



UNIVERSIDADE DE ÉVORA

ESCOLA DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

Variabilidade espacial e temporal da capacidade natatória de um ciprinídeo ibérico, o ruivaco, *Achondrostoma oligolepis* (Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005)

Sara Sofia Rego da Silva

Orientação: Doutor Carlos Alexandre

Coorientação: Professor Doutor Pedro Raposo de Almeida

Mestrado em Biologia da Conservação

Dissertação

Évora, 2017



UNIVERSIDADE DE ÉVORA

ESCOLA DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

Variabilidade espacial e temporal da capacidade natatória de um ciprinídeo ibérico, o ruivaco, *Achondrostoma oligolepis* (Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005)

Sara Sofia Rego da Silva

Orientação: Doutor Carlos Alexandre

Co-orientação: Professor Doutor Pedro Raposo de Almeida

Mestrado em Biologia da Conservação

Dissertação

Évora, 2017

Índice

Agradecimentos.....	III
Resumo.....	IV
Abstract.....	V
Lista de Figuras.....	VI
Lista de Tabelas.....	VIII
Lista de abreviaturas.....	X
1. Introdução.....	1
1.1. Capacidade natatória dos peixes.....	1
1.2. Ecomorfologia, natação e habitat.....	3
1.3. Padrões de movimentos das espécies piscícolas.....	3
1.4. Espécie-alvo: <i>Achondrostoma oligolepis</i> (Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005)	5
1.5. Objetivos e aplicabilidade.....	7
2. Materiais e Métodos.....	10
2.1. Caraterização da área de estudo.....	10
2.1.1. Análise hidrológica.....	14
2.2. Variabilidade Espacial da Velocidade Crítica de Natação.....	15
2.2.1. Captura e manutenção em cativeiro dos peixes testados	15
2.2.2. Determinação e comparação da velocidade crítica de natação.....	16
2.2.3. Análise Morfológica.....	20
2.2.3.1. Análise de Morfometria Geométrica.....	21
2.2.3.2. Análise das Variáveis Morfológicas Suplementares.....	23
2.3. Variabilidade Temporal da Velocidade Crítica de Natação	24
2.3.1. Captura e manutenção em cativeiro dos peixes testados.....	24
2.3.2. Determinação e comparação da velocidade crítica de natação.....	25
2.3.3. Análise Comportamental.....	26
3. Resultados.....	28

3.1. Variabilidade Espacial da Capacidade Natatória e Ecomorfologia de <i>Achondrostoma oligolepis</i>	28
3.1.1. Determinação da velocidade crítica de natação	28
3.1.2. Análises de Ecomorfologia – Morfologia Geométrica	32
3.1.3. Análises de ecomorfologia – Variáveis suplementares	37
3.2. Variabilidade Temporal da Capacidade Natatória e Ecomorfologia de <i>Achondrostoma oligolepis</i>	43
3.2.1. Variação da Velocidade Crítica de Natação	43
3.2.2. Estudo do Comportamento dos indivíduos	48
4. Discussão	51
4.1. Variabilidade Espacial da Capacidade Natatória e Ecomorfologia de <i>Achondrostoma oligolepis</i>	51
4.2. Variabilidade Temporal da Capacidade Natatória e Ecomorfologia de <i>Achondrostoma oligolepis</i>	55
4.3. Importância para a Biologia da Conservação	59
5. Referências Bibliográficas	62

Agradecimentos

Ao **MARE - Centro de Ciências do Mar e do Ambiente**, e ao respetivo coordenador, **Professor Doutor Henrique Cabral**, pelo apoio logístico prestado durante a realização do trabalho associado a esta dissertação de mestrado.

Ao **Doutor Carlos Alexandre**, o meu orientador. Por todos os conhecimentos transmitidos ao longo deste trabalho. Pelos valores de entreaajuda, amizade, companheirismo, entre tantos outros, transmitidos durante os trabalhos de campo. Pela prontidão em ajudar, pela disponibilidade e pela infinita paciência.

Ao **Professor Doutor Pedro Raposo de Almeida** pela oportunidade que me deu de integrar na sua equipa, confiança que depositou em mim e pela sua orientação que foi de extrema importância para o desenvolvimento de todas as fases do meu trabalho. Agradeço ainda a sua total disponibilidade e ensinamentos transmitidos.

Ao **Professor Doutor Bernardo Quintella** pelo auxílio e por todos os conselhos transmitidos, desde a planificação deste trabalho e, que se revelaram imprescindíveis durante o desenrolar de todas as etapas desta tese.

À **Catarina Mateus, à Filipa Belo, à Esmeralda Pereira, à Gabriela Cardoso, à Joana Casimiro, à Cátia Ferreira e ao Rui Monteiro** pela preciosa ajuda durante os trabalhos de campo.

À **Joana Casimiro, à Inês de Castro, à Cátia Alves e à Hodes Leah** pela ajuda e disponibilidade na realização dos testes de velocidade crítica de natação.

À **Maria Ferreira**, minha colega de quarto nos tempos de licenciatura e, sobretudo, uma grande amiga. Obrigada pelo mútuo e constante apoio durante esta fase do mestrado que ambas estamos a viver e que já está prestes a terminar. Não foi um caminho fácil, mas conseguimos. E por isso, um brinde a nós!

À **Bárbara Gonçalves, à Teresa Gonçalves, ao André Farinho, ao Cláudio João e ao José Andrade**, pela amizade. Apesar da distância, estão sempre presentes por terem sido das melhores coisas que Évora me deu.

À **Joana Batista e à Joana Piçarra**, pela amizade incondicional. Obrigada por todos os momentos de boa disposição, essenciais durante os tempos de maior stresse; por estarem sempre aqui para mim e por, uma vez mais, partilharem comigo mais uma importante etapa na minha vida.

Ao **Tiago**, por estares sempre ao meu lado, por todo o amor, compreensão e apoio incondicional. Por todos os desabafos e palavras reconfortantes. Obrigada, por seres o meu porto-de-abrigo e por tudo o que significas para mim.

Aos **meus avós**, por todos os valores que me transmitiram. Por serem um dos principais responsáveis daquilo que sou hoje e um dos principais pilares da minha vida.

Aos **meus pais**, por tudo. Porque sem eles, tudo aquilo que consegui até hoje nada passaria de um sonho. Por estarem sempre presentes, pelo constante apoio e compreensão. São, sem dúvida, a minha principal fonte de inspiração, sempre.

Resumo

Este estudo pretendeu estudar a variabilidade espacial e temporal da capacidade natatória de uma espécie ciprinícola residente, o ruivaco (*Achondrostoma oligolepis*). Foram testadas duas hipóteses: a existência de diferenças de velocidade crítica de natação (U_{crit}) entre quatro populações de ruivacos e, a respetiva ecomorfologia; a existência de diferenças de U_{crit} entre as quatro estações do ano, dentro da mesma população, com posterior análise do seu comportamento natatório.

Os resultados demonstraram a inexistência de diferenças espaciais significativas de U_{crit} entre as populações. Porém, em termos de forma do corpo identificou-se algumas diferenças que evidenciam ser insuficientes para promover capacidades natatórias distintas. Relativamente ao segundo objetivo, os ruivacos demonstraram uma maior capacidade natatória e um comportamento mais propício ao movimento durante os períodos de outono/inverno.

Este trabalho permite inferir sobre a capacidade natatória e a dinâmica de movimentos deste tipo de espécies e, potenciar medidas para a sua conservação e reabilitação *in-situ*.

Palavras-chave: Velocidade crítica de natação; ecomorfologia; ruivaco; espécies residentes, rios mediterrânicos

Spatial and temporal variability of the swimming capacity of an Iberian cyprinid, the ruivaco, *Achondrostoma oligolepis* (Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005)

Abstract

This study aimed to study the spatial and temporal variability of the swimming capacity of a resident cyprinid species, the ruivaco (*Achondrostoma oligolepis*). Two hypotheses were tested: the existence of differences in critical velocity swimming (U_{crit}) between four populations of ruivacos and, its ecomorphology; and, the existence of differences in U_{crit} between the four seasons, within the same population, with subsequent analysis of their swimming behaviour.

Results showed the absence of special significant differences in U_{crit} between the populations. However, in terms of body shape was identified some differences, but that evidence is insufficient to promote distinct swimming capacities. Relatively to the second purpose, ruivacos showed the higher swimming capacity and the best behaviour to locomotion during the seasons of autumn/winter.

This work allows to infer about swimming capacity and dynamics of movement this type of species and, enhancing measures for their conservation and in-situ rehabilitation.

Key words: critical swimming speed; eco-morphology; ruivaco; resident species; Mediterranean rivers.

Lista de Figuras

Figura 1: Indivíduo representativo de <i>A. oligolepis</i> . Fonte: Paulo Oliveira, Alamy Stock Photo	5
Figura 2: Mapa esquemático representativo da localização da bacia hidrográfica do Mondego em Portugal Continental e na Península Ibérica.....	10
Figura 3: Gráfico representativo da variação de altimetria do troço do rio Dão, desde a Barragem de Fagilde até desaguar na albufeira da Barragem de Aguieira.	13
Figura 4: Gráfico representativo da variação de altimetria do troço de amostragem do rio Mondego, nomeadamente, desde a localização da Barragem da Raiva até ao Açude-Ponte de Coimbra.....	13
Figura 5: Gráfico representativo da variação de altimetria do troço de amostragem do rio Alva, nomeadamente desde a Barragem de Fronhas até à sua foz.....	13
Figura 6: Gráfico representativo da variação de altimetria do troço de amostragem do rio Arunca, nomeadamente desde o ponto localizado a 2,70 Km - Sul da localidade de Almagreira, concelho de Pombal, distrito de Leiria até, à sua foz.....	13
Figura 7: Caudal médio mensal do rio Mondego.....	14
Figura 8: Caudais médios mensais do rio Alva, do rio Arunca e do rio Dão.....	15
Figura 9: Esquema representativo do túnel de natação utilizado para a determinação da velocidade crítica de natação dos ruivacos.....	17
Figura 10: Câmara de natação no túnel de tipo <i>Blazka</i>	18
Figura 11: Imagem demonstrativa do teste de velocidade crítica.....	18
Figura 12: Imagem pormenorizada da placa <i>roofmate</i> , utilizada para marcação das <i>landmarks</i> dos animais.....	21
Figura 13: Detalhe dos materiais utilizados na análise morfológica, nomeadamente, a placa <i>roofmate</i> , no interior do cubo difusor.....	21
Figura 14: Exemplo de um indivíduo com a respetiva localização das 11 <i>landmarks</i> assinaladas, para a análise morfométrica.....	21
Figura 15: Medidas morfométricas suplementares utilizadas: a) Comprimento Relativo do Pedúnculo; b) Altura Relativa da Barbatana Caudal; c) Comprimento Relativo da Barbatana Dorsal; d) Altura Relativa da Barbatana Dorsal; e) Comprimento Relativo da Barbatana Peitoral; f) & g) Índice de Achatamento (Relação entre a altura máxima (f) e a largura máxima (g)).....	23

