentado por algumas formas de peixes, seria outro elemento favorável a essa hipótese, e essa parece ter sido a maneira como *Breder* (1943) tentou explicar a entrada do *Astyanax* para a gruta.

VII

Como pôde ter-se a involução de alguns caracteres nas cavernas?

A maioria dos naturalistas que trataram do assunto, depois do começo deste século, abandonou completamente as idéias lamarckistas para a explicação do fenômeno.

Os vários autores que nestes últimos anos trataram da evolução em geral, deram sempre grande importância ao fenômeno da rudimentação e evolução da fauna cavernícola. Bons exemplos disso se encontram nos livros de *L. Cuénot*, *Th. Dobzhansky*, *R. Goldschmidt*, *J. S. Huxley* e outros. No entanto nenhum desses autores, fez mais do que um tratamento geral do problema. Devemos a *Hubbs* (1938) ter ido um pouco mais longe, aplicando ao mecanismo dessa rudimentação as fórmulas já conhecidas para explicar a evolução em termos da "mutação" e "seleção".

Admitida essa interpretação genética para a evolução desses animais, os vários caracteres que nela entram em jogo, dependeriam de gens, um só par em alguns casos, vários em outros, daí a razão de poderem caracteres diversos ter evolução diferente.

Passemos em revista como se pôde ter dado a evolução dos dois caracteres mais importantes em nosso caso: a ausência de olhos e de pigmentação.

Para o primeiro desses caracteres, podemos admitir que a "seleção natural" tenha um papel mais marcante do que para o último. A ausência de olhos pode ser considerada como foi por alguns autores, como um princípio de economia de energia, tanto na vida embrionária como na adulta. Na vida embrionária, porque esse órgão é um dos primeiros a se formar, e representa uma grande porcentagem no volume total do embrião, dispendendo por isso grande parte da energia contida no ovo. Se êle não se formar, toda essa energia pode ser aproveitada pelo embrião para outras funções. Na vida adulta, será uma vantagem também, porque não tendo o animal que nutrir um órgão inútil, economizará também energia. Sendo assim, a "pressão da seleção" tendo papel importante na evolução desse carater, sua evolução poderá ser representada pela fórmula geral de evolução (ver referencias em Dobzhansky 1941), ou seja $q^2AA: 2q(1-q) (1-hs)Aa : (1-q)^2(1-s)aa$.

E' lógico que devemos considerar também a "pressão de mutação", que seria o fator responsavel pelo aparecimento de gens aa a partir dos gens AA (voltaremos a isso mais tarde).

Para o carater pigmentação, sobre o qual em determinado estadio de sua evolução a "seleção natural" não age, algumas alterações na fórmula geral têm que ser feitas, si a ela o quizermos aplicar.

Dissemos que sobre esse carater em determinado estadio de sua evolução a seleção natural é inoperante, porque sendo êle em parte devido à ação da luz, algumas combinações diferentes de gens podem conduzir dentro da gruta ao mesmo fenotipo. Pudemos provar que isso é verdadeiro, porque dentre os animais que capturamos nas grutas, alguns que então tinham o mesmo aspecto fenotípico, quando deixados alguns mezes à ação da luz no aquário, tomaram aspectos completamente diferentes. Esses animais quando capturados apresentavam-se comple-

tamente despigmentados, com uma côr róseo-amarelada. Sob a ação da luz, alguns continuaram com a mesma coloração, mas com uns vestígios de uma pigmentação cinzenta, enquanto que outros se pigmentaram mais, tomando uma côr cinzenta, com pequenos vestígios do róseo primitivo. Como animais com genótipos diferentes apresentavam o mesmo fenótipo, conclue-se que a “seleção natural” não póde agir sobre eles, ou age da mesma maneira sobre esses vários genótipos, daí a evolução desse caráter se dar exclusivamente sob a “pressão de mutação”.

Nesse caso, se a frequência da mutação de A para a , ocorrer com uma taxa v por geração, em cada geração sucessiva, a frequência q do gen A sofrerá uma variação em uma taxa Δq , onde $\Delta = -qv$. Agora, se a frequência da mutação reversa de a para A for igual a uma taxa u por geração, o valor de Δq será alterado para $\Delta q = -qv + (1-q)u$, onde $(1-q)$ corresponde a frequência do gen. a . Podendo haver então passagem de a para A bem como de A para a , chegaremos a um equilíbrio, se outros fatores não influírem, quando o valor qv for igual a $(1-q)u$ ou seja, quando $\Delta q = -qv + (1-q)u = 0$ que resolvido para q nos daria:

$$q = \frac{u}{v + u}$$

Sendo verdadeira a existência da “mutação reversa”, nunca chegaríamos portanto a ter para casos de evolução sob “pressão de seleção” um único genótipo, pois bastaria que um existisse para que pudesse aparecer o outro.

E' claro que, para peixes vivendo na luz, essa “degeneração” do pigmento, oferecendo-nos toda sorte de tipos de pigmentação não se observa, pois as “mutações reversas”, isto é, no sentido do albinismo, serão eliminadas pelo crivo da “seleção natural”, caindo assim na fórmula atrás discutida para explicar porque desaparecem os

animais com olhos na caverna, fórmula onde age a “pressão da seleção”.

