RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 15/06/2027

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO" FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS CAMPUS JABOTICABAL

VIDA NA ESCURIDÃO: RESPOSTAS METABÓLICAS, RESPIRATÓRIAS E COMPORTAMENTAIS À VARIAÇÃO DE TEMPERATURA E HIPÓXIA AMBIENTAL DA ESPÉCIE TROGLÓBIA DE CASCUDO CAVERNÍCOLA, *Ancistrus cryptophthalmus* REIS, 1987 (SILURIFORMES: LORICARIIDAE)

2025

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP CÂMPUS DE JABOTICABAL

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO" FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS CAMPUS JABOTICABAL

VIDA NA ESCURIDÃO: RESPOSTAS METABÓLICAS, RESPIRATÓRIAS E COMPORTAMENTAIS À VARIAÇÃO DE TEMPERATURA E HIPÓXIA AMBIENTAL DA ESPÉCIE TROGLÓBIA DE CASCUDO CAVERNÍCOLA, *Ancistrus cryptophthalmus* REIS, 1987 (SILURIFORMES: LORICARIIDAE)

Discente: Leonardo de Assis

Orientadora: Profa. Dra. Luciane Helena Gargaglioni Batalhão

Coorientadora: Profa. Dra. Maria Elina Bichuette

Dissertação apresentada ao Programa Institucional de Pós-Graduação em Ciência Animal da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciência Animal.

2025

A848v

Assis, Leonardo de

Vida na escuridão: respostas metabólicas, respiratórias e comportamentais à variação de temperatura e hipóxia ambiental da espécie troglóbia de cascudo cavernícola, Ancistrus cryptophthalmus reis, 1987 (Siluriformes: Loricariidae) / Leonardo de Assis. -- Jaboticabal, 2025

60 p. : tabs., mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal

Orientadora: Luciane Helena Gargaglioni Batalhão

Coorientadora: Maria Elina Bichuette

1. Peixes. 2. Fisiologia comparada. 3. Tolerância térmica. 4. Hipóxia. 5. Cavernas. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Dados fornecidos pelo autor(a).

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Jaboticabal

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: IDA NA ESCURIDÃO: RESPOSTAS METABÓLICAS, RESPIRATÓRIAS E COMPORTAMENTAIS À VARIAÇÃO DE TEMPERATURA E HIPÓXIA AMBIENTAL DA ESPÉCIE TROGLÓBIA DE CASCUDO CAVERNÍCOLA, Ancistrus cryptophthalmus REIS, 1987 (SILURIFORMES: LORICARIIDAE)

AUTOR: LEONARDO DE ASSIS
ORIENTADORA: LUCIANE HELENA GARGAGLIONI BATALHÃO
COORIENTADORA: MARIA ELINA BICHUETTE

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ciência Animal, área: Fisiologia e Bem Estar Animal pela Comissão Examinadora:

gov.br Documento assinado digitalmente
LUCIANE HELENA GARGAGLIONI BATALHAO
Data: 17/12/2025 08:35:57-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Profa. Dra. LUCIANE HELENA GARGAGLIONI BATALHÃO (Participaçao Presencial)
Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal / FCAV UNESP Jaboticabal

gov.br Documento assinado digitalmente
WILFRIED KLEIN
Data: 17/12/2025 18:26:35-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Prof. Dr. WILFRIED KLEIN (Participaçao Presencial)
Departamento de Biologia / FFCLRP USP Ribeirão Preto/SP

gov.br Documento assinado digitalmente
CARLA PATRICIA BEJO WOLKERS
Data: 17/12/2025 15:08:00-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Profa. Dra. CARLA PATRÍCIA BEJO WOLKERS (Participaçao Virtual)
Faculdade de Ciências Integradas do Pontal / Universidade Federal de Uberlândia (UFU) - Ituiutaba/MG

Jaboticabal, 15 de dezembro de 2025.

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

Leonardo de Assis, nascido em 13 de agosto de 1996 na cidade de Jaboticabal – SP, filho de Nivaldo Aparecido de Assis e Andréa Marcari de Assis. Possui formação técnica no Colégio Técnico Agrícola “José Bonifácio”, da FCAV/UNESP em Jaboticabal (2012-2014). Durante o ensino médio, atuou como bolsista PIBICjr CNPq no projeto de avaliação da eficácia anti-helmíntica da formulação Doramec em ovinos, sob a orientação do Prof. Dr. Estevam G. Lux Hoppe (2012-2013). Graduado em Bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), Campus São Carlos (2016-2021), e em Licenciatura em Ciências Biológicas pela Universidade Cruzeiro do Sul (2023-2024). Foi bolsista da CAPES em pesquisa sobre a diversidade de artrópodes de ambientes subterrâneos, no âmbito do PROTAX (2018-2020), no Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES/UFSCar), sob a orientação da Profª Drª Maria Elina Bichuette. Participou da Empresa Júnior de Biologia como assessor de marketing (2017-2019), da comissão de organização da Semana Acadêmica de Biologia (2018) e foi monitor bolsista da disciplina de Vertebrados (2020). É associado ao Instituto Brasileiro de Estudos Subterrâneos (IBES). Atualmente, realiza mestrado no Programa de Pós-graduação em Ciência Animal da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (FCAV/UNESP), Campus Jaboticabal, com bolsa da FAPESP, atuando no Laboratório de Fisiologia do Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal, sob orientação da Profª Drª Luciane Helena Gargaglioni Batalhão.