Figura 16: <i>Box-plots</i> representativos das distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; † - valores máximos e mínimos) relativas aos comprimentos totais (cm) dos animais testados, oriundos de cada sub-bacia em estudo.....	29
Figura 17: <i>Box-plot</i> com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; † - valores máximos e mínimos) dos valores de índice gonadossomático obtidos dos animais testados, oriundos de cada sub-bacia em estudo.....	30
Figura 18: <i>Box-Plots</i> com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; † - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação absolutas ($U_{crit/abs}$; m/s) para as quatro sub-populações em estudo.....	31
Figura 19: <i>Box-Plots</i> com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; † - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação relativas ($U_{crit/rel}$; CT/s) para as quatro sub-populações em estudo.....	32
Figura 20: Análise de componentes principais (PCA) alusiva à ordenação espacial, em termos de variabilidade da forma do corpo (<i>partial warps</i>) dos 67 indivíduos da espécie de <i>A. oligolepis</i> que completaram com sucesso o teste U_{crit}	33
Figura 21: Grelhas de deformação que representam as diferenças da forma do corpo das populações de <i>Achondrostoma oligolepis</i> estudadas, com ampliação de 10x.....	36
Figura 22: Análise de componentes principais (PCA) da ordenação espacial dos vários indivíduos considerados nesta análise, pertencentes às quatro subpopulações amostradas, em termos das variáveis suplementares analisadas. Na figura apenas se apresentam as variáveis morfológicas suplementares com uma correlação com os eixos superior a 0,5.....	41
Figura 23: <i>Box-plots</i> referentes às distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; † - valores máximos e mínimos) dos valores de índice gonadossomático obtidos para os machos e fêmeas de <i>A. oligolepis</i> , capturados nas quatro épocas do ano.....	44
Figura 24: <i>Box-plot</i> com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; † - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação para os indivíduos de <i>A. oligolepis</i> , capturados nas quatro épocas do ano, com diferenciação entre sexos...45	45
Figura 25: <i>Box-plots</i> com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; † - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação para os indivíduos de <i>A. oligolepis</i> , capturados nas quatro épocas do ano, com diferenciação entre sexos...45	45
Figura 26: Histograma com o número absoluto de indivíduos incluídos, em cada classe comportamental, para cada estação do ano.....	48
Figura 27: Histograma com a percentagem de indivíduos incluídos em cada classe comportamental, para cada estação do ano.....	49

Lista de Tabelas

- Tabela 1:** Resumo do tamanho da amostragem recolhida das quatro sub-bacias e respetivos comprimentos médios dos indivíduos capturados.....16
- Tabela 2:** Resumo do tamanho da amostragem recolhida das quatro estações do ano e, respetivos comprimentos médios dos indivíduos capturados.....24
- Tabela 3:** Sumário dos valores de temperatura e fotoperíodo de aclimação dos animais testados, durante as quatro épocas do ano.....25
- Tabela 4:** Descrição das quatro categorias de motivação, onde foram incluídos os peixes testados, após a observação dos seus comportamentos individuais, durante os testes U_{crit}26
- Tabela 5:** Estatística descritiva das variáveis registadas nos indivíduos referentes às quatro subpopulações da bacia hidrográfica do Mondego testadas: comprimento total (CT), índice gonadossomático (GSI) e velocidade crítica de natação ($U_{crit/abs}$ expressa em m/s; $U_{crit/rel}$ expressa em CT/s).....28
- Tabela 6:** Resumo da MANCOVA que analisa o efeito dos fatores RIO, SEXO e respetiva interação, e da covariável tamanho do centróide (i.e., tamanho do peixe), na variabilidade em termos de forma do corpo dos indivíduos testados. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito.....34
- Tabela 7:** Resumo dos testes *a posteriori* de Tukey, que permitem identificar quais os grupos que apresentam diferenças significativas em termos de forma do corpo. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito.....34
- Tabela 8:** Estatística descritiva das variáveis morfológicas suplementares dos ruivacos testados, respeitantes às quatro subpopulações em estudo: Índice de Achatamento; Altura relativa; Comprimento relativo do pedúnculo caudal; Altura relativa da barbatana caudal; Comprimento relativo da barbatana peitoral; Área da barbatana caudal (cm²); Altura relativa barbatana dorsal; Comprimento relativo barbatana dorsal; Índice de condição Corporal (K').....37
- Tabela 9:** Sumário da análise discriminante, baseada nas medições das variáveis suplementares. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito.....39
- Tabela 10:** Scores obtidos para as variáveis morfológicas suplementares (correlação de Spearman superior a 0,50) relativamente aos eixos 1 e 2 do PCA, baseada na análise das variáveis morfológicas suplementares.....41

Tabela 11: Estatística descritiva de variáveis registadas dos indivíduos capturados nas quatro épocas do ano: comprimento total (CT), índice gonadossomático (GSI) e velocidade crítica de natação ($U_{crit/abs}$ expressa em m/s; $U_{crit/rel}$ expressa em CT/s...)....43

Tabela 12: Resumo da ANCOVA que analisa o efeito dos fatores sexo, época, idade, comprimento total (CT) e da sua interação nos valores de velocidade crítica relativa ($U_{crit/abs}$) dos ruivacos testados. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito.....46

Tabela 13: Resumo dos resultados obtidos com os testes *a posteriori* de Tukey, que pretendem avaliar entre que épocas do ano se verificaram as diferenças significativas identificadas pelo teste geral. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito.....46

Tabela 14: Resumo da ANCOVA que analisa o efeito dos fatores sexo, época, idade, comprimento total (CT) e da sua interação nos valores de velocidade crítica relativa ($U_{crit/rel}$) dos ruivacos testados. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito.....47

Tabela 15: Resumo dos resultados obtidos com os testes *a posteriori* de Tukey, que pretendem avaliar entre que épocas do ano se verificaram as diferenças significativas identificadas pelo teste geral. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito.....47

Tabela 16: Resumo dos testes *a posteriori*, baseados numa análise de independência de Fisher complementada com uma correção de Bonferroni, para averiguar a existência de diferenças comportamentais entre as diferentes épocas do ano.....50

Tabela 17: Resumo dos valores das médias de velocidades críticas de natação absolutas e relativas, obtidas para os ruivacos ao longo das quatro épocas do ano.....56

Lista de Abreviaturas

DFA: *Discriminant Function Analysis*

D.P.: Desvio-Padrão

GSI: Índice Gonadossomático

Máx.: Valor Máximo

NE: Nordeste

Mín.: Valor Mínimo

PCA: *Principal Component Analysis*

SO: Sudoeste

$U_{crit/abs}$: Velocidade Crítica de Natação Absoluta

$U_{crit/rel}$: Velocidade Crítica de Natação Relativa

1. Introdução

1.1. Capacidade natatória dos peixes

A capacidade natatória é considerada uma característica fundamental que determina a sobrevivência de muitas espécies de peixes e outros animais aquáticos (Plaut, 2001), encontrando-se intimamente relacionada com a capacidade de obtenção de alimento, apetência para a reprodução e procura de condições de habitat mais favoráveis, quando ocorre alguma perturbação ambiental (Plaut, 2001).

A maioria das espécies de peixes utiliza dois tipos de músculo para a locomoção, a musculatura vermelha e a musculatura branca (Jones, 1981). A contração da musculatura vermelha verifica-se quando existe disponibilidade de oxigénio para as células, estando, portanto, associado ao metabolismo aeróbio (Murthy *et al.*, 1980). Quando o oxigénio escasseia, a taxa de desempenho deste tipo de músculo é comprometida. A musculatura branca, por outro lado, pode contrair na ausência de oxigénio, estando relacionada com o metabolismo anaeróbio (Murthy *et al.*, 1980). Ou seja, na prática, isto acontece quando o peixe começa a atingir a exaustão e todo o glicogénio armazenado nas células é totalmente convertido em ácido láctico (Jones, 1981).

Com base na duração e na intensidade da atividade natatória, é possível distinguir três tipos de natação: natação sustentada, natação prolongada e natação explosiva (Beamish, 1978; Plaut, 2001).

A natação sustentada aplica-se a velocidades que o animal mantém por longos períodos de tempo (normalmente, mais de 200 minutos), sem que daí resulte fadiga muscular, visto que a energia necessária para manter a natação sustentada é igual à sua produção (Bannon, 2006). Relativamente ao processo metabólico, esta atividade natatória deriva, principalmente, da oxidação de ácidos gordos e é sustentada pela contração lenta das fibras da musculatura vermelha (Jones, 1981). A nível ecológico, é nesta categoria que estão englobadas velocidades relacionadas com a migração dos peixes e com os movimentos diários efetuados pelos mesmos, por exemplo, na exploração de novos locais de abrigos (Beamish, 1978),

A natação prolongada é um tipo de natação de menor duração que a natação sustentada, não ultrapassando os 200 minutos, e que termina em exaustão do animal (Beamish, 1978). A natação prolongada caracteriza-se também por corresponder a uma atividade relativamente irregular, com a ocorrência de períodos de natação a uma velocidade constante intervalada por períodos ocasionais de natação explosiva (Hammer, 1995).

Por fim, a terceira categoria de natação, a natação explosiva, corresponde ao tipo de atividade natatória que é sobretudo promovida pela musculatura branca e

realizada por via anaeróbia que, apenas pode ser mantida por breves períodos de tempo (menos de 20 segundos) (Beamish, 1978). Inicialmente, a natação explosiva caracteriza-se por uma fase de aceleração da natação mais instável; posteriormente, segue-se uma fase mais estável, designada de modo geral por “*sprint*” (Beamish, 1978). Este tipo de natação, na prática, pode corresponder a situações de fuga do predador ou de captura de presas móveis (Beamish, 1978). Também é habitualmente usada pelos peixes para ultrapassar zonas de forte corrente ou outra situação de perturbação súbita do habitat (Plaut, 2001).

Existem vários métodos para medir a capacidade natatória dos peixes. Os três principais métodos habitualmente utilizados são: o teste de resistência (Beamish, 1978), o teste de transição de velocidades (Drucker, 1996) e o teste de velocidade crítica de natação (Brett, 1964).

O método mais comum para medir a capacidade natatória dos peixes é através da determinação da sua velocidade crítica de natação (U_{crit}), que designa a velocidade máxima que um peixe consegue atingir, num determinado período de tempo (Brett, 1964). Para a medição deste parâmetro, um peixe é colocado num túnel de água e estimulado a nadar contra um fluxo de água, a diferentes velocidades de corrente conhecidas (Beamish, 1978). De um modo geral, assume-se que um peixe atinge o valor máximo de consumo de oxigénio quando atinge a velocidade crítica de natação (Quintella *et al.*, 2010). Pressupõe-se também que esta medida está relacionada com a capacidade aeróbia máxima do indivíduo (Hammer, 1995), o maior recrutamento da musculatura vermelha acontece quando os peixes atingem a respetiva U_{crit} (Jones, 1981). Através do estudo da velocidade crítica de natação, também é possível refletir sobre a capacidade de consumo de oxigénio (Plaut, 2011) e, avaliar os efeitos de diferentes fatores sobre a capacidade de natação dos peixes para posteriormente, prever os efeitos ecológicos sobre os mesmos e na sua relação com o respetivo habitat (Romão, 2009). Este método tem sido muito utilizado em estudos focados na temática da performance e fisiologia natatória dos peixes, como por exemplo, o estudo efetuado por Hawkins e Quinn (1996) onde se utilizou o método da velocidade crítica de natação para comparar a capacidade natatória e as respetivas diferenças morfológicas entre duas espécies de trutas (*Oncorhynchus clarkii clarkii*, Richardson, 1836 e *Oncorhynchus mykiss*, Walbaum, 1792) e os seus híbridos. Esta técnica possui, portanto, um enorme potencial ao servir igualmente como um indicador ambiental, na medida em que os dados recolhidos permitem associar as respostas dos indivíduos com os parâmetros ambientais (e.g. temperatura, luminosidade) do local de proveniência (Hammer, 1995).