No caso de não existir a “mutação reversa”, ou seja, a “mutação” se dar em um só sentido, mesmo assim a evolução desse caráter seria muito demorada, pois à medida que vai diminuindo a frequência do gen mutável, mais raros vão se tornando os novos mutantes. Na prática, é muito difícil saber na verdade qual desses dois tipos de evolução está se processando, mas de qualquer maneira, o exposto parece ser uma razão suficiente para explicar a diferença de estágio de desenvolvimento entre os dois caracteres que mencionamos: “ausência de olhos” e “pigmentação”.

VIII

“Nos animais de vida subterrânea, nas cavernas, no interior dos formigueiros, a pigmentação decresce mais ou menos simultaneamente com a perda da visão, enquanto em compensação certas funções sensoriais se desenvolvem” (*Goldschmidt* 1940). Acabamos de citar *Goldschmidt*. O mesmo poderíamos fazer para a maioria dos autores que trataram do assunto depois de *Lamarck*. São comuns, citações de animais cavernícolas com apêndices muito alongados, e com grande desenvolvimento dos órgãos tácteis ou do sentido vibratório como sendo uma adaptação necessária à vida no escuro. *Hubbs* (1938) cita exemplo de uma subespécie de *Cichlasoma urophthalmus ericymba*, com as cavidades sensitivas da cabeça aumentadas, bem como algumas populações de *Rhamdia guatemalensis* com barbilhões muito longos.

O *T. kronei* parece ser uma exceção a essa regra, pelo menos quanto a seus barbilhões maxilares. *Eigenmann* (1917) descreveu 18 espécies de *Pimelodella*, que são os parentes mais próximos do *Typhlobagrus*. Pois bem, estes últimos apresentam em seu conjunto, barbilhões ma-

xilares menores do que quaisquer das espécies descritas por *Eigenmann*. Esse órgão, de tão grande importância para o animal, principalmente dentro da gruta, ao contrário de se apresentar mais desenvolvido, apresenta-se mais curto. Como vimos pelas descrições, o próprio *P. transitoria* de quem êle muito se aproxima tem esses órgãos mais compridos. Podia-se objectar, que embora mais curtos, seus barbilhões teriam em compensação maior número de corpúsculos sensoriais ao longo de sua superfície, mas o estudo comparativo de sua histologia nas duas espécies mostrou não haver grande diferença entre eles.

Haverá um maior desenvolvimento do órgão da olfação no *T. kronei*? Nada podemos afirmar. Em nossas experiências feitas em aquário não conseguimos notar diferença de comportamento quanto a este carater, entre *Typhlobagrus* e outros animais com olhos com os quais trabalhamos.

Outro fato interessante, é que embora com a aparente desvantagem da alimentação escassa, além de outras, decorrentes do viver nas grutas, alguns *T. kronei* são maiores do que os maiores *P. transitoria* (ver tabela VI pag. 50). Assim, os maiores *P. transitoria* que encontramos, chegavam a ter aproximadamente 140 mm. no comprimento do corpo sem a cauda, e 165 mm com ela. Dentre os *T. kronei*, vários eram maiores que estes últimos, e um chegava mesmo a ter 184 mm, de comprimento do corpo também sem a cauda, e 218 com ela (acreditamos ser este um dos maiores peixes cavernícolas conhecidos).

Haverá alguma característica fisiológica de *T. kronei*, por ser este um animal cavernícola, que o distinga do *Pimelodella* de que proveio?

Uma das principais propriedades que o animal teria perdido com os olhos, seria a de poder mudar o estado de

concentração e expansão do pigmento segundo o substrato em que êle se encontra. Esse carater sem nenhum valor dentro da gruta, parece ter importância fóra dela.

Experiências de *Sumner* (1935) na *Gambusia partuelis* demonstraram haver alguma vantagem para os peixes em apresentarem a mesma côr que o substrato. Tais experiências são contrárias às generalizações feitas por *Mc-Attee* (1932), segundo a qual, a homocromia não tem valor algum, não apresentando nenhuma vantagem, contra os predadores. Este autor, abrindo o estômago de milhares de pássaros norte-americanos, encontrou em seu conteúdo, igual número de insetos que apresentavam homocromia com o ambiente no qual em geral vivem, e insetos que não apresentavam essa característica. Com isso generalizou a idéia para todos os seres vivos. Foi, porém criticado por grande número de autores que trataram do assunto depois dele. Dentre esses autores estão *Poulton*, *Huxley*, *Sumner*, *Dobzhasnky* e muitos outros.

Hoje admitimos que embora, em alguns casos, o que é homócromo para os olhos humanos, não o é para os olhos de outros animais, existem na natureza, casos de homocromia vantajosa.

Um outro carater que o *T. kronei* perdeu em parte com a perda dos olhos, foi a de sair à procura de alimento, só às horas bem escuras, como faz o *P. transitoria*. Este carater também sem nenhuma importância dentro da gruta, parece ser desvantajoso fóra dela. Na verdade, como vimos, os animais da população de Bombas, ainda não o perderam totalmente, pois só se aventuram para fóra da gruta à noite. No aquário porém, eles não apresentam como o *P. transitoria* um fototropismo negativo muito acentuado. A perda em parte desse carater, seria desvantajoso se o animal vivesse sempre fóra da gruta, porque um dos predadores mais temidos pelos *Pimelodella*, prin-

principalmente para os de pequeno talhe, é o *Characideo*, *Salminus hilarii*, vulgarmente chamado "Tabarana", que é muito voraz, e de hábitos diurnos. É muito frequenté mesmo entre os pescadores, usar um *Pimelodella* vivo no anzol para pescar "Tabarana". Em nossas pescarias noturnas, mesmo com isca de minhoca, pescamos alguns exemplares pequenos deste predador dos *Pimelodella*. Essas "Tabaranas" foram capturadas nas proximidades da entrada inferior da gruta de Areias de Baixo, e este cremos é um dos fatores, devido ao qual não existem *T. kronei* nesse lugar.