And a new day will dawn for those who stand long.
Led Zeppelin

Dedico este trabalho à minha mãe, Andréa, e ao meu pai, Nivaldo, a quem amo e agradeço profundamente por tudo.

Agradeço inicialmente à minha família, em especial à minha mãe Andréa, ao meu pai Nivaldo e à minha avó Laura, pelo apoio incondicional, carinho constante, paciência infinita e incentivo incansável que me ofereceram em todos os âmbitos ao longo desses anos.

Expresso minha sincera gratidão à minha orientadora, Profa. Dra. Luciane Helena Gargaglioni Batalhão, por quem tenho grande respeito e estima, não apenas pela excelência acadêmica, mas também pelas qualidades humanas que inspira em seus orientandos. Sou profundamente agradecido pelo acolhimento no laboratório e pela confiança depositada em mim para a realização deste trabalho.

Agradeço de forma especial à minha coorientadora, Profa. Dra. Maria Elina Bichuette, pela orientação sempre atenciosa, pela paciência inestimável, pelo incentivo, pela sabedoria generosa e pela confiança depositada em meu trabalho. Seu comprometimento acadêmico e humano, juntamente com a doação de espécimes e apoio em campo, foi fundamental em todas as etapas deste processo. Estendo também minha gratidão à equipe do Laboratório de Estudos Subterrâneos (LES/UFSCar) pela receptividade, pelo companheirismo, pelas colaborações valiosas e pelo compartilhamento de experiências durante minha graduação, que enriqueceram imensamente minha formação científica e pessoal.

Expresso minha mais sincera gratidão à equipe do Gargaglioni's Lab e LaFiTI, pela acolhida calorosa, pelo ambiente colaborativo e pela dedicação exemplar de todos que o compõem. Sou profundamente grato pelo apoio constante, pelas discussões construtivas, pelo incentivo inspirador, pela generosidade no compartilhamento de conhecimento e pelo espírito de cooperação que tornaram este percurso mais leve e enriquecedor. Em especial, a Sofia, Bianca, João, Isabela, Camila, Isabele, Derek, Bia, Ane, Letícia, Maria, na qual a convivência nesse espaço científico, marcado pela competência, pela ética, pela amizade e pelo entusiasmo com a pesquisa, foi essencial para o meu crescimento pessoal e acadêmico

Registro minha gratidão à Profa. Kênia C. Bícego, Dr. Derek Campos e a doutoranda Sofia Lopes Basílio da Silva Matos pelas contribuições

significativas neste trabalho, essenciais para a realização deste estudo. À Sofia também pelo apoio no trabalho de campo.

Ao Prof. Glauber dos Santos Ferreira da Silva e a toda a sua dedicada equipe de laboratório, pela valiosa colaboração neste trabalho, pelo compartilhamento de conhecimentos, pelo apoio técnico e científico, além da receptividade e da disponibilidade, que contribuíram significativamente para a realização desta pesquisa.

Agradeço à Dona Domingas e ao Sr. Gustavo pela acolhida calorosa e pela generosa hospedagem durante o período de trabalho de campo, que tornaram essa etapa muito mais leve e agradável. Estendo também minha gratidão aos guias locais, cujo conhecimento, paciência e dedicação foram fundamentais para nossa chegada e permanência nas cavernas, possibilitando a realização desta pesquisa com segurança e êxito.

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro e pela bolsa concedida (processo nº 2023/15987-7), que possibilitaram a conclusão desse projeto com sucesso.

À Capes pela concessão da bolsa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Ao Sr. Wesley Júnio de Andrade, Chefe da Unidade de Conservação Parque Estadual de Terra Ronca – PETeR, pela autorização para realização da pesquisa no parque.

À Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – UNESP e o Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal pelo ensino e estrutura necessários para a execução do meu trabalho.

Aos peixes que cederam suas vidas para a realização desta pesquisa, registro minha mais profunda gratidão e respeito. Reconheço que cada indivíduo foi essencial para a construção deste trabalho e, por isso, dedico-lhes reconhecimento e consideração.