1.2 Ecomorfologia, natação e habitat

A variação individual na forma do corpo e na morfologia das barbatanas está geralmente relacionada com as características de habitat das populações de peixes dulciaquícolas (Boily & Magnan, 2002), o que muitas vezes se reflete na sua performance natatória e nos custos energéticos associados a esta atividade (Alexandre *et al.*, 2014). Com base em estudos anteriores sobre a relação entre a morfologia e a capacidade natatória dos peixes, seus padrões ecológicos e comportamentais. De grosso modo, a heterogeneidade do ambiente é um dos principais fatores responsáveis pela modelação fenotípica da diversidade biológica existente (Langerhans, 2009; Franssen, *et al.*, 2013)

Em termos espaciais, os peixes encontram-se distribuídos de acordo com os gradientes de profundidade e velocidade de corrente dos ecossistemas onde habitam (Leavy, 2009). Tendencialmente, os peixes mais achatados e com a barbatana caudal mais arredondada estão geralmente associados a habitats de características mais lânticas. Por outro lado, os peixes que apresentam corpos fusiformes, com barbatanas peitorais e pélvicas mais longas, barbatanas caudais mais bifurcadas, geralmente ocupam habitats com características mais lólicas (Alexandre *et al.*, 2014). A nível temporal, a abundância e distribuição das populações piscícolas também sofrem flutuações sazonais associadas às variações do rio, e consequentemente do habitat fluvial, que ocorrem ao longo do ano (Leavy, 2009).

1.3. Padrões de movimentação das espécies piscícolas

A variabilidade das condições do habitat (e.g. temperatura, caudal, etc.) e as mudanças nos requisitos ambientais e história de vida de uma população piscícola (e.g. exploração de novos abrigos, reprodução, alimentação, etc.) estimulam muitas espécies de peixes a realizarem deslocações para um habitat alternativo, com diferentes características (Binder *et al.*, 2011). Este movimento entre habitats distintos pode ser realizado pela totalidade ou apenas a uma fração de uma população e, designa-se de migração (Binder *et al.*, 2011). O comportamento migratório das espécies dulciaquícolas, ou que utilizam as águas continentais durante parte do seu ciclo de vida, são geralmente agrupadas em três categorias, tendo em conta as fases de vida que permanecem nos oceanos e/ou nos rios (Binder *et al.*, 2011):

- **Espécies diádromas:** espécies que efetuam migrações entre o mar e o rio para fins reprodutores, ou seja, diz respeito às espécies que parte do seu ciclo de vida decorre em águas salgadas e a outra parte em água doce (Lucas *et al.*, 2001). Por sua vez, esta categoria pode dividir-se em duas subcategorias (Lucas *et al.*, 2001):

a) **Espécies anádromas:** espécies que se reproduzem em ambiente dulciaquícola e que, em determinada altura da sua fase juvenil, migram para o oceano. Quando atingem a fase adulta, retornam à água doce para se reproduzir (Lucas *et al.*, 2001). Exemplos: lampreia-marinha (*Petromyzon marinus* L.), sável (*Alosa alosa* L.);

b) **Espécies catádromas:** espécies que passam a maior parte do seu ciclo de vida nos rios, mas que a dada altura, realizam uma migração em direção ao mar para se reproduzirem (Lucas *et al.*, 2001). Exemplos: enguia europeia (*Anguilla anguilla* L.), muge (*Liza ramada*, Risso, 1827).

- **Espécies potamódromas:** espécies cujas migrações ocorrem exclusivamente em água doce. Geralmente, são espécies que nascem nas zonas mais a montante dos rios e que, posteriormente, migram em direção a jusante para se alimentarem. Quando atingem a maturidade sexual, regressam a montante para se reproduzirem (Lucas *et al.*, 2001). Exemplos: barbo-comum (*Luciobarbus bocagei* Steindachner, 1864), boga do Norte (*Pseudochondrostoma duriense* Coelho, 1985).
- **Espécies residentes:** caracterizam-se por se restringirem apenas a uma determinada área da bacia hidrográfica em que vivem, onde permanecem todo o seu ciclo de vida (Hilsdorf & Moreira, 2008). Exemplos: ruivaco (*Achondrostoma oligolepis* Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005), ruivaco do Oeste (*Achondrostoma occidentale* Robalo, Almada, Sousa Santos, Moreira & Doadrio, 2005).

Em relação à fauna piscícola que completa a totalidade do seu ciclo em ambientes dulciaquícolas, a maior parte dos estudos realizados têm sido direcionados para as espécies potamódromas, que realizam migrações mais extensas e, geralmente, de maior dimensão, havendo geralmente pouca informação sobre os *taxa* de carácter mais residente. Para estudar o comportamento migratório das diferentes espécies piscícolas, os investigadores podem recorrer a diversos métodos, que podem ser de cariz mais simples e direto, como as armadilhas e as redes (Possamais *et al.*, 2014). Por outro lado, há a possibilidade de recorrer a técnicas mais elaboradas, que nos fornecem dados mais reais e com maior resolução espacial e temporal dos movimentos que os peixes efetuam ao longo do seu ciclo de vida; são elas a rádio-telemetria e as técnicas de hidroacústica (Kynard, 2003).

No entanto, estes métodos apresentam algumas limitações, nomeadamente quando as espécies-alvo são de pequena dimensão, visto ser aconselhável a utilização de transmissores cujo peso não exceda 2% do peso corporal dos peixes a monitorizar (DeCelles & Zemeckis, 2014). Por exemplo, a espécie-alvo deste estudo, o ruivaco,

possui dimensões relativamente pequenas e, portanto, a utilização de métodos de rádio-telemetria não seria conveniente. Nestes casos, em que as espécies em estudo não possuem dimensões adequadas à colocação de transmissores rádio, uma alternativa para estudar os seus padrões de movimentação pode ser a análise laboratorial da variação sazonal e espacial da respetiva performance natatória. Este tipo de análise permite compreender quando e em que tipo de habitat estas espécies estão mais motivadas e/ou possuem maior capacidade de natação.

1.4. Espécie-alvo – *Achondrostoma oligolepis* (Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005)

A Península Ibérica possui condições climatológicas muito particulares, devido à existência de barreiras geográficas que limitaram a colonização desta região, após a formação da cordilheira dos Pirinéus (Brito, 1997). Este facto permitiu a ocorrência de vários endemismos nesta região. Um bom exemplo desta diversidade regional é a família *Cyprinidae*, a família mais diversificada e mais representativa da ictiofauna dulciaquícola ibérica (Doadrio, 2001).

A espécie-alvo deste estudo, o ruivaco, *Achondrostoma oligolepis* (Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005), é um ciprinídeo endémico da Península Ibérica, com características tipicamente residente, e representativa da diversidade específica existente nessa região (Figura 1).



Figura 1: Indivíduo representativo de *A. oligolepis*. Fonte: Paulo Oliveira, Alamy Stock Photo

Ao longo do tempo, a nomenclatura desta espécie tem sofrido algumas alterações. Ela foi conhecida durante muito tempo como *Rutilus macrolepidotus* Steindachner, 1866, sendo originalmente descrita como *Leuciscus macrolepidotus* Steindachner, 1866. Porém, já existia outra espécie com o mesmo nome científico

(*Leuciscus macrolepidotus* Ayres, 1854), logo foi necessário proceder à modificação da sua nomenclatura (Maia, 2006).

Recentemente, a espécie foi incluída no género *Achondrostoma*, que agrega mais duas espécies distintas: (*Achondrostoma arcasii* Steindachner, 1866) e *Achondrostoma occidentale* (Robalo, Almada, Santos, Moreira & Doadrio, 2005) (Pereira, 2007), esta última recentemente descrita e restrita às ribeiras do Alcabrichel, Sizandro e Safarujo, localizadas na zona Oeste de Portugal Continental (Freyhof & Kottelat, 2008). *Achondrostoma oligolepis* e a população do centro de Espanha de *A. arcasii* formam um grupo monofilético (Robalo *et al.* 2006), partilhando características morfológicas muito semelhantes, apenas claramente distinguíveis após análises genéticas (Zardoya & Doadrio, 1998; Robalo *et al.* 2006). Morfologicamente, o ruivaco assemelha-se às restantes espécies congéneres, possuindo uma coloração avermelhada característica na inserção das barbatanas peitorais, pélvicas e anal (Mameri, 2015).

Achondrostoma oligolepis é um peixe dulciaquícola residente com dimensões relativamente pequenas, com o seu comprimento total a não ultrapassar geralmente os 130-140 milímetros (Maia & Valente, 2004). A sua esperança média de vida ronda os 6 anos de idade e, normalmente, os indivíduos alcançam a maturidade sexual no seu segundo ano de vida (Maia & Valente, 2004). No que diz respeito à forma do seu corpo, o ruivaco possui um o corpo levemente comprido, perfil da cabeça ligeiramente convexa. A boca apresenta uma posição ligeiramente ínfera, subterminal, forma arqueada e sem barbilhos. A sua linha lateral encontra-se muito distinta e, geralmente, com cerca de 32 a 40 escamas na sua composição. A barbatana dorsal é maior que a barbatana anal, sendo anterior à linha vertical de inserção posteriores das barbatanas pélvicas. A base da barbatana dorsal é sempre maior que a base da barbatana anal (Ribeiro *et al.*, 2007).

Relativamente à sua alimentação, esta espécie alimenta-se sobretudo de detritos orgânicos e material vegetal bem como, por vezes, de alguns invertebrados bentónicos (Santos *et al.*, 2013). O ruivaco é um ciprinídeo generalista, que se alimenta de forma oportunista, de acordo com a disponibilidade de alimentos, o que lhe permite ter uma certa plasticidade ambiental para habitar outros habitats, quando necessário. Por outro lado, a variação sazonal das características hidrológicas dos cursos de água pode contribuir para uma variação da disponibilidade de alimento à qual o ruivaco, como típica espécie generalista e oportunista está muito bem-adaptado, alterando a sua dieta conforme a disponibilidade sazonal do meio (Santos *et al.*, 2013).

Teoricamente, esta espécie ciprinícola ibérica não realiza migrações pronunciadas ao longo das bacias hidrográficas onde reside, sendo por este motivo classificada, em termos fenológicos como espécie residente. Relativamente à sua distribuição, este ciprinídeo ocorre ao longo dos rios e ribeiras do Litoral Norte e

Centro de Portugal, mais concretamente desde o rio Lima até, sensivelmente, ao rio Tornada (Maia, 2006) e possui o estatuto de “Pouco Preocupante”, segundo o Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal (Cabral *et al.*, 2005, Freyhof, 2011). Por se tratar de uma espécie de carácter residente e ampla distribuição e abundância ao longo do território nacional, o ruivaco assume-se como uma espécie altamente representativa das restantes espécies ciprínícolas com características semelhantes que ocorrem ao longo do território nacional.

Apesar do estatuto de conservação ser Pouco Preocupante (Cabral *et al.*, 2005; Freyhof, 2011), este ciprinídeo é sensível à maioria das ameaças e pressões existentes nos cursos de água mediterrânicos, tais como, alguns tipos de poluição, extração de inertes (que leva a um aumento da turbidez), destruição do habitat e das próprias zonas de postura (Cabral *et al.*, 2005; Freyhof, 2011). O fenómeno da introdução de espécies exóticas também é uma potencial ameaça, visto que a longo prazo, vai, em alguns casos, aumentar a competitividade ecológica com estas e noutros levar mesmo à predação dos indivíduos desta espécie por parte das espécies piscívoras introduzidas (Cabral *et al.*, 2005). Posto isto, é necessário ter em conta algumas medidas de conservação de modo a evitar que, futuramente, tal não se concretize (Ribeiro *et al.*, 2007). A proteção dos habitats prioritários para esta espécie, a constante monitorização da qualidade da água e a regulamentação da sua pesca por parte dos pescadores recreativos, são medidas essenciais a ter em consideração que, para além de proteger esta espécie, irão, conseqüentemente, preservar também outras espécies dulciaquícolas, que apresentem um nicho ecológico semelhante ao ruivaco, mas que tenham estatuto de ameaça mais preocupante. Entre elas encontra-se o ruivaco do Oeste, *A. occidentale*, que possui o estatuto de conservação “Em Perigo”, o que significa que as populações ainda existentes correm sérios riscos de extinção (Cabral *et al.*, 2005; Freyhof & Kottelat, 2008), pois, como já foi referido anteriormente, apresentam uma distribuição geográfica muito restrita e limitada (Freyhof & Kottelat, 2008). É importante também promover os estudos das populações de ruivaco e ações de educação ambiental, de forma permitir a valorização ambiental e conservacionista desta espécie (Ribeiro *et al.*, 2007).