Outro carater de importância para os animais que vivem em rios abertos, e que o *T. kronei* pôde perder sem nada sofrer dentro da gruta, seria o hábito de se entocar. Vimos que mesmo quando tornados cegos, os *P. transitoria* não deixam de faze-lo, embóra na verdade de um modo defeituoso se o compararmos com os animais com vista normal. Não pudemos saber se essa atitude do animal é um instinto, ou se é um hábito adquirido, condicionado à presença de olhos nele. Para isso, deveríamos cegar um animal recém-nascido e analisar seu comportamento. Como não tivemos o material necessario, não pudemos faze-lo. No entanto a atitude de alguns *T. kronei* que procuravam tócas durante algumas horas do dia, nos leva a pensar num instinto desses animais, que em *Typhlobagrus* já foi em parte perdido.

A perda desses três caracteres bem como a côr clara do corpo, associados a outros, como por exemplo, o hábito de nadar lentamente, cremos, impossibilita a sobrevivida de *Typhlobagrus* fóra da caverna.

CONCLUSÕES

Além dessas conclusões gerais deverão ser levadas em conta as que figuram nas paginas 55 e 62.

- I) — As únicas diferenças assinaláveis entre os dois gêneros *Pimelodella* e *Typhlobagrus* são relativas aos olhos e pigmentação. A exclusão desses dois caracteres cavernícolas coloca *T. kroni* de Areias mais próximo de *P. transitoria* do que de *T. kroni* de Bombas.
- II) — *P. transitoria* pôde viver tanto dentro como fóra da gruta. Por sua constituição anatômica e fisiológica é um animal preadaptado à vida nas cavernas.
- III) — *T. kroni* que vive no interior das cavernas e em condições especiais nas proximidades da entrada da gruta de Bombas, é representado por duas populações geograficamente isoladas. No ambiente natural, devido provavelmente ao isolamento geográfico, não há cruzamento entre os indivíduos dessas duas populações, a saber, a da gruta de Areias e a da gruta de Bombas.
- IV) — O fato de *P. transitoria* ser um animal lucífugo explica ou pelo menos torna mais facil explicar como esse peixe pôde ir ter às grutas. O processo de evolução de caracteres cavernícolas pode começar sem nunca terem anteriormente os animais estado em grutas.
- V) — *T. kroni* derivou de *P. transitoria*. Essa derivação pode ter se dado pelo mecanismo se-

guinte: a) — mutações para ausência de olhos teriam permitido o aparecimento de animais com olhos rudimentares ou sem eles. O estado de equilíbrio entre animais com e sem olhos dependeria primeiramente da frequência das duas mutações inversas.

b) — A seleção favorecendo dentro da gruta os animais sem olhos determinaria a diminuição do número de animais com olhos.

- VI) — Os animais sem olhos e sem pigmento indo para fóra da gruta seriam facilmente presa de seus inimigos naturais, principalmente porque *T. kronei* perdeu em grande parte seu fototropismo negativo, muito intenso em *Pimelodella*. Assim se explicaria a inexistência de *T. kronei* fora da gruta.
- VII) — Embóra vivendo num ambiente cujas condições de vida parecem ser menos favoráveis do que as de fóra da gruta, *T. kronei* de um modo geral é em média maior de que *P. transitoria*.
- VIII) — A ausência de olhos e a perda da pigmentação parecem derivar de diferentes mecanismos de evolução. No caso do desaparecimento do pigmento a seleção não deve ter agido, uma vez que todos os *T. kronei* têm o mesmo fenotipo, embóra tendo genotipos diferentes.
- IX) — Deve ter existido durante um certo tempo uma livre cruzamento entre *T. kronei* de Areias e *P. transitoria*, daí apresentarem essas duas populações variações paralelas de alguns caracteres (Na conclusão n. 10 vemos mais uma confirmação dessa hipótese).
- X) — A população de *T. kronei* de Bombas deve se ter originado de alguns poucos indivíduos, seja de *P. transitoria*, seja de *T. kronei* de Areias. Uma vez constituída, essa população deve ter-se isolado precocemente da população que lhe

deu origem pois não apresenta a mesma heterogeneidade das outras duas populações mencionadas.

- XI) — Além de *T. kronei* que é cego e parcialmente despigmentado existe na gruta de Areias *P. transitoria*, *Rhamdia sp.*, e *Rhamdioglanis sp.*, animais com caracteres ordinários.
- XII) — A maioria dos animais cavernícolas apresenta um maior desenvolvimento de outros órgãos dos sentidos, compensando a perda da visão. *T. kronei* ao contrário apresenta seu barbilhão maxilar (órgão essencial na substituição dos olhos) menor do que o *P. transitoria*, (e mesmo do que todos os *Pimelodella* sul americanos conhecidos). Não há evidência por outro lado de que os órgãos do barbilhão maxilar sejam diferentes nas duas espécies.

R E S U M O

A fauna cavernícola constituiu sempre objeto de interesse particular para o estudo do mecanismo da evolução pois nos mostra como pôdem variar organismos quando introduzidos em novo meio, variação tanto mais facil de ser analisada, quanto mais próximos forem os animais cavernícolas de seus antepassados não-cavernícolas.