Página

Sumário

Resumo. 1

Abstract. 2

CAPÍTULO 1 - CONSIDERAÇÕES GERAIS 3

Introdução 3

Objetivos 5

Revisão de literatura 5

CAPÍTULO 2- LIFE IN THE DARK: METABOLIC AND RESPIRATORY RESPONSES TO TEMPERATURE VARIATION AND HYPOXIA OF THE TROGLOBITIC SPECIES OF CAVE ARMOURED CATFISH, *Ancistrus cryptophthalmus* REIS, 1987 (SILURIFORMES: LORICARIIDAE) 16

Abstract. 16

Introduction 17

Methods 19

Data analysis 23

Results 25

Discussion 30

References 37

Tables Legends 44

Figure Legends 45

Figures 49

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Câmpus de Jaboticabal

CEUA – COMISSÃO DE ÉTICA NO USO DE ANIMAIS

CERTIFICADO

Certificamos que o projeto intitulado **"Vida na escuridão: respostas metabólicas e cardiorrespiratórias à variação de temperatura e hipóxia da espécie troglóbia de bagre cavernícola, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 (Siluriformes: Loricariidae)"**, protocolo n.º 9520/23,sob a responsabilidade da Profa. Dra. LUCIANE HELENA GARGAGLIONI BATALHÃO, que envolve a produção, manutenção e/ou utilização de animais pertencentes ao Filo Chordata, subfilo Vertebrata (exceto o homem), para fins de pesquisa científica (ou ensino) - encontra-se de acordo com os preceitos da lei nº 11.794, de 08 de outubro de 2008, no decreto 6.899, de 15 de julho de 2009, e com as normas editadas pelo Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal (CONCEA), e foi aprovado pela COMISSÃO DE ÉTICA NO USO DE ANIMAIS (CEUA), da FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS, UNESP - CÂMPUS DE JABOTICABAL-SP, em reunião ordinária de 21 de novembro de 2023.

Vigência do Projeto	27/11/2023 a 30/11/2025
Espécie / Linhagem	*Ancistrus cryptophthalmus*
Nº de animais	20
Peso / Idade	3,5 g em média
Sexo	Machos e Fêmeas
Origem	Caverna Passa Três, São Domimgos - Goiás

Jaboticabal, 21 de novembro de 2023.

Profa. Dra. Paola Castro Moraes
Vice-coordenadora em exercício – CEUA FCAV

Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias
Via de Acesso Prof. Paulo Donato Castellane, s/n CEP 14884-900 - Jaboticabal - SP - Brasil
Tel. 16 3209-7100 - www.fcavunesp.br

VIDA NA ESCURIDÃO: RESPOSTAS METABÓLICAS, RESPIRATÓRIAS E COMPORTAMENTAIS À VARIAÇÃO DE TEMPERATURA E HIPÓXIA AMBIENTAL DA ESPÉCIE TROGLÓBIA DE CASCUDO CAVERNÍCOLA, *Ancistrus cryptophthalmus* REIS, 1987 (SILURIFORMES: LORICARIIDAE)

Resumo: As mudanças climáticas, intensificadas pelas emissões antrópicas de gases de efeito estufa e agravadas por impactos como desmatamento, poluição e eutrofização, têm elevado as temperaturas globais desde a Revolução Industrial. Em ecossistemas subterrâneos, tais pressões representam uma ameaça ainda maior, uma vez que a fauna cavernícola apresenta elevada fragilidade ecológica, sobretudo as espécies troglóbias, restritas a habitats subterrâneos e mais dependentes de condições ambientais estáveis. Neste estudo, avaliamos os parâmetros fisiológicos do peixe cascudo troglóbio *Ancistrus cryptophthalmus*, endêmico das cavernas de São Domingos (GO), e de congêneres epígeos (*Ancistrus* sp.). O monitoramento térmico revelou maior amplitude anual nos rios superficiais (17,6–25,2 °C; Δ = 7,6 °C) do que nas cavernas (20,6–24,1 °C; Δ = 3,5 °C), confirmando a estabilidade térmica subterrânea. A taxa metabólica de rotina (TMR) aumentou em ambos os grupos com a temperatura, mas os troglóbios atingiram picos (~510 mg O_2/kg/h) já em 27,5 °C e não toleraram valores acima de 32,5 °C, enquanto os epígeos alcançaram máximos (~525 mg O_2/kg/h) a 35 °C; diferenças significativas entre os grupos ocorreram em temperaturas intermediárias e elevadas ($p < 0,05$). O coeficiente Q_{10} foi maior nos hipógeos (3,63) do que nos epígeos (2,66), indicando maior sensibilidade térmica. O ponto crítico de oxigênio (Pcrit) também foi mais elevado em *A. cryptophthalmus* (2,83 mg/L) do que em *Ancistrus* sp. (1,34 mg/L), o que evidencia menor capacidade de oxirregulação. A ventilação branquial correlacionou-se significativamente com a temperatura (epígeos: $r = 0,724$; troglóbios: $r = 0,885$; $p = 0,001$), sendo menor nos troglóbios em 22–27 °C ($p < 0,05$), mas convergindo para valores mais altos. O comportamento de respiração aérea foi raro em normóxia, mas aumentou significativamente sob hipóxia severa (5% O_2; $p < 0,001$), sobretudo após marcação com sensores ($p < 0,01$). A tolerância térmica máxima (CTMax) foi maior nos epígeos (36,3 °C) do que nos troglóbios (34,4 °C) (ANOVA: $F = 151,62$; $p = 0,001$), e houve correlação positiva entre CTMax e temperatura de agitação apenas nos epígeos ($r = 0,71$; $p < 0,05$). Em conjunto, os resultados demonstram que *A. cryptophthalmus* apresenta maior sensibilidade à hipóxia e ao aquecimento em comparação a congêneres epígeos, refletindo adaptações a ambientes subterrâneos estáveis, mas também alta vulnerabilidade frente às mudanças climáticas e eventos antropomórficos no Cerrado.