1.5 Objetivos e aplicabilidade

A maioria dos estudos efetuados até agora sobre a performance natatória dos peixes tem sido direcionada para a avaliação da velocidade crítica de natação de espécies de peixes dulciaquícolas com elevado valor socioeconómico, especialmente os salmonídeos, e espécies originárias de regiões localizadas no norte da Europa ou no continente americano (Peake, 2008). No entanto, mais recentemente, tem havido uma maior atenção a espécies piscícolas provenientes de outras regiões, com a existência de um aumento de número de estudos focados na capacidade natatória e

comportamento de espécies ciprinícolas ocorrentes na região mediterrânea. Romão *et al.* (2012) avaliou a capacidade natatória de duas espécies ciprinícolas ibéricas, nomeadamente, *Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachener, 1864) e *Squalius carolitertii* (Doadrio, 1988), através da determinação da velocidade crítica de natação de ambas e, comparou-as entre si. Estes dados tornaram-se muito úteis, na medida em que, na prática, possibilitaram fazer estimativas mais realistas das velocidades máximas de corrente a implementar no desenho das passagens para peixes. Isto porque, a grande maioria dos estudos desenvolvidos nesta área são direcionados para espécies migradoras (Tudorache *et al.*, 2008). Nos últimos anos, tem surgido novos trabalhos de estudos da performance natatória para espécies ciprinícolas potamódromas (Romão *et al.*, 2012; Alexandre *et al.*, 2014; Alexandre *et al.*, 2016). Relativamente ao estudo dos padrões de movimentos das espécies residentes, ainda não se conhece nitidamente como e quando estas se movem (como é o caso do ruivaco), pois os estudos ainda são muito reduzidos. Ressalva-se, porém o trabalho de Pires (2012), que avaliou o papel das características do habitat, do contexto espacial, e dos padrões de movimento na distribuição, abundância e estrutura das populações piscícolas em rios mediterrânicos, com principal incidência para o escalo-do-mira, *Squalius torgalensis* (Coelho, Bogutskaya, Rodrigues & Collares-Pereira, 1998) e para a espécie *Iberochondrostoma almaçai* (Coelho, Mesquita & Collares-Pereira, 2005), que habita na mesma bacia em estudo. Estas espécies, tal como o ruivaco, são ciprinídeos residentes nativos dos rios portugueses e, portanto, partilham algumas das características ecomorfológicas com o ruivaco. Um conhecimento mais profundo sobre a forma como este tipo de espécies se dispersam nos cursos de água, poderão permitir delinear medidas de restauração habitat mais adequadas à tipologia hidrológica e hidráulica do rio (Peake, 2008).

A compreensão da dinâmica populacional e sazonal associada ao padrão de movimentos destas espécies reveste-se de enorme importância quando o objetivo final é a sua conservação e a reabilitação dos respetivos habitats. Visto que para as espécies de ciprinídeos ibéricos potamódromos, a perceção de quando ocorrem a maioria dos movimentos, ou seja, quando é que os indivíduos demonstram maior capacidade e aptidão de natação, é amplamente conhecida (i.e. durante a primavera com fins reprodutores/fluxo genético), para as espécies com características mais residentes, este padrão ainda não é muito conhecido. Por outro lado, para as espécies ciprinícolas, existe ainda algum desconhecimento sobre se esta capacidade de movimentação/natação é exibida por toda a população ou se apenas por alguns dos indivíduos. A este fenómeno, denomina-se migrações parciais, que acontece quando apenas uma fração da população apresenta comportamentos migratórios (Chapman *et al.*, 2012). Este padrão de movimentos pode observar-se em espécies dulciaquícolas, marinhas ou anádromas (Vélez-Espino *et al.*, 2013).

Assim, com o objetivo de aumentar o conhecimento sobre os padrões de movimentos das espécies ciprinícolas ibéricas, em especial daquelas que apresentam um comportamento mais residente, e recorrendo à utilização de testes com vista à determinação da velocidade crítica de natação como ferramenta de avaliação bioecológica, pretende-se estudar a variabilidade espacial e temporal da capacidade natatória de uma espécie tipicamente residente e representativa dos cursos de água portugueses, o ruivaco (*A. oligolepis*). Mais especificamente pretende-se testar duas hipóteses:

i) a existência de diferenças em termos de capacidade natatória entre populações próximas da espécie-alvo ocorrentes dentro da mesma bacia hidrográfica mas em sub-bacias com distintas características ambientais e a sua relação com as respetivas ecomorfologias;

ii) a existência de diferenças de velocidade crítica de natação entre as quatro estações do ano e entre classes etárias distintas, dentro da mesma população. Por conseguinte, em termos práticos, avaliar-se-á qual o período do ano em que esta espécie tem maior capacidade natatória e maior motivação para se movimentar, ou seja, em que estação do ano e com que idade preferencialmente se promove o seu fluxo genético.

Os resultados obtidos durante esta dissertação irão permitir, por um lado, aprofundar o conhecimento sobre a influência do habitat, a uma escala espacial mais pequena do que se conhece até ao momento, na capacidade natatória e respetiva ecomorfologia das populações de ciprinídeos ibéricos. Por outro lado, este trabalho irá ajudar a perceber melhor a dinâmica de movimentos desta tipologia de espécies, qual a porção da população e em que época do ano os animais estão mais predispostos a nadarem e, dessa forma, fomentarem o fluxo genético essencial à sobrevivência da espécie. Os resultados obtidos têm um elevado potencial de aplicação no desenvolvimento de medidas de conservação e reabilitação *in-situ* das espécies ciprinícolas residentes, algumas delas extremamente ameaçadas, e dos respetivos habitats. Por exemplo, os resultados obtidos podem ser utilizados na definição de perfis hidráulicos em dispositivos de transposição piscícola ou na melhoria da adequabilidade, em termos espaciotemporais, de potenciais alterações de índole antropogénica ao regime natural de caudais dos cursos de água e ao respetivo habitat fluvial.

2- Materiais e Métodos

2.1 Caracterização da área de estudo

Para a concretização do primeiro objetivo, relacionado com a análise da variabilidade espacial da velocidade crítica de natação do ruivaco e da sua relação com a ecomorfologia destes indivíduos, a captura dos animais foi efetuada em quatro sub-bacias distintas da bacia hidrográfica do Mondego: o rio Dão, o rio Alva, o próprio troço principal do rio Mondego e o rio Arunca (Figura 2). Estes cursos de água foram selecionados por representarem áreas que, apesar de se localizarem na mesma bacia hidrográfica, apresentam características distintas em termos de gradiente fluvial, que se reflete igualmente em distintas características do mosaico de habitat.

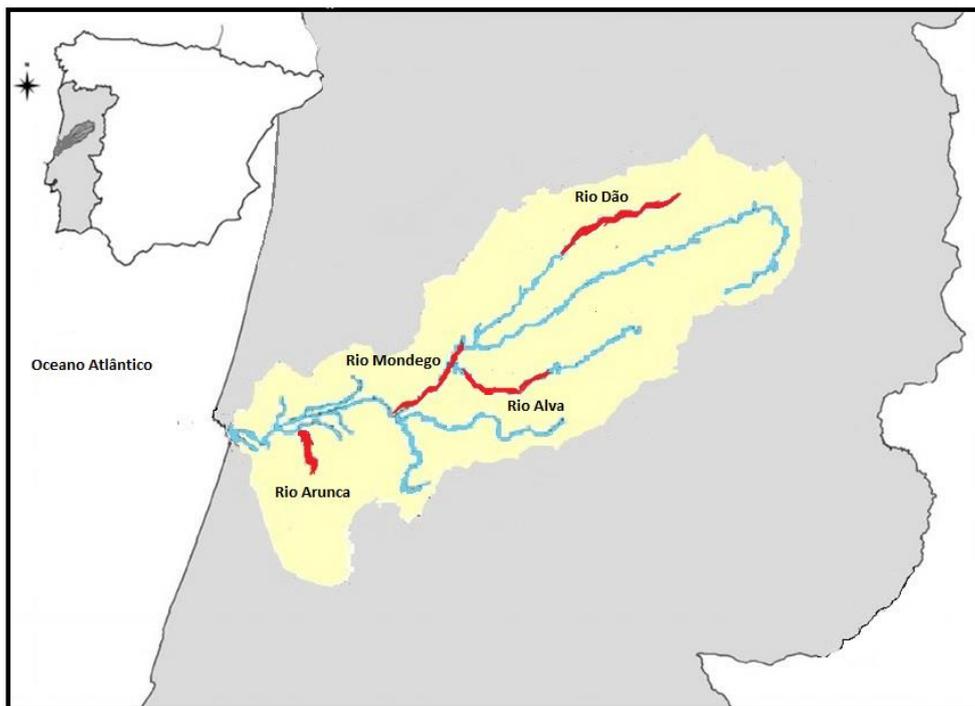


Figura 2: Mapa esquemático representativo da localização da bacia hidrográfica do Mondego em Portugal Continental e na Península Ibérica. Os traços a azul representam os cursos de água da bacia hidrográfica do Mondego e os traços a vermelho representam os trechos do rio onde foram capturados os ruivacos, testados neste trabalho.

A bacia hidrográfica do Mondego possui uma área de cerca de 6659 km² e, tem uma forma alongada com eixo maior na direção NE-SO. Encontra-se inserida na região mais central-oeste da Península Ibérica, caracterizada pela existência de um clima essencialmente mediterrânico (Gasith & Resh, 1999). Com uma temperatura média anual de cerca 13,4 °C, esta é limitada a Norte e Este pelas bacias dos rios Vouga e Douro, e a Sul, pelas bacias dos rios Lis e Tejo. Os principais afluentes do rio Mondego são, na margem esquerda, os rios Pranto, Arunca, Ceira e Alva e, na margem direita, o rio Dão.

O regime hidrológico na bacia hidrográfica do rio Mondego enquadra-se nos padrões do clima mediterrânico e é composto por acentuadas subidas de caudal durante a época do inverno, onde se verificam os períodos de chuvas mais intensos e se registam as temperaturas anuais mais baixas, causando frequentemente, zonas de inundação, que se estendem geralmente até ao início da época primaveril (Gasith & Resh, 1999). Por outro lado, verifica-se um período de seca e conseqüente declínio gradual do fluxo de caudal, durante os meses de verão, que termina novamente, no outono seguinte. Naturalmente, é nesse período de seca que se registam os valores de temperatura mais elevados (Gasith & Resh, 1999).

O rio Mondego nasce na Serra da Estrela, a 1425 metros de altitude e percorre 234 km até desaguar no Oceano Atlântico, junto à Figueira da Foz. O seu caudal apresenta-se com um fluxo altamente regularizado, desde a entrada em funcionamento das barragens da Aguieira (a 86 km da foz) e da Raiva (a 80 km da foz), construídas durante a década de 80.

A barragem da Aguieira foi construída no limite, entre o concelho de Penacova (freguesia de Travanca do Mondego) e o concelho de Mortágua (freguesia de Almaça); o caudal máximo descarregado é de 2180 m³/s, sendo que a sua albufeira tem a capacidade máxima de 423 hm³. Tem como funções a produção de energia hidroelétrica, o abastecimento de água para rega e o controlo de cheias.