Na fauna das cavernas de Iporanga, Est. de São Paulo, foram encontradas duas espécies de peixes que vivendo em ambientes muito próximos e ocasionalmente no mesmo ambiente, apresentam certas diferenças, mostrando no entanto, nitidamente, acentuado grau de parentesco. Uma forma é cavernícola e apresenta todos os caracteres de animais desse tipo de fauna, ou seja não possui olhos e tem pigmentação muito fraca. Essa forma foi descrita em 1907, em material proveniente da gruta de Areias, por Miranda Ribeiro que a classificou como um novo gênero e uma nova espécie: *Typhlobagrus kronei*. A outra forma apresenta olhos e pigmentação normais, vive em rio aberto, ocasionalmente em grutas, e faz parte do gênero *Pimelodella* que é relativamente comum nos rios brasileiros. Esta espécie também foi descrita por Miranda Ribeiro, em 1905, que a denominou *Pimelodella transitoria*.

Em linguagem lamarckiana tais caracteres eram interpretados como devidos à atrofia dos olhos e do pigmento em consequência da falta de funcionamento, atrofia que se transmitiria por herança de geração em geração até culminar no seu desaparecimento total. Em linguagem darwiniana, como fruto da seleção natural que os teria favorecido por serem provavelmente úteis no meio cavernícola. Atualmente e graças principalmente aos dados fornecidos pela genética sabemos ser o problema mais complicado e necessário para sua explicação apelar para a interação de vários mecanismos, tais como: mutações, seleção natural, oscilação genética, mecanismos de isolamento e outros mais, sendo que a atrofia de certos órgãos é atualmente admitida como resultado da pressão de mutações sem a oposição da seleção natural.

Um breve resumo de cada uma dessas tres épocas é feito na introdução do presente trabalho.

Segue à introdução, um estudo comparativo da morfologia, fisiologia, comportamento e habitat das duas espécies mencionadas. Para a comparação morfológica, foi feita uma transcrição da descrição do gênero *Pimelodella* Eigenmann & Eigenmann seguida de uma descrição da espécie em questão. Essa descrição foi baseada em uma amostra de peixes que colhemos. O mesmo foi feito com o gênero *Typhlobagrus* — M. Ribeiro e a espécie *T. kronei*.

P. transitoria em nosso caso é representada por uma única população amplamente distribuída nos rios da bacia do Ribeira de Iguape. *T. kronei* é representada por duas populações geograficamente isoladas e existentes em duas grutas da mesma região: gruta de Areias e gruta de Bombas. Nesta última *Typhlobagrus* só agora foi encontrado. Uma descrição da região assim como das duas grutas é feita, mostrando a distribuição das duas espécies.

Como caracteres mais importantes para o estudo comparativo destacamos: Formas da cabeça; Pigmentação; Estria escura sobre a linha lateral; Denticulações do acúleo da nadadeira peitoral e barbilhões maxilares. É interessante notar-se que para alguns desses caracteres, *T. kronei* de Areias é mais relacionado com *P. transitoria*, do que com *T. kronei* de Bombas.

P. transitoria, animal de hábitos noturnos, é provido de seis barbilhões que servem para orientação e procura de alimento. Como só sai à noite para se alimentar parece provável que pouco use a visão para tal fim e essa função é desempenhada quasi que exclusivamente pelos barbilhões. Costuma entocar-se durante as horas claras do dia. Quando num substrato claro, contrae seu pigmento tornando-se muito claro. Quando num substrato escuro, expande-o, tornando-se muito escuro. A expansão e contração do pigmento parecem ser regidas por mecanismos diferentes. A expansão é mais rápida do que a contração dos cromatóforos.

A análise do conteúdo intestinal mostrou terem os peixes dessa espécie alimento constituído de larvas e cascas quitinizadas de insetos, conchas de microgasteropoda e lamellibrânquia e outros completamente vasio.

P. transitoria apresenta um fototropismo negativo muito acentuado e mesmo no aquário só procurava alimento à noite. Animais tornados cegos por injeção de nankin em ambos os olhos expandiam seus cromatóforos tornando-se escuros. O animal cegado de um lado apenas, mesmo quando num aquário de paredes brancas torna-se cinzento claro (a expansão dos cromatóforos não é total).

Mesmo quando tornados cegos os animais não perdem o hábito de se entocar.

O *T. kronei*, de constituição anatômica muito próxima da do *P. transitoria*, exceto os olhos, tem no entanto um comportamento muito diferente. Na natureza, encontramos diferenças de comportamento mesmo entre as duas populações de *T. kronei*. Na gruta de Areias, como existe alimento trazido pelo rio que nasce numa floresta, os peixes passam o tempo todo dentro dela. Na gruta de Bombas, o rio nascendo no seu interior não transporta consigo alimento suficiente para seus habitantes. Por isso os peixes precisam procura-lo fóra da gruta. E' interessante notar-se que os animais só se aventuram para fóra da gruta à noite. Várias tentativas foram feitas com a intenção de encontra-los em tais lugares durante o dia, mas todas foram infrutíferas.