Palavras-chave: Conservação, fisiologia comparada, hipóxia, peixes, tolerância térmica, troglóbios

LIFE IN THE DARK: METABOLIC AND RESPIRATORY RESPONSES TO TEMPERATURE VARIATION AND HYPOXIA OF THE TROGLOBITIC SPECIES OF CAVE ARMOURED CATFISH, ANCISTRUS CRYPTOPHTHALMUS REIS, 1987 (SILURIFORMES: LORICARIIDAE)

Abstract: Climate change, intensified by anthropogenic greenhouse gas emissions and aggravated by deforestation, pollution, and eutrophication, has increased global temperatures since the Industrial Revolution. In subterranean ecosystems, such pressures pose an even greater threat, as cave fauna exhibit high ecological fragility, particularly troglobitic species restricted to underground habitats and highly dependent on stable environmental conditions. In this study, we evaluated the physiological parameters of the troglobitic armored catfish *Ancistrus cryptophthalmus*, endemic to the caves of São Domingos (GO), and of epigean congeners (*Ancistrus* sp.). Thermal monitoring revealed greater annual amplitude in surface rivers (17.6–25.2 °C; Δ = 7.6 °C) than in caves (20.6–24.1 °C; Δ = 3.5 °C), confirming subterranean thermal stability. Routine metabolic rate (RMR) increased with temperature in both groups. However, troglobites peaked (~510 mg O_2/kg/h) already at 27.5 °C and did not tolerate values above 32.5 °C, while epigeans reached maximums (~525 mg O_2/kg/h) at 35 °C; significant differences between groups occurred at intermediate and high temperatures ($p < 0.05$). The Q_{10} coefficient was higher in troglobites (3.63) than in epigeans (2.66), indicating greater thermal sensitivity. The critical oxygen point (Pcrit) was also higher in *A. cryptophthalmus* (2.83 mg/L) than in *Ancistrus* sp. (1.34 mg/L), indicating lower oxyregulatory capacity. Gill ventilation was significantly correlated with temperature (epigeans: $r = 0.724$; troglobites: $r = 0.885$; $p = 0.001$), being lower in troglobites at 22–27 °C ($p < 0.05$), but converging at higher values. Air-breathing behavior was rare in normoxia but increased significantly under severe hypoxia (5% O_2; $p < 0.001$), especially after sensor tagging ($p < 0.01$). Maximum thermal tolerance (CTMax) was higher in epigeans (36.3 °C) than in troglobites (34.4 °C), a robust difference (ANOVA: $F = 151.62$; $p = 0.001$), and a positive correlation between CTMax and agitation temperature was observed only in epigeans ($r = 0.71$; $p < 0.05$). Overall, the results demonstrate that *A. cryptophthalmus* shows greater sensitivity to hypoxia and warming compared to epigean congeners, reflecting adaptations to stable subterranean environments but also high vulnerability to climate change and anthropogenic stressors in the Cerrado.

Keywords: Comparative physiology; conservation; hypoxia; thermal tolerance; troglobites; fish

CAPÍTULO 1- CONSIDERAÇÕES GERAIS

Introdução

A compreensão da causa e do efeito das influências climáticas nos ecossistemas requer uma avaliação dos limites térmicos das espécies e da sua capacidade de lidar com alterações de temperatura. As mudanças climáticas e os impactos antrópicos no meio ambiente têm afetado de diversas formas os seres vivos e seus hábitats. Dentre os vertebrados, o grupo dos ectotérmicos se mostra mais vulnerável às variações de temperatura, uma vez que está sujeito a alterações de temperatura corporal (Tb) de acordo com as alterações de temperatura ambiente (Ta) (Bícego & Gargaglioni, 2020). Os vertebrados possuem uma variedade de preferências comportamentais, desde os alimentos que escolhem (Guarná e Borowsky, 1993) até a temperatura ambiente selecionada. No habitat natural, estas preferências podem desempenhar um papel crucial na aptidão de um animal, *p. ex.*, a seleção por uma determinada temperatura ambiental é uma preferência comportamental de importância particular para organismos ectotérmicos; isso foi bem documentado em animais aquáticos, como peixes (Tabin et al., 2018).