Já a barragem da Raiva localiza-se a jusante da barragem da Aguieira, na localidade do Coiço, concelho de Penacova, distrito de Coimbra. O máximo de caudal descarregado é de 2000 m³/s e, a albufeira compreende uma capacidade de 24,11 hm³. Esta barragem funciona como contra-embalse da Aguieira, permitindo a modelação dos caudais descarregados da Aguieira e a bombagem de água novamente para a albufeira de montante durante as horas mortas, para turbinar durante as horas de ponta, de modo a rentabilizar o aproveitamento.

O rio Dão apresenta-se como um dos principais afluentes do Mondego, e nasce no concelho de Aguiar da Beira, no distrito da Guarda, a uma altitude de 705 metros, compreendendo uma extensão de 58,1 quilómetros e uma área de drenagem de 1309 km², acabando por ir desaguar à albufeira a barragem da Aguieira. Caracteriza-se por ser um rio tipicamente mediterrâneo, com um fluxo de caudal não-regularizado na maioria da sua extensão, exceto no troço a jusante da barragem de Fagilde. A amostragem deste trabalho foi realizada a jusante da barragem de Fagilde. Esta barragem localiza-se na localidade de Fagilde, distrito de Viseu, estando em funcionamento desde 1984. A sua albufeira possui uma capacidade de 28 hm³. O caudal máximo descarregado é de 515 m³/s, através de duas comportas. A única finalidade desta barragem é o abastecimento urbano das populações da região, tendo assim uma elevada importância sócioeconómica relevante, nomeadamente nos municípios de Viseu, Penalva do Castelo, Mangualde e Nelas.

O terceiro local de amostragem, o rio Alva, nasce a uma altitude de 1425 metros, na Serra da Estrela, possui um comprimento de 106 quilómetros e uma área de cerca 708 km². É um rio que apresenta um fluxo de caudal regularizado, causado pelo funcionamento da Barragem de Fronhas, construída a cerca de 70 km da sua nascente, no concelho de Arganil, distrito de Coimbra, sobretudo para efeitos de derivação de água para a barragem da Aguieira. O rio Alva vai afluir ao rio Mondego, a jusante das barragens da Aguieira e da Raiva. A barragem de Fronhas tem implementado um regime de caudal ecológico que controla e homogeniza o fluxo de caudal do rio, através de uma descarga constante de cerca de 2 m³/s, podendo atingir uma descarga máxima de 500 m³/s de caudal em período de cheia. A sua capacidade máxima de armazenamento é de 62 hm³.

Por fim, a sub-bacia hidrográfica do rio Arunca tem uma área de 550 km², localizando-se na unidade do Baixo Mondego, uma zona caracterizada pelos seus vales abertos em zonas de planície, a uma altitude média de 147 metros (Santos *et al.*, 2011); com um fluxo de caudal não-regularizado, o seu troço estende-se cerca de 60 km de comprimento, desde a sua nascente, a uma altitude de 553 metros, na localidade de Albergaria dos Doze, concelho de Pombal, distrito de Leiria até, à sua confluência com o rio Mondego, a 3 km a jusante da localidade de Montemor-o-Velho, distrito de Coimbra.

A nível climático, sofre influência do oceano Atlântico e da variação de pluviosidade mediterrânica, com a maior parte da precipitação ocorrer entre os meses de outubro e março (Santos *et al.*, 2013). Em contrapartida, a época estival caracteriza-se por ser uma época extremamente seca que, conseqüentemente, reflete-se no fraco fluxo de caudal, durante os meses de julho e agosto (Santos *et al.*, 2013).

O declive apresenta-se como um importante parâmetro que condiciona, diretamente, a velocidade e turbulência do fluxo caudal e outras características de habitat (Lourenço, 1986). O rio Dão, localizado, geograficamente, mais a montante, de entre os rios em estudo, possui um valor de declive mais elevado, cujo valor médio é de 64% (Figura 3), estando, de um modo geral, associado a maiores velocidades e turbulências de fluxos de caudais e maior poder erosivo. Relativamente ao troço amostrado no rio Alva, este apresenta um declive médio de 40% (Figura 4), enquanto que o declive médio do troço considerado no rio Mondego é de 16% (Figura 5). Em oposição, o rio Arunca apresenta o declive mais baixo (13%), correspondendo assim a um mosaico de habitat com menor velocidade de corrente, turbulência e menor poder erosivo que os restantes rios. Especialmente, este rio caracteriza-se por se localizar mais a jusante da área de estudo, cuja altitude máxima registada não ultrapassa os 35 metros de altura (Figura 6).



Figura 3: Gráfico representativo da variação de altimetria do troço do rio Dão, desde a Barragem de Fagilde até desaguar na albufeira da Barragem de Agueira.



Figura 4: Gráfico representativo da variação de altimetria do troço de amostragem do rio Alva, nomeadamente desde a Barragem de Fronhas até à sua foz.



Figura 5: Gráfico representativo da variação de altimetria do troço de amostragem do rio Mondego, nomeadamente, desde a localização da Barragem da Raiva até ao Açude-Ponte de Coimbra.



Figura 6: Gráfico representativo da variação de altimetria do troço de amostragem do rio Arunca, nomeadamente desde o ponto localizado a 2,70 Km - Sul da localidade de Almagreira, concelho de Pombal, distrito de Leiria até, à sua foz.

2.1.2. Análise hidrológica

Foi realizada uma análise hidrológica dos quatro rios em estudo, com base em séries temporais do caudal médio diário de 20 anos do rio Alva, 20 anos do rio Mondego, 27 anos do rio Arunca e 9 anos do rio Dão. Estes dados foram obtidos a partir do portal do Sistema Nacional de Recursos Hídricos (SNIRH, 2012); posteriormente, calculou-se a média de caudal mensal, em conta todos os anos com dados disponíveis, de modo a compreender melhor a variação intra-anual dos caudais dos quatro rios (Figura 7 e 8).

Visto que a sub-bacia do rio Mondego tem uma área de drenagem bastante superior às restantes, considerou-se conveniente elaborar um gráfico de variação de caudal médio mensal independente dos restantes, para facilitar a sua leitura. Posto isto, verifica-se que as variações de caudal sofrem uma forte influência sazonal, já que a bacia hidrográfica do Mondego se encontra inserida no clima mediterrâneo. É nas estações do outono e inverno que o caudal médio atinge os seus valores máximos, nos quatro rios, que coincide precisamente com a altura do ano onde a frequência de precipitação é maior e os fenómenos de inundação mais permanentes. Durante os meses de seca (nomeadamente, a época estival), a precipitação é pouco frequente e o caudal dos rios mediterrânicos tendem a aproximar-se dos valores mínimos.

Porém, este padrão sazonal de caudal é mais nítido em rios não-regularizados. De entre as quatro sub-bacias em estudo, o rio Arunca é o único que se enquadra nesta tipologia e, portanto, é o único que possui um padrão de caudal sazonal que é totalmente influenciado pelo clima mediterrâneo. Pelo contrário, o rio Alva e, principalmente, o rio Mondego são altamente regularizados e, mesmo durante os meses de pouca precipitação, quando os seus níveis de caudal são mais baixos, estes nunca atingem valores nulos, acabando mesmo por estabilizar até à ocorrência de novas chuvas.

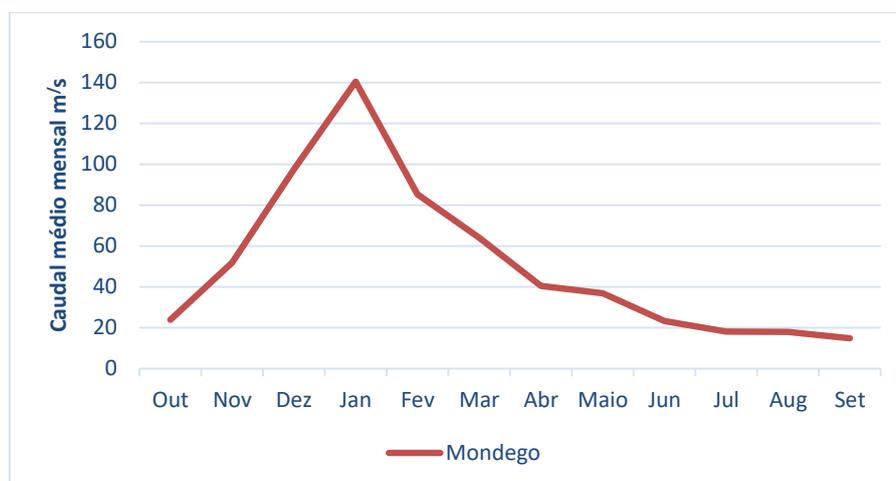


Figura 7: Caudal médio mensal do rio Mondego.

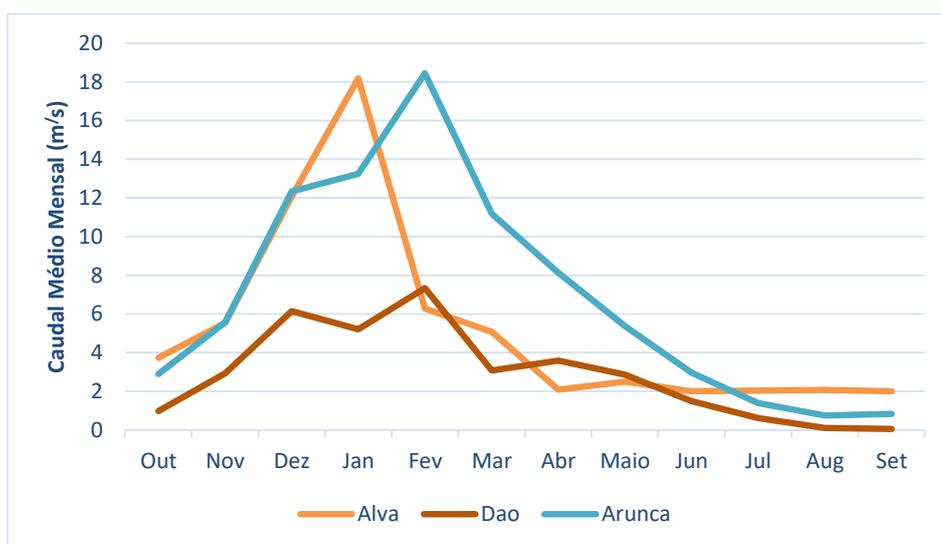


Figura 8: Caudais médios mensais do rio Alva, do rio Arunca e do rio Dão.

2.2. Variabilidade Espacial da Velocidade Crítica de Natação

2.2.1 Captura e manutenção em cativeiro dos peixes testados

Para determinação e comparação da variabilidade espacial da velocidade crítica de natação dos ruivacos e da respetiva ecomorfologia, foram capturados indivíduos da espécie de *A. oligolepis*, provenientes da bacia hidrográfica do Mondego, mais precisamente de quatro rios de diferentes tipologias, que representam um gradiente de variabilidade ambiental: o rio Dão, o rio Alva, o rio Mondego e o rio Arunca, especialmente no que diz respeito às condições do regime de caudal, tipo de substrato e outras características de habitat. A amostragem dos animais foi feita com recurso ao método da pesca elétrica (cujo aparelho consiste no modelo Hans Grassl EL 62 generator DC, 600 V).

Durante a primavera de 2015, foi capturado um total de 122 indivíduos da espécie-alvo, dos quatro rios acima supracitados, distribuídos conforme descritos na tabela 1. Os animais capturados pertencem todos à mesma classe dimensional, nomeadamente selecionou-se apenas indivíduos com 8 a 13 centímetros de comprimento. A seleção de indivíduos com dimensões semelhantes permite diminuir o eventual efeito do tamanho dos indivíduos na amostra e, desta forma, evitar eventuais enviesamentos dos resultados causados por diferenças populacionais em termos dimensionais. Por outro lado, a seleção de indivíduos de maiores dimensões deve-se ao fato de, à partida, estes animais já possuírem a forma do seu corpo e a capacidade natatória mais bem definida.