A análise do conteúdo intestinal de *T. kronei* mostrou a mesma variedade de alimento encontrada no *P. transitoria*. Neste caso ainda, um animal foi encontrado cujo estômago estava cheio de amido, sob a forma de grânulos como se fossem provenientes de tuberculos ou sementes de plantas. No aquário os animais mostraram-se indiferentes ao novo meio ambiente, passeando e nadando o dia todo. Davam preferência para os passeios, às horas menos claras do dia. Alguns animais apresentavam o mesmo hábito de se entocar apresentado pelo *P. transitoria*, mas de um modo muito menos acentuado.

Na natureza a côr dos *Typhlobagrus* variava do cinzento claro ao róseo amarelado (sem pigmento visível). No aquário, depois de receberem luz solar por alguns meses passaram a variar do cinzento escuro quasi preto, ao róseo sujo (muito pouco pigmento).

Uma vez formado o pigmento, ele não se contrae nem com a mudança de côr do substrato nem com a estadia por alguns meses do animal em lugar desprovido de luz. Uma forte contração do pigmento formado sob a ação da luz foi observado quando injeções de hipófises trituradas foram ministradas a esses animais.

O presente trabalho é baseado em uma amostra de 132 *T. kronei* e 71 *P. transitoria*. Dos 132 *T. kronei*, 117 foram colhidos pelo autor e 15 pelo Dr. Othon Leonardos em 1933. Os 117 colhidos pelo autor, apresentavam ausência completa de olhos e nervos óticos. Dentre os 15 colhidos pelo Dr. Leonardos um animal apresentava dois pequenos olhos vestigiais com os respectivos nervos óticos cobertos pela epiderme, e um outro ainda, um diminuto olho vestigial de um lado da cabeça apenas.

Quanto à amostra de 35 indivíduos, que serviu de base para a descrição do gênero e espécie por Miranda Ribeiro, nela havia um animal que tinha um olho quasi completamente desenvolvido, mas de um lado da cabeça apenas. Discute a classificação de tais peixes com vestígios de olhos que podem ser considerados seja como híbridos entre a forma normal e a cavernícola ou indivíduos anormais. O autor acha-se com pouca base para poder julgar com segurança tais casos. Se tais peixes forem considerados como híbridos, as duas espécies classificadas em gêneros diferentes passarão a ser sinonimos. Cabendo ainda assim a ressalva baseada na raridade desses pretensos híbridos. Esperamos resolver tal questão em futuros trabalhos agora em andamento.

E' tal a semelhança entre as duas espécies que a derivação do *T. kronei* a partir do *P. transitoria* foi considerado como clara.

Uma vez admitida a derivação do *T. kronei* a partir do *P. transitoria*, é analisado qual das duas populações de *Typhlobagrus* surgiu em primeiro lugar, caso não tenham tido origens diferentes. A situação das grutas e a distribuição das duas espécies, parece indicar que a primeira população a aparecer foi de Areias, e que dela se originou a de Bombas. As várias possibilidades de passagem de peixes de uma gruta para a outra são discutidas.

Na gruta de Areias, ao lado dos animais cegos e despigmentados foram encontrados animais de gêneros diferentes com olhos e pigmentação normais. Encontramos 12 *Rhamdia* sp. (aparentemente iguais a 74 outros colhidos fóra da gruta) e 10 *Rhamdioglanis* sp. (destes últimos não tivemos a oportunidade de capturar nem um só fóra da gruta).

São discutidas as várias hipóteses que tentam explicar porque vão certos peixes para as cavernas, porque existem animais com olhos normais ao lado de animais sem eles, e outros problemas desse gênero.

São frequentes, na literatura, citações relativas a animais que vivendo em cavernas, formigueiros ou outros lugares semelhantes apresentam um desenvolvimento de certos órgãos, compensando a degeneração de outros. *T. kronei* parece uma exceção a isso. Os barbilhões maxilares, órgãos sensoriais e gustativos, e que devem substituir os olhos na escuridão da caverna, ao contrário de se apresentarem mais desenvolvidos, parecem ligeiramente atrofiados (pelo menos quanto ao comprimento), pois são mais curtos. Córtes histológicos de barbilhões das duas espécies não mostraram grande diferença de estrutura, que demonstrasse a possibilidade de maior sensibilidade na forma cega.

Devemos salientar ainda que embora vivendo em ambiente menos favovavel, com barbilhões maxilares mais curtos, na média geral, os *T. kronei* são maiores do que os *P. transitoria*.

Que características fisiológicas distinguem *T. kronei* de *P. transitoria*? Com a perda dos olhos, o primeiro perdeu completamente a capacidade de mudar de côr segundo o substrato em que se encontra. Não tem o hábito de se entocar durante o dia. Mesmo os que ainda apresentem esse hábito, quando no aquário, os apresentam muito menos desenvolvido, a maioria deles, porem não o apresentam mais. A perda dessas características, associada a várias outras que o animal apresenta em forma menos acentuada, cremos impossibilita a sobrevida do *T. kronei* fóra da Gruta.

S U M M A R Y

The cave faunas have attracted great interest as material for the study of evolution. They afford good examples of the variation which takes place when an organism passes to live in a different environment. In general the cave dwelling species are the more interesting, the closer they are to the normal animals from which they have descended.

In the fauna of the Iporanga caves, in the state of São Paulo, two species of fishes were encountered, living in approximately the same environment and showing only small differences, attesting to their close relationship. One of them has characteristics, typical of cave animals, i. e., it is devoid of eyes and has only very slight pigmentation. This form was described in 1907 by Miranda Ribeiro, who considered it a new species and a new genus *Typhlobagrus kronei*.