Outro fator limitante em ambientes aquáticos é o oxigênio. Em habitats subterrâneos, onde a predominância de escuridão (Culver e Pipan, 2009), a ausência de produtividade primária pode sujeitar os animais que habitam cavernas à hipóxia ambiental, ou seja, a variação na concentração de oxigênio dissolvido na água (Malard e Hervant, 2001). O consenso mundial é de que os habitats subterrâneos, bem como suas comunidades, são altamente singulares, frágeis e representam um dos ambientes mais ameaçados do mundo (Elliott, 2005; Culver e Pipan, 2019; Mammola et al., 2019). Os troglóbios, em particular, são intrinsecamente frágeis e vulneráveis às mudanças ambientais, dadas as suas pequenas populações com baixa resiliência (Culver, Pipan, 2009).

Das 200 espécies de peixes subterrâneos descritas, 27% correm risco elevado de extinção. No Brasil, a ictiofauna subterrânea se destaca pela sua diversidade filogenética, representando o segundo maior país em número de espécies de peixes troglóbios (36, das quais 22 são formalmente descritas),

das quais a ordem Siluriformes (bagres) se destaca (Bichuette & Gallão, 2021). A espécie-alvo do estudo*, Ancistrus cryptophthalmus* (Reis, 1987; Siluriformes: Loricariidae), é considerada troglóbia (habitante exclusivo de caverna) e seus habitats são cavernas da área cárstica de São Domingos, estado de Goiás. Apesar de pertencerem a uma unidade de conservação (Parque Estadual de Terra Ronca), as cavernas e sua respectiva ictiofauna apresentam sérias ameaças, *e.g.*, projetos agrícolas e de irrigação de grande escala (nas cabeceiras); desmatamento do entorno; turismo desenfreado e alterações climáticas (Bichuette & Gallão, 2021). Nesse sentido, a espécie *A. cryptophthalmus* é classificada como Em Perigo (EN) na última atualização da Lista Oficial da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção, de 2022.

Faz-se muito importante compreender a proximidade dos organismos ao seu limite de tolerância, na natureza, e estabelecer a capacidade de ajustarem ou aclimatizarem a sua sensibilidade térmica (Stillman, 2003; Gilman et al., 2006), seja por plasticidade fenotípica ou por adaptação evolutiva. Com base nestes fatores, pressupõe-se que os organismos com maior risco de extinção devido às mudanças climáticas rápidas serão aqueles com baixa tolerância ao aquecimento, capacidade de aclimatização limitada e fraca capacidade de dispersão, o que lhes permitiria evitar possíveis condições adversas (Katzenberger et al., 2012). Além disso, estudos mostram o potencial da utilização de peixes detritívoros como potencial bioindicador da qualidade da água, visto que vivem em sedimentos e são mais propensos a bioacumular metais (como cromo (Cr), alumínio (Al) e chumbo (Pb), que não são essenciais para o desenvolvimento das espécies e são tóxicos mesmo em baixas concentrações) em comparação com peixes onívoros e carnívoros, devido à maior exposição e à tendência dos metais se depositarem nos sedimentos (Burghausen et al., 2023).

Desse modo, o presente projeto visa ampliar os conhecimentos sobre as respostas metabólicas e respiratórias diante de mudanças de temperatura e da concentração de O_2 na espécie *A. cryptophthalmus*, por meio de uma metodologia não invasiva, desenvolvida e validada em nosso laboratório (Longhini et al., 2017). Espera-se que os resultados obtidos com esse estudo tenham um impacto positivo na comunidade científica, despertando para a

importância da conservação da biodiversidade de peixes cavernícolas, como também para a reflexão sobre os impactos das mudanças climáticas, do desmatamento e de ações antrópicas negativas em geral.

Acknowledgments

We thank the local guides of PETer, Daniel Jesus Moura, and Diomar Ilial Marques, who helped us during the fieldwork.

Funding

This work was supported by the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, 2023/15987-7) and by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (302991/2022-0).

Declaration of interests

The authors declare no competing interests.

References

Angermeier PL (1995) Ecological attributes of extinction-prone species: loss of freshwater fishes of Virginia. **Conservation Biology** 9:143-158.

Angilletta MJ (2009) **Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis**. Oxford University Press, Oxford.

AULER A, RUBBIOLI E, BRANDI R (2001) **As grandes cavernas do Brasil**. Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas.

Ayoade JO (1998) **Introdução à climatologia para os trópicos**. Bertrand Brasil, Rio de Janeiro.

Banister KE, Bunni MK (1980) A new blind cyprinid fish from Iraq. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology** 38:151-158.

Bastos RP, Motta JAO, Lima LP, Guimarães LD (2003) Anfíbios da Floresta Nacional de Silvânia, estado de Goiás. Stylo Gráfica e Editora, Goiânia.

Becker CD, Genoway RG (1979) Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish. **Environmental Biology of Fishes** 4:245-256.

Beitinger TL, Bennett WA, McCauley RW (2000) Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. **Environmental Biology of Fishes** 58:237-275.

Bícego KC, Barros RCH, Branco LGS (2007) Physiology of temperature regulation: Comparative aspects. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology** 147:616–639.

Bícego KC, Gargaglioni LH (2020) Fisiologia Térmica dos Vertebrados. Cultura Acadêmica, São Paulo.