Tabela 1: Resumo do tamanho da amostragem recolhida das quatro sub-bacias e respetivos comprimentos médios (média \pm desvio padrão) dos indivíduos capturados

	Rio Arunca	Rio Dão	Rio Mondego	Rio Alva
Número total da amostra	27	32	30	33
Comprimento total médio (cm)	9,57 \pm 1,19	8,78 \pm 0,79	8,48 \pm 1,65	8,54 \pm 0,47

De seguida, foi feito o transporte dos indivíduos capturados para o laboratório, onde foram colocados num tanque circular com 2000 litros de capacidade onde se controlou o fotoperíodo, qualidade da água (dois filtros biológicos) e temperatura (refrigerador programado para manter a água à temperatura aproximada da água dos rios, na altura em que foram capturados os animais). Durante a primavera, a temperatura da água dos tanques foi mantida nos 12°C. Relativamente ao fotoperíodo, o intervalo com a luminosidade ativada foi compreendido entre as 7 horas e 00 minutos até às 20 horas e 00 minutos; no tempo entre as 20 horas e 01 minutos e as 6 horas e 59 minutos, a luz estava desligada.

Antes de se iniciar os testes de velocidade crítica de natação, os peixes foram mantidos neste tanque de aclimação durante um período máximo de dois dias, a fim de se adaptarem às condições de cativeiro; ou seja, tempo de quarentena antes do início dos testes de velocidade crítica foi igual para todas as populações. Enquanto os animais permaneceram no laboratório, não foram alimentados e cada um deles foi testado apenas uma vez.

2.2.2. Determinação e comparação da velocidade crítica de natação

Para avaliar a capacidade natatória do ruivaco, foi determinada a velocidade crítica de natação de cada indivíduo, seguindo o protocolo delineado por Brett (1964), com a utilização de um túnel de natação do tipo *Blazka*. Este túnel é composto por um circuito fechado de tubos de PVC, com uma câmara de natação em acrílico transparente incorporada, cujas dimensões compreendem os 720 milímetros de largura e os 250 milímetros de altura. Esta câmara encontra-se fechada, em ambas as extremidades, por redes metálicas. A água é propulsionada com o auxílio de uma bomba submersível (Modelo SR4620.410 HG; Flyght, Gesällvågen, Suécia). De destacar a colocação de uma cobertura de PVC na porção frontal da câmara de natação, que permite criar uma zona de refúgio, protegida e mais escura, para incentivar os indivíduos a nadarem nesta zona (Figura 9).

Relativamente ao controlo das velocidades, este é feito pelo operador através de um conversor de frequências que controla a rotação da bomba propulsora (mini AC

drive Altivar 31; Telemecanique, Ruei Malmaison Cedex, France Altiva). Antes do início dos testes de natação, foi necessário recorrer à respetiva calibração, pela colocação de um fluxómetro (modelo RHCM; Hidro-bios, Kiel-Holtenau, Germany) no interior da câmara de natação (em três pontos diferenciados) e o respetivo registo das velocidades de corrente durante os respetivos incrementos da frequência do motor. Posteriormente, foi possível delinear uma reta de regressão de maneira a determinar a relação entre a frequência do motor e a velocidade de corrente, através dos dados recolhidos durante o processo de calibração. Esta regressão possibilitou a determinação da correspondência entre as frequências e as respetivas velocidades de corrente; estas podem variar entre 0 e 1,44 m/s. Como é possível observar na imagem esquemática da figura 9, é possível verificar a existência de um colimador, que permite que o fluxo de água percorra homogeneamente toda a câmara de natação. O colimador consiste num conjunto de tubos de pequenas dimensões (6 mm de diâmetro), na parte anterior da câmara natação.

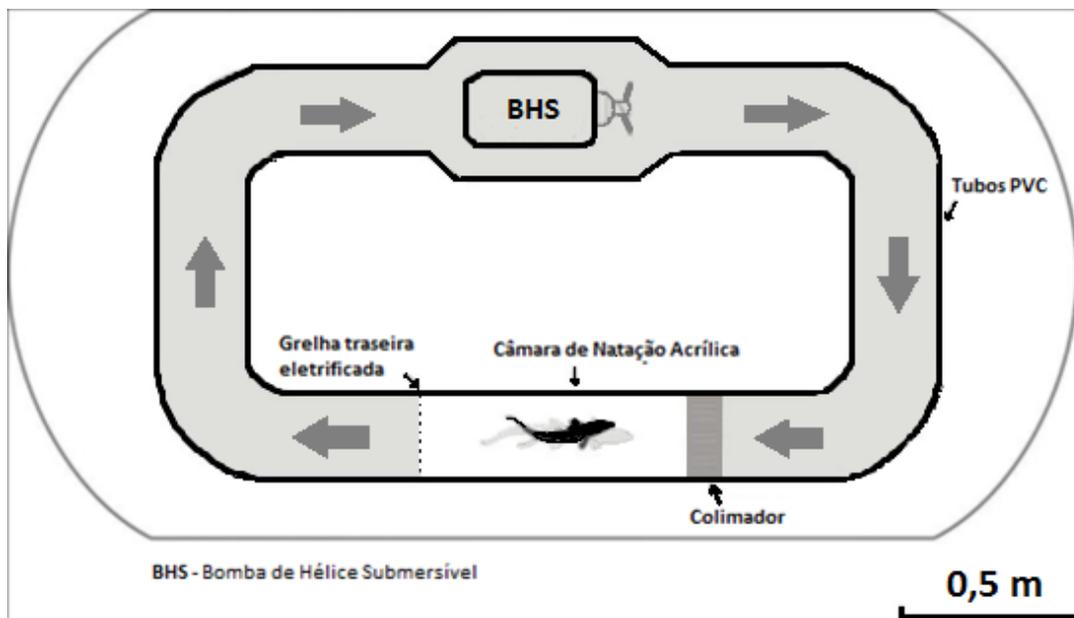


Figura 9: Esquema representativo do túnel de natação utilizado para a determinação da velocidade crítica de natação dos ruivacos, assim como da direção que circula o fluxo de água.

O túnel de natação encontra-se submerso num tanque ambiente de fibra de vidro com 4500 L de capacidade máxima (dimensões C x L x A: 3,0 m x 1,5 m x 1,0 m) e, equipado com um sistema de filtração adequado: um filtro biológico e um refrigerador para manter a água com uma temperatura aproximada à do tanque de aclimação, 12°C. Esta temperatura corresponde à temperatura registada da água dos quatro sub-bacias, onde as amostras foram recolhidas. Também se teve em consideração o período de luminosidade dos animais na natureza e, através da luz artificial, o foto-período foi controlado. Assim sendo, a luminosidade foi programada para estar ativada entre as 7 horas e as 20 horas, compreendendo, portanto, o período diurno. Durante

as restantes horas, a luz artificial manteve-se desativada, refletindo assim o período noturno.

O transporte dos animais do tanque de aclimação para o tanque de natação foi feito com o auxílio de um camaroeiro adequado para o efeito, com tecido suave de cor preta, de forma a minimizar o stresse dos peixes, num ambiente escuro e, diminuindo o risco de lesões durante este processo.

Após a colocação na câmara de natação (Figura 10) e antes do início do teste, cada indivíduo foi sujeito a um período de aclimação ao túnel de natação durante 1 hora, a uma velocidade de corrente baixa, relativa ao comprimento total do seu corpo (1 CT/s). Este período de aclimação é fundamental no sentido em que permite ao peixe recuperar da manipulação que sofreu também, orientá-lo no sentido da corrente no interior da câmara de natação.

Passado o período de aclimação, o teste teve início com o aumento da velocidade de corrente em 0,75 CT/s, a cada 30 minutos, até o animal atingir a exaustão. Durante o decorrer do teste, o peixe foi dissuadido de descansar na grelha posterior da câmara de natação, através de um procedimento de estimulação elétrica, (7-12 V, 4 A), que é ativado manualmente pelo operador quando o peixe entra em contato com a grelha, durante períodos de tempo não superiores a 2 segundos (Figura 11). Estes estímulos elétricos permitiram ao animal, que ganhasse um incentivo extra para que evitasse de se encostar na grelha eletrificada, situada na zona posterior da câmara de natação. O teste de natação foi dado por concluído quando se constatou que o peixe tinha atingido um estado de exaustão, comprovada quando, mesmo após estímulos elétricos consecutivos de 2 segundos, num período máximo de 10 segundos, continuava a apresentar incapacidade para se deslocar e afastar da rede (Brett 1964; Mateus *et al.* 2008).

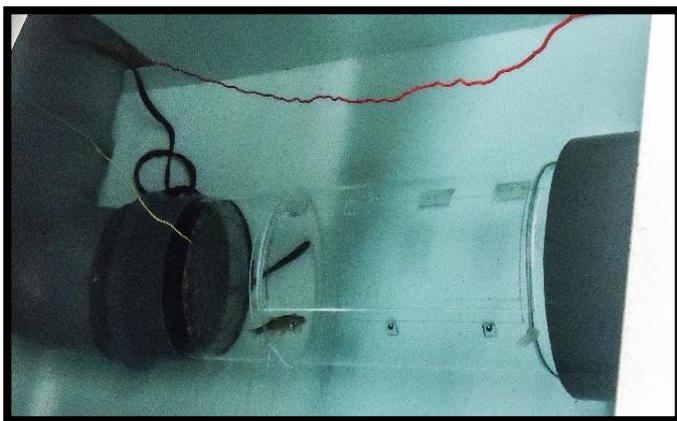


Figura 10: Câmara de natação no túnel de tipo *Blazka*.



Figura 11: Imagem demonstrativa do teste de velocidade crítica.

Após a conclusão dos testes, procedeu-se ao cálculo da velocidade crítica de natação (U_{crit} , expressa em m/s), para cada um dos indivíduos testados, utilizando a fórmula descrita por Brett (1964):

$$U_{crit/abs} = U_i + [U_{ii} \times (T_i \times T_{ii}^{-1})]$$

onde U_i é a velocidade máxima que o peixe consegue manter durante um intervalo de 30 minutos completo (m/s), U_{ii} é o incremento de velocidade (m/s), T_i é o tempo decorrido no último incremento antes da exaustão (s) e T_{ii} é o tempo de 30 minutos (1800 segundos) entre cada incremento (s).

A presença do peixe dentro da câmara de natação cria um efeito de bloqueio ao fluxo de água. Este efeito provoca um ligeiro aumento da velocidade de corrente junto ao peixe, que leva a um incremento das forças de arrasto que atuam sobre o indivíduo dentro da câmara de natação (Bell & Terhune, 1970). Tendo isto em consideração, fez-se a correção da velocidade de natação recorrendo à expressão desenvolvida por Bell & Terhune (1970):

$$U_c = U_s \times [1 + (A_i \times A_{ii}^{-1})]$$

Onde U_c é a velocidade corrigida, U_s é a velocidade na ausência do peixe, A_i é a área transversal do peixe e A_{ii} é a área transversal da câmara de natação. A área transversal do peixe foi considerada como sendo próxima de uma elipse pelo que se usou a expressão $\pi \times (A^2)^{(-1)} \times (L^2)^{(-1)}$, onde A corresponde à altura máxima e L à largura máxima do peixe. A área transversal da câmara de natação foi calculada através da fórmula para determinação da área do círculo πr^2 .