The other form has normal eyes and pigmentation, lives chiefly in open rivers and occasionally in one of the caves, and belongs to the genus *Pimelodella* which is relatively abundant in Brazilian rivers. This species was also described by Miranda Ribeiro in 1905, who called it *Pimelodella transitoria*.

In the time of predominance of Lamarckism such instances of a normal species giving rise to a cave species were interpreted as due to the atrophying of organs owing to their disuse, and the inheritance of such changes. In the time of Darwinism such characters were interpreted as due to natural selection which favors the appearance and maintenance of useful traits. As present the problem appears more complex, and the cooperation of several mechanisms is used to explain the atrophying of some organs: mutation, natural selection, genetic drift, isolation and others are all involved in this process. To be sure the phylogenetic loss of organs is sometime accounted for by mutation alone without the intervention of natural selection.

We have made a comparative study of the morphology, physiology, behavior and distribution of the two fishes species mentioned above.

A description of the genus *Pimelodella* (Eigenmann and Eigenmann) is given together with the description of the species *Pimelodella transitoria* based on the sample of these fishes collected by ourselves. Description of the genus *Typhlobagrus* (Miranda Ribeiro) and the species *Typhlobagrus kronei* has also given.

A widely distributed population of *P. transitoria* occurs in the rivers of the watershed of the Ribeira de Iguape river. *T. kronei* lives in two geographically isolated populations in caves of the same region namely, Areias cave and Bombas cave. A brief description of the rivers, the caves, and of the distribution of the fishes in them is given. For the purposes of comparative study the most important morphological characters of the fishes are: shape of the head, pigmentation, the dark strip on the lateral line, teeth on the spine of the pectoral fin and the maxillary barbels. It is interesting to note that in respect to some of these characters *T. kronei* of Areias is more closely related to *P. transitoria*, than to *T. kronei* of Bombas cave.

P. transitoria is a nocturnal animal which appears to use its barbels for orientation while procuring food. Since it actively feeds during the night, it seems probable that vision is little used in this case, and the function of orientation is taken over nearly exclusively by the barbels. It has the habit of hiding during the day. When placed on a light background the fish contracts its pigment cells and becomes very light. On a dark background the pigment cells expand and the fish becomes very dark. The expansion and contraction of pigment appear to be governed by different mechanisms. The expansion of the pigment cells is more rapid than the contraction.

Animals deprived of vision by means of injection of India ink into both eyes expand their pigments cells and becomes dark. And individual blinded on one side only became light gray (the expansion of the pigment cells incomplete) even in an aquarium with white walls. Even when blinded the animals do not lose the habit of hiding during the light hours of the day.

An analysis of the contents of the intestinal tracts show that the fishes of this species feed on a variety of foods, namely insects, small gastropod and lamellibranche moluscs, and others organisms. It may be noted that the amount of food present in different individuals varies greatly, some have their gut completely filled and others quite empty.

P. transitoria displays its negative phototropism even when kept in an aquarium, and takes food only at night.

Although *T. kronei* is morphologically very close, except for the absence of eyes, to *P. transitoria*, it behaves very differently. In fact differences in behavior exist also between the two populations of *T. kronei*. Individuals of this species always remain within the cave in Areias; the Areias river which arises in a forest carries a considerable amount of nutritive material. In the Bombas cave, the river arises in the cave itself, presumably does not contain food enough for its inhabitants; and the fishes have to feed outside the cave. It is interesting, however, that the animals pass outside the cave only during the night. All attempts to find them outside the caves during day time were unsuccessful.

The food of *T. kronei* is about as varied as that of *P. transitoria*. One specimen of the former species had its stomach full of starch apparently coming from some seeds. In an aquarium, individuals of *T. kronei* swim back and forth during the entire day, especially during the hours of less light. Some animals have the same habit of hiding as *P. transitoria*, but this habit is much less striking in the former. In their natural habitat the color of individuals of *T. kronei* varies from yellowish pink (without visible pigment) to light gray. After having been exposed to sunlight for several months in aquaria, their color varies from dirty pink (due to little pigment) to dark gray, almost black. The dark pigment having developed under the influence of light. The fish preserves its color regardless of the color of the background or the presence or absence of light. A strong contraction of the pigment formed under the influence of light has been, however, induced by injection of pituitary extract.

The present paper is based on the study of samples of 132 *T. kronei* and 71 *P. transitoria*. From among the 132 *T. kronei*, 117 were collected by the author and 15 received through the courtesy of Dr. Othon Leonardos, which he collected in 1933.

Among the 117 collected by the author every individual lacks eyes and optic nerves; one of the 15 collected by Dr. Leonardos had two small eye vestiges with optic nerves under the epidermis; one further individual had a diminutive eye on one side of the head only. Among the 35 individuals which served as material for the generic and specific description of Miranda Ribeiro there was one animal which had, on one side of the head, a nearly normally developed eye. It is not clear whether such individuals with eye rudiments must be regarded as hybrids between the normal and the cave dwellings species or as simple abnormal individuals. If these individuals were hybrids, one would have to unite

the two genera, *Typhlobagrus* and *Pimelodella*, in a single species. We hope to decide this problem through further work.