Bichuette ME, Gallão JE (2021) Under the surface: what we know about the threats to subterranean fishes in Brazil. **Neotropical Ichthyology** 19:e210054.

Borowsky R (2008) Handling the genetics of speciation: *Astyanax* cavefish as a model system. **Zebrafish** 5:97-105.

Brasil, Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação (2023) Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima – IPCC. Brasília.

Brett JR (1956) Some principles in the thermal requirements of fishes. **The Quarterly Review of Biology** 31:75-87.

Carey FG, Lawson KD (1973) Temperature regulation in free-swimming bluefin tuna. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology** 44:375-392.

Casselman MT, Anttila K, Farrell AP (2012) Using maximum heart rate as a rapid screening tool to determine optimum temperature for aerobic scope in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. **Journal of Fish Biology** 80:358-377.

Charmantier A, McCleery RH, Cole LR, Perrins C, Kruuk LEB, Sheldon BC (2008) Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population. **Science** 320:800–803.

Claireaux G, Lefrançois C (2007) Linking environmental variability and fish performance: integration through the concept of scope for activity. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences** 362:2031–2041.

Claussen DL (1977) Thermal acclimation in ambystomatid salamanders. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology** 58:333-340.

Colli GR, Bastos RP, Araújo AFB (2002) The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York, p 223-241.

Comte L (2017) **Thermal tolerance in freshwater fish: phylogeny, biogeography and climate change sensitivity**. University of Wisconsin-Madison, Madison.

Comte L, Olden JD (2017) Evolutionary and environmental determinants of freshwater fish thermal tolerance and plasticity. **Global Change Biology** 23:728–736.

Cordeiro LM, Borghezan R, Trajano E (2018) Distribuição, riqueza e conservação dos peixes troglóbios da Serra da Bodoquena, MS (Teleostei: Siluriformes). **Revista da Biologia** 10:21-27.

COSSINS, A. (2012). ***Temperature biology of animals***. Springer Science & Business Media.

Cooper CJ, Mueller CA, Eme J (2019) Temperature tolerance and oxygen consumption of two South American tetras, *Paracheirodon innessi* and *Hyphessobrycon herbertaxelrodi*. **Journal of Thermal Biology** 86:102434.

Cruz AL da, Fernandes MN (2016) What is the most efficient respiratory organ for the loricariid air-breathing fish *Pterygoplichthys anisitsi*, gills or stomach? A quantitative morphological study. **Zoology** 119:197–203.

CULLINGFORD CHD (1962) **Cave fauna and flora**. In: Cullingford CHD (ed) British caving, an introduction to speleology. Routledge and Kegan Paul, London, p 347-389.

CULVER DC, PIPAN T (2009) **The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats**. Oxford University Press, Oxford.

Currie RJ, Bennett WA, Beitinger TL, Cherry DS (1998) Upper and lower temperature tolerances of juvenile freshwater game-fish species exposed to 32 days of cycling temperatures. **Hydrobiologia** 389:6-16.

DIAZ RJ, BREITBURG DL (2009) **The hypoxic environment**. In: Richards JG, Farrell AP, Brauner CJ (eds) Fish Physiology. Vol. 27. Academic Press, Cambridge, p 1-23.

ELLIOTT WR (2012) **Protecting caves and cave life**. In: Culver DC, White WB (eds) Encyclopedia of Caves. 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, p 602–610.

Elliott WR (2020) The catfish caves of Acatlán, Oaxaca. **AMCS Bulletin** 42:22-30.

Eriksen NT (2002) Accuracy and precision of aquatic respirometers with emphasis on monophase oxystats. **Fish Physiology and Biochemistry** 26:139–147.

Fangue NA, Hofmeister M, Schulte PM (2006) Intraspecific variation in thermal tolerance and heat shock protein gene expression in common killifish, *Fundulus heteroclitus*. **Journal of Experimental Biology** 209:2859-2872.

FONG DW (2004) **Intermittent pools at headwaters of subterranean drainage basins as sampling sites for epikarst fauna**. In: Jones WK, Culver DC, Herman JS (eds) Epikarst. Karst Waters Institute Special Publication 9, Charles Town, p 114-118.

FORSTNER H (1983) An automated multiple-chamber intermittent-flow respirometer. In: Gnaiger E, Forstner H (eds) Polarographic Oxygen Sensors. **Springer**, Berlin, p 111–126.

Fry FEJ (1971) The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) Fish Physiology. Vol. 6. Academic Press, New York, p 1-98.

Gallão JE, Bichuette ME (2018) Brazilian obligatory subterranean fauna and threats to the hypogean environment. **ZooKeys** 746:1–23.

Galán C (2002) Biodiversidad, cambio y evolución de la fauna cavernícola del País Vasco. **Munibe Ciencias Naturales** 54:1-47.

Geerinckx T, Brunain M, Herrel A, Aerts P, Adriaens D (2007) A head with a suckermouth: a functional-morphological study of the head of the suckermouth armoured catfish *Ancistrus* cf. *triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes). **Belgian Journal of Zoology** 137:47-53.