Os animais testados foram posteriormente sacrificados, através da imersão numa solução com concentração letal de 2-phenoxyetanol, para serem processados. Para cada indivíduo, mediu-se o peso total (PT em g), o comprimento total (CT em mm) e *standard* (CS em mm), e a largura (L em mm) e altura máxima (A em mm). De seguida, foram observadas e retiradas as gónadas para determinar o seu peso (PG em g) e, a observação macroscópica do sexo dos animais. O peso eviscerado dos ruivacos testados foi também determinado (PE, em g). Por fim, foram extraídas, aleatoriamente 10 a 15 escamas da zona acima da barbatana peitoral de cada indivíduo para, posteriormente, se analisar as classes etárias dos animais testados. Cada população demorou um tempo médio de duas semanas a completar o procedimento descrito.

Com as medições anteriores efetuadas, calculou-se as velocidades críticas relativas (em CT/s) para cada um dos indivíduos, de modo a minimizar ainda mais o efeito da variação de comprimentos totais na amostra, sobretudo aquele que existe entre machos e fêmeas, ainda que pertencentes à mesma classe dimensional. A velocidade crítica de natação relativa ($U_{crit/rel}$) foi calculada recorrendo à expressão:

$$U_{crit/rel} = U_{crit/abs}/CT$$

Por fim, foi ainda calculado o índice gonadossomático (GSI) de modo a avaliar uma possível relação entre as velocidades críticas de natação e eventuais diferenças relacionadas com o grau de maturação sexual dos diferentes indivíduos. Para calcular este índice utilizou-se a seguinte expressão (Bagenal & Tesch, 1978):

$$GSI = \frac{PG}{PE} \times 100$$

Após a conclusão dos testes de natação, os dados recolhidos foram organizados de modo a que a cada indivíduo fosse atribuído um código individual identificativo (ID), com as respetivas medições e cálculos anteriormente efetuados.

Antes de se efetuar os testes estatísticos, procedeu-se à averiguação da homogeneidade das variâncias (através da aplicação do teste de Levene) e, da normalidade (pela realização do teste *Shapiro-Wilk*), das seguintes variáveis: comprimento total (CT), o índice de gonadossomático (GSI) (nesta variável, testou-se a homogeneidade das variâncias para cada sexo, em separado), a velocidade crítica de natação absoluta ($U_{crit/abs}$) e a velocidade crítica de natação relativa ($U_{crit/rel}$).

Relativamente ao primeiro objetivo deste estudo, nenhuma das quatro variáveis em estudo revelaram a existência de uma distribuição homogénea dos seus valores, pelo que se recorreu aos testes não-paramétricos para se efetuar a análise estatística, nomeadamente ao teste de *Kruskal-Wallis*. Este teste estatístico foi utilizado para comparar as médias entre o índice gonadossomático, para machos e fêmeas, o comprimento total e, também as médias das velocidades críticas de natação absolutas e relativas das quatro subpopulações em estudo. Todas as análises estatísticas foram realizadas com recurso ao programa StatSoft STATISTICA.

2.2.3. Análise morfológica

Após a realização dos testes de velocidade crítica de natação, procedeu-se à realização das análises morfológicas dos animais cujo teste de natação foi concluído com sucesso. O principal objetivo destas análises prende-se com a avaliação da existência de diferenças morfológicas entre as quatro subpopulações amostradas.

Cada indivíduo é colocado sobre uma placa de *roofmate* (Figura 12) e, marcado em alguns pontos específicos do seu corpo para facilitar as análises posteriores. Seguidamente, foram retiradas algumas fotografias digitais ao lado esquerdo do animal, com recurso a uma máquina fotográfica *Sony Handycam HDR-XR200VE* 4.0 Mp (Tokyo, Japan). De modo a tornar a qualidade fotográfica superior e eliminar as sombras, colocou-se o animal no interior de um cubo difusor iluminado lateralmente (Figura 13).



Figura 12: Imagem pormenorizada da placa *roofmate*, utilizada para marcação das *landmarks* dos animais.



Figura 13: Detalhe dos materiais utilizados para recolha de fotografias utilizadas na análise morfológica, nomeadamente, a placa *roofmate*, no interior do cubo difusor.

2.2.3.1. Análise de morfometria geométrica

Para cada ruivaco analisado, e recorrendo às respetivas fotografias digitais, foram definidos 11 pontos (*landmarks*) de referência de coordenadas bidimensionais (x e y) (Figura 14), recorrendo ao *software* TpsDig (Rohlf 1996). Seguidamente, foi executada uma análise generalizada de Procrustes, de modo a ajustar as coordenadas dos pontos de referência. Este procedimento redireciona cada animal num centróide comum, dimensiona os animais num tamanho único e, roda os indivíduos para uma orientação comum, de forma a minimizar as diferenças que existem entre cada um dos pontos de referência.

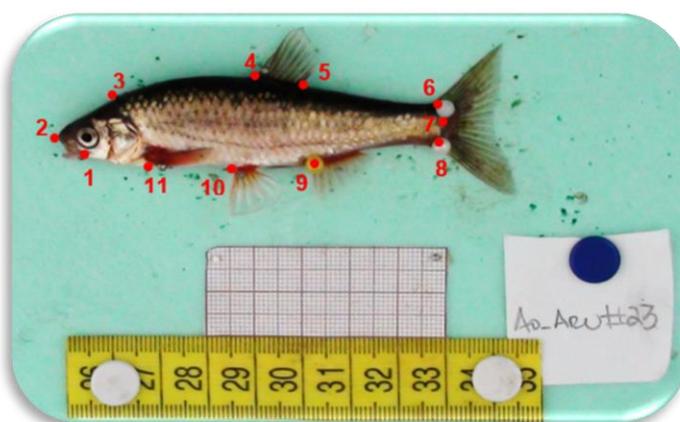


Figura 14: Exemplo de um indivíduo com a respetiva localização das 11 *landmarks* assinaladas, para a análise morfométrica.

Através do *software* Tps Relw (Rohlf, 1997), foi estimada uma forma consensual, correspondente das coordenadas médias para cada *landmark* definida anteriormente. Para cada indivíduo, foram estimadas 18 variáveis representativas das deformações parciais, e também o tamanho do respetivo centróide. Resumidamente, estas deformações parciais são os parâmetros de forma mínimos necessários à deformação da configuração consensual até à forma de cada um dos indivíduos analisados e incluem informação matricial, que poderá ser analisada através da estatística multivariada (Adams *et al.* 2004).

Primeiramente, foi executada uma análise de Componentes Principais (PCA), com base nos *partial warps*, de modo a ser possível observar graficamente a ordenação e segregação das variações morfométricas, em termos de forma de corpo, entre os ruivacos, provenientes das quatro subpopulações.

Para se testar a hipótese da existência de variações significativas na forma do corpo entre as quatro subpopulações de ruivacos procedeu-se a uma Análise Multivariada de Covariâncias (MANCOVA, método de *Wilks* λ) onde a SUB-BACIA de proveniência e o SEXO de cada indivíduo, bem como a sua interação, foram utilizados como fatores. As deformações parciais foram utilizadas como variáveis dependentes, e o tamanho do centróide foi utilizado como covariável para avaliar, e se necessário corrigir, um possível efeito do tamanho dos peixes na respetiva forma. Para além do grau de significância, determinou-se a força do efeito de cada factor considerado, através da determinação do parâmetro estatístico designado como eta quadrado (η^2).

De forma a complementar esta análise, foi aplicada uma análise discriminante multivariada (DFA, método de *Wilks* λ) recorrendo à matriz das deformações parciais, com o intuito de clarificar as possíveis diferenças entre as formas do corpo das quatro subpopulações. De grosso modo, esta análise compreende um procedimento de validação cruzada, que permite identificar a percentagem de classificações corretas pela comparação da classificação relacionada com a morfologia para cada um dos animais. Ao mesmo tempo, este procedimento de análise discriminante permite obter uma variável demonstrativa da segregação espacial dos vários indivíduos analisados relativamente à sua forma do corpo (i.e. scores individuais), passível de ser utilizada nas análises seguintes onde se pretende determinar e visualizar a forma de cada população.

Seguidamente, para facilitar a visualização e interpretação das diferenças morfológicas entre as populações em estudo, foi realizada uma análise de regressão entre as deformações parciais e os *scores* individuais extraídos da primeira raiz canónica, obtida a partir da análise discriminante descrita anteriormente, recorrendo ao *software* TpsRegr (Rohlf, 1998). Após este procedimento, foi possível obter grelhas de deformação que permitem observar como uma forma pode ser esticada ou encolhida e, o seu resultado mostra as diferenças existentes entre a forma de

“consenso” e a forma média de cada espécie. O ajustamento dos dados ao modelo de regressão foi testado com um teste de Goodall (*F-test*).

2.2.3.2. Análise das variáveis morfológicas suplementares

Complementarmente à análise de morfometria geométrica anteriormente descrita, focada unicamente na forma do corpo dos ruivacos, procedeu-se igualmente à determinação de uma série de variáveis morfológicas suplementares tidas como relevantes para a natação dos peixes (Leavy & Bonner, 2009) (Figura 15), designadamente: índice de achatamento (I. Achat. - razão entre a altura máxima e a largura máxima do corpo); altura relativa do corpo (Alt. R. C. - razão entre a altura máxima do corpo e o comprimento *standard*); comprimento relativo do pedúnculo caudal (Comp. R. P. C.- razão entre o comprimento do pedúnculo e o comprimento *standard*); altura relativa da barbatana caudal (Alt. R. B. C. - razão entre a altura de barbatana caudal e a altura máxima do corpo); comprimento relativo da barbatana peitoral (Comp. R. B. P. - razão entre o comprimento da barbatana peitoral e o comprimento *standard*); área da barbatana caudal (cm²) (A. B. Caudal); altura relativa da barbatana dorsal (A. R. B. D - razão entre a altura da barbatana dorsal medida da base ao ápice e a altura máxima do corpo); comprimento relativo da barbatana dorsal (C. R. B. D. - razão entre o comprimento ao nível da base da barbatana dorsal e o comprimento *standard*); e índice de condição corporal (K') calculado a partir da fórmula $K = (PE \times CT^{-3}) \times 100$ (Bagenal & Tesch, 1978).

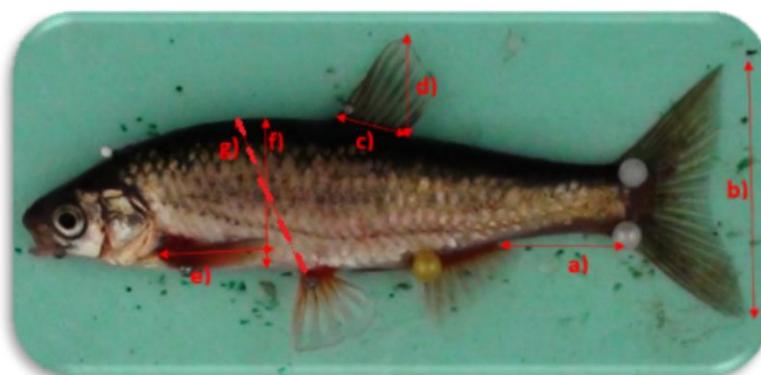


Figura 15: Medidas morfométricas suplementares utilizadas: **a)** Comprimento Relativo do Pedúnculo; **b)** Altura Relativa da Barbatana Caudal; **c)** Comprimento Relativo da Barbatana Dorsal; **d)** Altura Relativa da Barbatana Dorsal; **e)** Comprimento Relativo da Barbatana Peitoral; **f) & g)** Índice de Achatamento (Relação entre a altura máxima (f) e a largura máxima (g))

Posteriormente, aplicou-se uma análise DFA (método de Wilks's λ) para discriminar as quatro populações de ruivaco (fator SUB-BACIA) relativamente às variáveis morfológicas suplementares consideradas. Esta análise baseia-se num processo, que seleciona, passo a passo, as variáveis que contribuem de forma significativa para a discriminação entre as quatro subpopulações em estudo. Para

identificar a percentagem de classificações corretas atribuídas pela DFA, recorreu-se a um processo de validação cruzada. Seguidamente, e de forma complementar, elaborou-se uma análise de Componentes Principais (PCA) para observar, graficamente, a segregação entre as quatro subpopulações analisadas e a sua relação com as variáveis morfológicas suplementares selecionadas como estatisticamente significativas pela DFA.