In any event, the resemblance between *T. kronei* and *P. transitoria* is so great that there is no doubt that the former is derived from the latter. Once such relationship is granted, the problem arises whether the Areias and Bombas population of *T. kronei* have arisen independently or had a common origin. The location of the caves and the distribution of *Typhlobagrus* and *Pimelodella* seems to suggest that the Areias population of *T. kronei* arose first and that it gave rise to the Bombas population. The possibilities of the passage of the fishes from one cave to the other are discussed in the text.

In the Areias several others species of fish with normal eyes and pigmentation are found side by side with the blind and pigmentless *T. kronei*. Thus, we have found 12 specimens of *Rhamdia* sp. (apparently indistinguishable from 74 others specimens found outside of the cave), and 10 individuals of *Rhamdioglanis* sp. (we have not found as yet representative of this species in the rivers outside of the cave). Some hypothesis are discussed as to the factors which cause certain fishes to enter the caves, causing some species to retain eyes and others to lose them, and other problems of this kind. In the literature, many instance are known in which animals dwelling in caves, ant or termite nests, and similar ecological nishes, show overdevelopment of some organs, balanced by degeneration of others. *T. kronei* seems to be an exception from the above rule. One would think that the maxillary barbels sense and taste organs which presumable take over the function of the eyes, should be greatly developed in the cave form. Yet, in *T. kronei* these are somewhat shorter than in *P. transitoria*. Histological section of the barbels of the two species fail to show large differences in structure that would suggest a greater sensitivity in the blind form.

Although *T. kronei* lives in a less favorable environment and has short maxillary barbels, its body size is larger on the average than that of *P. transitoria*.

The main physiological characteristics that distinguish *T. kronei* and *P. transitoria* are: 1) the loss of the eyes in the former; 2) loss of the ability to change the color according to the color of the background; 3) a weaker habit of hiding during the day. The loss of these characteristics, associated with certain others features, apparently prevents the survival of *T. kronei* outside the cave.

BIBLIOGRAFIA

* *Benedetti, E.*

- (1933) Il cervello e i nervi cranici del *Proteus anguineus*, Laur. — Mem. Inst. Ital. di Speologia - serie biologica, mem. III, pg. 1-80.

Breder, C. M., Jr.

- (1934) The reproductive habits of the common catfish, *Ameiurus nebulosus* (Le Sueur) with a discussion of their significance in ontogeny and phylogeny. *Zoologica*, 19, (3), pg. 143-185.
- (1942) Descriptive ecology of La Cueva Chica, with especial reference to the blind fish, *Anoptichthys*. *Zoologica*, 27, pg. 7-15.
- (1943) Problems in the behavior and evolution of a species of blind cave fish. — Trans. of the N. Y. Acad. of the N. Y. Acad. of Sciences ser. II, vol. 5, n. 7 pg. 168-176.

Breder, C. M., Jr. & Gresser, E. B.

- (1941) Correlation between structural eye defects and behavior in the mexican blind characin. — *Zoologica*, 26, (2) pg. 123-131.

Caullery, M.

- (1931) Le problème de l'évolution — Payot, Paris.

Cuénot, L.

- (1925) L'adaptation — Gaston Doin, Paris.

(1932) *La genese des Espèces Animals* — Liv. Felix Alcan, Paris.

* (1936) *L'Espèce* — G. Doin & Cie., Paris.

Darwin, Ch.

L'origine des espèces — Trad. Ed. Barbier, Paris.

* *Delage, Y. & Goldschmidt, M.*

(1924) *Les theories de l'Évolution*. E. Flammarion, Paris.

Dobzhansky, Th.

(1935) *A critique of the species concept in Biology*. — *Phil. of Science*, vol. 2, n. 3.

(1937a) *Genetics nature of species differences* — *Am. Nat.*, 72, pg. 404-420.

(1937b) *What is species?* — *Scientia*, pg. 280-286.

(1941) *Genetics and origin of Species*. (2th. edição). N. Y. — Columbia Univ. Press.

(1943) *Uma série de conferências realizadas em São Paulo*, Fac. Fil. Sc. e Letras.

Eigenmann, C. H.

(?) *The origin of cave fauna* — (separata de ?) (abstract). (ver rodapé da pg. 75 do presente trabalho)

(1909) *Cave vertebrates of America*. — *Carnegie Inst. Publ.* 104 : pg. 1-241.

(1917) *Pimelodella and Typhlobagrus* — *Mem. Carn. Mus.* vol. VII, n. 4, pg. 229-258 (7 pranchas).

Emerson, A. E.

(1938) *Ecol. Monogr.* 8:247 - 279.

- (1942) The modern naturalist. — Trans. Col. Bull., vol. XV, n. 7, pg. 71-77.

* *Fisher, R. A.*

- (1930) The genetical theory of Natural Selection. — Clarendon Press, Oxford.

Goldschmidt, R.

- (1940) The material basis of evolution. — Yale University Press.

Hubbs, C. L.

- (1934) Racial and individual variation in Animals, specially fishes. — Am. Nat. 68, pg. 115-128.
- (1938) Fishes from the caves of Yucatan. — Carn. Inst. Wash. Publ., 491, pg. 261-295.
- (1939) Speciation of fishes. — Biol. Symposia (J. Cattell) vol. II, pg. 7-30, 1941.

Huxley, J.

- (1942) Evolution — Harper & Brothers, New York e Londres.
- (1944) Darwin — 2.º ed. Trad. P. Sawaya L. Martins.

Ihering, R. von

- (1940) Dicionario dos animais do Brasil. — Sec. Agric. I. C. Est. de São Paulo.

Lamarck, J.