Gilman SE, Wethey DS, Helmuth B (2006) Variation in the sensitivity of organismal body temperature to climate change over local and geographic scales. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 103:9560–9565.

Graham JB, Baird A (1982) The transition to air breathing in fishes: I. Environmental effects on the facultative air breathing of *Ancistrus chagresi* and *Hypostomus plecostomus* (Loricariidae). **Journal of Experimental Biology** 96:53-67.

Graham JB (2009) Ecological, evolutionary, and physical factors influencing aquatic animal respiration. **American Zoologist** 30:137–146.

Guarna MM, Borowsky RL (1993) Genetically controlled food preference: Biochemical mechanisms. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 90:5257-5261.

Hofmann GS, et al. (2023) Changes in atmospheric circulation and evapotranspiration are reducing rainfall in the Brazilian Cerrado. **Scientific Reports** 13:10217.

Holsinger JR, Culver DC (1988) The invertebrate cave fauna of Virginia and a part of eastern Tennessee: zoogeography and ecology. **Brimleyana** 14:1-162.

Hüppop K (1986a) Oxygen consumption of *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces): a comparison of epigean and hypogean populations. **Environmental Biology of Fishes** 17:299–308.

IPCC (2013) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds) Cambridge University Press, Cambridge.

Johnston IA, Dunn J (1987) Temperature acclimation and metabolism in ectothermic vertebrates. **Journal of Thermal Biology** 12:15-20.

Juberthie C, Decu V (1994) Encyclopaedia Biospeologica. Société de Biospéologie, Moulis-Bucarest.

Juberthie C (2000) The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In: Wilkens H, Culver DC, Humphreys WF (eds) Ecosystems of the World 30: Subterranean Ecosystems. Elsevier Science, Amsterdam, p 17–39.

Katzenberger M, Tejedo M, Duarte H, Marangoni F, Beltrán JF (2012) Tolerância e sensibilidade térmica em anfíbios. **Revista da Biologia** 8:25-32.

Kilgour DM, McCauley RW (1986) Reconciling the two methods of measuring upper lethal temperatures in fishes. **Environmental Biology of Fishes** 17:281-290.

Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of Brazilian Cerrado. **Conservation Biology** 19:707-713.

Kuparinen A, Gielewski D, Hutchings JA (2022) Gill area explains deviations from body size–metabolic rate relationship in teleost fishes. **Journal of Fish Biology** 101:308–311.

Langecker TG (2000) The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. In: Wilkens H, Culver DC, Humphreys WF (eds) Ecosystems of the World 30: Subterranean Ecosystems. Elsevier Science, Amsterdam, p 135-158.

Lima VMP, Oliveira GC, Severiano EC, Oliveira LFC (2009) Intervalo hídrico ótimo e porosidade de solos cultivados em área de proteção ambiental do sul de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** 33:1087-1095.

Longhini LS, Zena LA, da Silva GSF, Bícego KC, Gargaglioni LH (2017) Temperature effects on the cardiorespiratory control of bullfrog tadpoles based on a non-invasive methodology. **Journal of Experimental Biology** 220:3763-3770.

Lutterschmidt WI, Hutchison VH (1997) The critical thermal maximum: history and critique. **Canadian Journal of Zoology** 75:1561-1574.

Malard F, Hervant F (2001) Oxygen supply and the adaptations of animals in groundwater. **Freshwater Biology** 41:1–30.

Mammola S, Cardoso P, Culver DC, Deharveng L, Ferreira RL, Fišer C, et al. (2019) Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems. **BioScience** 69:641–650.

Mandic M, Speers-Roesch B, Richards JG (2009) Hypoxia tolerance in sculpins is associated with high anaerobic enzyme activity in brain but not in liver or muscle. **Physiological and Biochemical Zoology** 82:680-691.

Mandic M, Todgham AE, Richards JG (2009) Mechanisms and evolution of hypoxia tolerance in fish. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 276:735-744.

Medina AI, et al. (2023) Thermal buffering capacity of caves: implications for climate change refugia. **Scientific Reports** 13:48014.

Nilsson GE, Östlund-Nilsson S, Munday PL (2010) Effects of elevated temperature on coral reef fishes: loss of hypoxia tolerance and inability to acclimate. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology** 156:389–393.

Palmer TN, Räisänen J (2002) Quantifying the risk of extreme seasonal precipitation events in a changing climate. **Nature** 415:512-514.

PEIXOTO JP, OORT AH. **Physics of climate**. American Institute of Physics, New York, 1992.

Piano E, Pipan T (2019) Thermal stability of subterranean habitats: implications for biodiversity conservation in a changing climate. **The Holocene** 29:1531-1540.

Poff NL, Allan JD (1995) Functional-organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. **Ecology** 76:606–627.

Pörtner HO (2002) Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology** 132:739-761.