- (1809) Philosophie Zoologique. — Schleicher Frères, Paris.

Lankester, R.

- (1925) The blindness of cave animals. — Nature, 126, 745.

Leonardos, O. H.

- (1937) O bagrinho sem olhos das grutas de Iporanga. — Uiarã, vol. 1, n. 1, pg. 30-32.

Loeb, J.

- (1915) The blindness of the cave fauna and the artificial production of blind fish embryos by heterogeneous hybridization and by low temperature. Bull. Biol. vol. 29, n. 1, pg. 50-67.

Mc-Atee, W. L.

- (1932) Effectiveness in nature of so called protective adaptations in the animal kingdom, chiefly as illustrated by the food habits of Neartic birds. — Smithsonian Misc. Coll. 85, pg. 1-201 (apud Dobzhansky).

Mayr, E.

- (1942) Systematics and the origin of Species. — Columbia Univ. Press. N. 4.

Miranda Ribeiro, A.

- (1911) Fauna brasiliensis — Peixes. — Arch. Mus. Nac. do Rio de Janeiro, vol. 16, pg. 1-504.

* *Myers, G. S.*

- (1943) Sistematica geral de Peixes e Biologia da pesca. — Mus. Nac. do Rio de Janeiro.

Olmsted, J. D. M.

- (1920) Taste-buds and innervation fish. — Journ. Exp. Zool. pg. 369.

Parker, G. H.

- (1922) The response of *Fundulus* to white, black and darkness. — Am. Journ. Physiol. 61, pg. 548-550.

- (1934) Color changes of the catfish *Ameiurus* in relation to neurohumours. — Journ. Exp. Zool. 69 (2), pgs. 199-233.

Payne, F.

- (1911) *Drosophila ampelophila* Loew bred in the dark for sixty-nine generations. — Biol. Bull., 21, pg. 297-301.

Romanes, J.

- (1885) Darwin and after Darwin. — Londres, 3 vols. — (apud Caullery).

Rostand, J.

- (1932) L'évolution des espèces. — Hachette, Paris.

* *Schreiber, G.*

- (1935) Un enigma zoologico II Proteo — Resegna Faunistica, n. 3, ano II, Roma XIII.

* *Spemann, H.*

- (1938) Embryonic development and induction. — Yale Univ. Press.

* *Stern, C.*

- (1936) Interspecific Sterility. — Am. Nat. 70, pg. 123-142.

Sumner, F. B.

- (1935a) Evidence for the protective value of changeable coloration in fishes. — Am. Nat. 69, pg. 245-266.
- (1935b) Studies on protective colour changes. III Experiments with fishes both as predators and prey. — Prof. Nat. Acad. Sciences Wash. 21, pg. 345-353.

Uhlenhut, —

- (1914) Conferencia lida numa reunião dos Anatomistas de St. Louis. (apud Loeb 1915).

Vries, H.

- (1909) Espèce et Variétés. — Trad. L. Blaringhem, F. Alcan ed., Paris.

Wagner, M.

- (1868) Die Entstehung der Arten durch raumliche Sonderung. — Bâlo (apud Caullery).

* *Weismann, A.*

- (1892) L'Hérédité. — C. Reinwald & Cia. ead. Paris.

* *Worthington, E. B.*

- (1940) Geographical differentiation in fresh water with special reference to fish. — The New Systematics (J. Huxley) pg. 287-302.

Wright, S.

- (1929) Fisher's theory of dominance. — Am. Nat. 63:274-279.
- (1940) The statistical consequence of mendelian heredity in relation to speciation. — The New Systematics (J. Huxley) pg. 161-183.

I N D I C E

Prefácio	9
Introdução	11
Breve estudo dos gêneros <i>Pimelodella</i> e <i>Typhlobagrus</i>	24
Distribuição do <i>P. transitoria</i> e do <i>T. kronei</i>	33
Variações em <i>P. transitoria</i> e <i>T. kronei</i>	36
Comportamento do <i>P. transitoria</i> e a influencia da luz sobre ele	50
Conclusões sobre o comportamento e a ação da luz sobre <i>P. transitoria</i>	55
Comportamento do <i>T. kronei</i> e influencia da luz sobre o mesmo	56
Conclusões sôbre o comportamento e a ação da luz sôbre o <i>T. kronei</i>	62
Discussão	63
Conclusões	87
Resumo	90
Summary	95
Bibliografia	99

BOLETINS DE BIOLOGIA GERAL JÁ PUBLICADOS

Biologia Geral n.º 1

Dreyfus, A. — “Contribuição para o estudo do ciclo cromosômico e da determinação do sexo de *Rhaddias Fülleborni* Trav. 1926a.

Biologia Geral n.º 2

Barrozo do Amaral, E., — Contribuição ao estudo das células de Berger.

Biologia Geral n.º 3

Dreyfus, A. e Souza Campos, J. E., — Estudo sobre cromosomas de Marsupiais Brasileiros.

Barrozo do Amaral, E., — Contribuição para o estudo da origem e natureza da célula de Leydig.

Barros, R. de, — A colchicina e os paramécios.

Biologia Geral n.º 4

Dobzhansky, Th. and Pavan, C., — Studies on Brazilian species of *Drosophila*.

Barros, R. de, — O parênquima de Triclades do gênero *Euplanaria*.

Biologia Geral n.º 5

Dreyfus, A. e Breuer, M. E., — O sexo nos Himeopteros Arrenotocos.