Prosser CL (1991) Environmental and metabolic animal physiology. In: Prosser CL (ed) Comparative animal physiology. 4th ed. Wiley-Liss, New York, p 109-165.

Protas M, Jeffery WR (2012) Evolution and development in cave animals: from fish to crustaceans. **Annual Review of Genetics** 46:749-763.

Reboleira APS, Gonçalves F, Oromí P (2013) Literature survey, bibliographic analysis and a taxonomic catalogue of subterranean fauna from Portugal. **Subterranean Biology** 10:51-52.

REECE JB, et al. **Biologia de Campbell**. 10th ed. Artmed, Porto Alegre, 2015.

Reis RE (1987) *Ancistrus cryptophthalmus* sp. n. a blind mailed catfish from the Tocantins river basin, Brazil (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). **Revue française d'aquariologie (Nancy)** 14:81-84.

Rezende EL, Castañeda LE, Santos M (2011) Tolerance landscapes in thermal ecology. **Functional Ecology** 25:799-809.

Rodrigues JAM, et al. (2019) Climate change impacts under representative concentration pathway scenarios on streamflow and droughts of basins in the Brazilian Cerrado biome. **International Journal of Climatology** 40:2511–2526.

Rogers NJ, Urbina MA, Reardon EE, McKenzie DR, Wilson RW (2016) A new analysis of hypoxia tolerance in fishes using a database of critical oxygen level (Pcrit). **Conservation Physiology** 4:cow012.

Sandblom E, Clark TD, Gräns A, Ekström A, Brijs J, Sundström LF, Axelsson M (2016) Physiological constraints to climate warming in fish follow principles of plastic floors and concrete ceilings. **Nature Communications** 7:11447.

Schaum C, Buckling A, Smirnoff N, Yvon-Durocher G (2022) Evolution of thermal tolerance and phenotypic plasticity under rapid and slow temperature fluctuations. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 289:20220834.

Schmunk RB (2023) National Aeronautics and Space Administration Goddard Institute for Space Studies. Disponível em: https://www.giss.nasa.gov/. Acesso em: 12 out 2023.

Schulte PM, Healy TM, Fangue NA (2011) Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. **Integrative and Comparative Biology** 51:691-702.

Seebacher F, White CR, Franklin CE (2015) Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. **Nature Climate Change** 5:61-66.

Sifuentes-Romero I, et al. (2023) Trait Loss in Evolution: What Cavefish Have Taught Us about Mechanisms Underlying Eye Regression. **Integrative and Comparative Biology** 63:393–406.

Sloman KA, Sloman R, De Boeck G, Scott GR, Iftikar FI, Wood CM, Almeida-Val VMF, Val AL (2009) The role of size in synchronous air breathing of *Hoplosternum littorale*. **Physiological and Biochemical Zoology** 82:625–634.

Steffensen JF (1989) Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. **Fish Physiology and Biochemistry** 6:49-59.

Tabin JA, et al. (2018) Temperature preference of cave and surface populations of *Astyanax mexicanus*. **Developmental biology** 441:338-344.

Terblanche JS, Deere JA, Clusella-Trullas S, Janion C, Chown SL (2007) Critical thermal limits depend on methodological context. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 274:2935-2942.

Trajano E (1994) Comparative study on the brain and olfactory organ of the troglobitic catfish *Pimelodella kronei* (Ribeiro, 1907) and its putative ancestor *P. transitoria* (Ribeiro, 1912) (Siluriformes, Pimelodidae). **Tropical Zoology** 7:145-160.

Trajano E, Bessi R (2017) A Classificação Schiner-Racovitza dos organismos subterrâneos: uma análise crítica, dificuldades para aplicação e implicações para conservação. **Espeleo-Tema** 28:1-12.

Trajano E, Bichuette ME (2006) Biologia subterrânea: Introdução. **Redespeleo**, São Paulo.

Trajano E, Bichuette ME (2007) Population ecology of cave armoured catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis 1987, from central Brazil (Siluriformes: Loricariidae). **Ecology of Freshwater Fish** 16:105–115.

Trolle M (2003) Mammal survey in the southeastern Pantanal, Brazil. **Biodiversity and conservation** 12:823-836.

Viner D (2002) A qualitative assessment of the sources of uncertainty in climate change impacts assessment studies. In: Beniston M (ed) Climatic Change:

implications for the hydrological cycle and for water management. **Springer**, Dordrecht, p 139-149.

White WB, Culver DC (2019) Cave, definition of. In: White WB, Culver DC (eds) Encyclopedia of Caves. 3rd ed. Academic Press, Cambridge, p 255-259.

Wilson RS, Hammill E, Johnston IA (2002) Thermal acclimation of locomotory performance in tadpoles of the frog *Limnodynastes peronii*. **Journal of Comparative Physiology B** 172:669-675.

Zhang X, Zhang C, Wang D, et al. (2023) Age, growth, and energy storage of the subterranean fish *Triplophysa rosa* (Cypriniformes: Nemacheilidae) from Chongqing, China. **BMC Ecology and Evolution** 23:1.