Por fim, os *scores* dos eixos 1 e 2 da PCA foram extraídos e correlacionados (Correlação de *Spearman, rho*) com as velocidades críticas de natação de cada animal. Esta análise estatística permite testar a significância da relação entre as variáveis morfológicas suplementares em estudo com a performance desempenhada pelos peixes durante os testes de velocidade crítica de natação.

2.3. Variabilidade Sazonal da Velocidade Crítica de Natação

2.3.1 Captura e manutenção em cativeiro dos peixes testados

Para a concretização do segundo objetivo deste trabalho, nomeadamente o estudo da variabilidade sazonal da U_{crit} do ruivaco e, do seu comportamento natatório, foram capturados no rio Arunca indivíduos da espécie *A. oligolepis*, em cada uma das quatro estações do ano. Estas assumem-se como representativas das variações abióticas intra-anuais, principalmente, a variação da temperatura, da luminosidade e da pluviosidade, que irá refletir, conseqüentemente, numa variação de caudal do rio, ao longo do ano. O método de amostragem foi o mesmo que utilizado para o objetivo anteriormente descrito, nomeadamente, a pesca elétrica (modelo Hans Grassl EL 62 generator DC, 600 V).

Durante as quatro épocas do ano, foi capturado um total de 155 indivíduos de *A. oligolepis*. Os animais capturados pertencem a todas as classes dimensionais, de modo a ser possível estudar qualquer tipo de relação entre os diferentes comprimentos dos animais e a capacidade natatória dos mesmos (Tabela 2).

Tabela 2: Resumo do tamanho da amostra recolhida das quatro estações do ano e, respetivos comprimentos médios (média \pm desvio padrão) dos indivíduos capturados.

	Primavera	Verão	Outono	Inverno
Número total da amostra	42	30	47	36
Comprimento total médio (cm)	8,53 \pm 1,73	7,67 \pm 2,14	8,50 \pm 1,33	8,75 \pm 1,49

O procedimento de transporte e de aclimação utilizado foi idêntico ao descrito no sub-capítulo 2.2.1. Foi ajustado, no entanto, a temperatura e o fotoperíodo

da aclimação e dos respetivos testes U_{crit} , conforme as diferentes épocas de captura e as características abióticas em termos de luminosidade e temperatura registadas no local de captura em cada uma das estações (Tabela 3).

Tabela 3: Sumário dos valores de temperatura e fotoperíodo de aclimação dos animais testados, durante as quatro épocas do ano.

	Primavera	Verão	Outono	Inverno
Temperatura de Aclimação	12°C	15°C	11°C	9,5°C
Período de	7h:00m	6h:50m	7h:00m	8h:50m
Luminosidade	20h:00m	20h:15m	17h:30m	18h:30m

2.3.2. Determinação e comparação da velocidade crítica de natação

O método utilizado para calcular a velocidade crítica de natação foi o mesmo procedimento descrito no subcapítulo 2.2.2.; numa fase inicial, os animais são transportados do tanque de aclimação para o tanque onde decorrerá o teste U_{crit} . De seguida, o indivíduo a testar é submetido a um período de aclimação de uma hora, onde permanece a nadar contra-corrente, com uma velocidade de fluxo mais baixa.

Terminado este período, a velocidade de corrente é aumentada. Este processo é repetido a cada 30 minutos, até se atingir a exaustão do peixe. Regista-se o tempo de durabilidade do teste e a velocidade U_{crit} registada.

Por fim, o processamento dos animais, após a realização do teste U_{crit} , também foi idêntico ao descrito no subcapítulo 2.2.2.; primeiramente, os peixes testados foram sacrificados, após a imersão numa solução com concentração letal de 2-phenoxyetanol. De seguida, procedeu-se à medição e registo do comprimento total (CT em mm) e do comprimento *standard* (CS em mm), da largura máxima (L em mm) e da altura máxima (A em mm) e do peso total (PT, em g) dos animais testados. Também foram retiradas as gónadas dos animais, assim como a determinação do seu peso (PG, em g) e observação macroscópica das mesmas e, determinou-se o peso eviscerado (PE, em g) dos ruivacos testados. No final deste procedimento e, tal como no sub-capítulo 2.2.2., foram extraídas de cada indivíduo entre 10 a 15 escamas da zona acima da barbatana peitoral dos peixes.

Após a conclusão dos testes de natação, os dados recolhidos foram organizados de igual modo que os dados referentes ao sub-capítulo 2.2.2., ou seja, a cada indivíduo foi atribuído um código individual identificativo (ID), com as respetivas medições e cálculos, referentes às velocidades críticas de natação, absoluta e relativa e, índice gonadossomático.

Primeiramente, os resultados obtidos foram testados, relativamente à sua homogeneidade e normalidade, a fim verificar a possibilidade de aplicar posteriormente testes estatísticos paramétricos; caso estes pressupostos não se verificasse, foram utilizadas análises estatísticas não-paramétricas.

Seguidamente, os dados obtidos foram sujeitos a análises de covariância (ANCOVA), utilizadas para comparar as médias das velocidades críticas de natação, nas suas componentes absolutas e relativas, tendo em conta três fatores categóricos (ÉPOCA; SEXO; IDADE) e uma covariável (CT, comprimento total). Desta forma, é possível verificar se existe algum efeito significativo na capacidade natatória da espécie-alvo relacionado com os fatores categóricos em estudo e se estes efeitos estão, de certa forma, relacionados com a covariável considerada. Todas as análises estatísticas foram realizadas com recurso ao programa StatSoft STATISTICA.

2.3.3. Análise comportamental

Nesta componente do estudo, para além da capacidade natatória dos peixes, estimada através da determinação da velocidade crítica de natação, pretendeu-se igualmente caracterizar o grau de motivação que os peixes testados apresentavam para nadar, ou seja, se os peixes estavam mais ou menos motivados para se movimentarem contra a corrente. Com este fim, durante o teste de velocidade crítica fez-se uma avaliação individual do comportamento exibido. Os peixes testados foram observados pelo mesmo operador durante todo o período de duração do teste e respetiva aclimação e, consoante o seu comportamento, e o sucesso do teste realizado, foram distribuídos por quatro categorias de motivação (Tabela 4).

Tabela 4: Descrição das quatro categorias de motivação, onde foram incluídos os peixes testados, após a observação dos seus comportamentos individuais, durante os testes U_{crit}

→ Categoria 1: Indivíduos que mostraram dificuldades de movimentação desde o início e não conseguiram iniciar o teste de U_{crit} após o período de aclimação.
→ Categoria 2: Indivíduos que iniciaram o teste U_{crit} , mas que não o completaram, atingindo a exaustão logo durante o primeiro incremento de velocidade.
→ Categoria 3: Indivíduos que mostraram dificuldades durante o período de aclimação e o início do teste, mas que posteriormente recuperaram e completaram-no com sucesso.
→ Categoria 4: Indivíduos que completaram o teste U_{crit} sem qualquer dificuldade antes da exaustão.

A *posteriori*, submeteram-se os dados observados ao teste exato de independência de Fisher, de modo a averiguar se o comportamento ou motivação dos peixes apresentava algum tipo de dependência relativamente à estação do ano.

Posteriormente, realizou-se uma análise para cada par, entre os diferentes níveis de fator (i.e. ÉPOCA: primavera vs verão; primavera vs outono; primavera vs inverno; verão vs outono; verão vs inverno; inverno vs outono). De seguida, recorreu-se ao método de correção de Bonferroni (Ranstam, 2016). Este teste é um método utilizado para efetuar comparações múltiplas e é utilizado para ter em conta e controlar o aumento da probabilidade global do Erro do Tipo I, através da diminuição do intervalo de confiança global. Neste caso em concreto com 6 pares de comparações, o valor de P deve ser menor que $\frac{0,05}{6}$ para ser significativa, ao nível de $P < 0,05$. Este teste permite verificar entre que épocas houve diferenças significativas, ao nível do comportamento dos animais.

3. Resultados

3.1. Variabilidade Espacial da Capacidade Natatória e Ecomorfologia de *Achondrostoma oligolepis*

3.1.1. Velocidade crítica de natação

No total, foram testados 122 animais: 27 provenientes do rio Arunca, 32 do rio Dão, 30 do rio Mondego (de salientar que, no total da amostra neste rio, apenas se coletou uma fêmea, sendo os restantes 29 indivíduos do sexo masculino) e 33 do rio Alva. De entre os indivíduos testados, 59,25% (n= 16) oriundos do rio Arunca completaram com sucesso o teste de velocidade crítica de natação; 53,13% do rio Dão (n= 17) completaram com sucesso o teste; do rio Mondego, obteve-se uma taxa de 53,53% de sucesso (n= 16); e, por fim, dos indivíduos capturados no rio Alva, 54,55% (n= 18) completaram com sucesso o teste de velocidade crítica de natação. Na tabela 5 encontram-se descritos os valores mínimos, máximos e médios (incluindo o respetivo desvio padrão) para cada uma das populações testadas, não só a nível da velocidade crítica de natação (i.e., valores absolutos, m/s, e relativos, CT/s) mas também referentes ao respetivo comprimento total e índice gonadossomático.

Tabela 5: Estatística descritiva das variáveis registadas nos indivíduos referentes às quatro subpopulações da bacia hidrográfica do Mondego testadas: comprimento total (CT), índice gonadossomático (GSI) e velocidade crítica de natação ($U_{crit/abs}$ expressa em m/s; $U_{crit/rel}$ expressa em CT/s)

		Média	Desv. Padrão	Máximo	Mínimo
Rio Arunca n = 27	CT (cm)	9,61	1,62	12,70	7,50
	GSI	6,70	8,14	31,17	1,97
	$U_{crit/abs}$ (m/s)	0,31	0,08	0,43	0,22
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	3,42	1,21	5,33	1,78
Rio Dão n = 32	CT (cm)	9,08	1,10	10,50	7,90
	GSI	14,86	8,99	27,78	2,69
	$U_{crit/abs}$ (m/s)	0,27	0,06	0,37	0,19
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	3,01	0,76	4,05	1,81
Rio Mondego n = 30	CT (cm)	8,72	0,59	9,90	7,70
	GSI	3,48	1,71	6,84	1,28
	$U_{crit/abs}$ (m/s)	0,25	0,13	0,48	0,15
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	2,82	1,28	5,36	1,84
Rio Alva n = 33	CT (cm)	9,10	0,53	10,00	8,40
	GSI	8,62	6,75	21,80	1,22
	$U_{crit/abs}$ (m/s)	0,26	0,12	0,46	0,16
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	2,84	1,34	5,31	1,75

O *box-plot* da figura 16 mostra a gama de comprimentos totais observada nos indivíduos em estudo, de cada população. A maior amplitude de comprimentos pertence à população oriunda do rio Arunca e a menor, ao rio Mondego. Em relação

aos sexos, os valores de comprimento total superiores estão, geralmente, associados aos indivíduos do sexo feminino. Em termos de análises estatísticas deste parâmetro, aplicou-se o teste não-paramétrico de *Kruskal-Wallis*, para os dois sexos em conjunto, cujo resultado não revelou a existência de diferenças significativas ($X^2= 5,15$; $df= 3$; $P > 0,05$) em termos de comprimento total, entre as quatro populações estudadas. Estes resultados mostram que, ao ser estatisticamente semelhante entre as quatro populações testadas, este parâmetro provavelmente não vai ter influência direta nas comparações inter-populacionais em termo de velocidades críticas de natação e, posteriormente, em termos morfológicos.

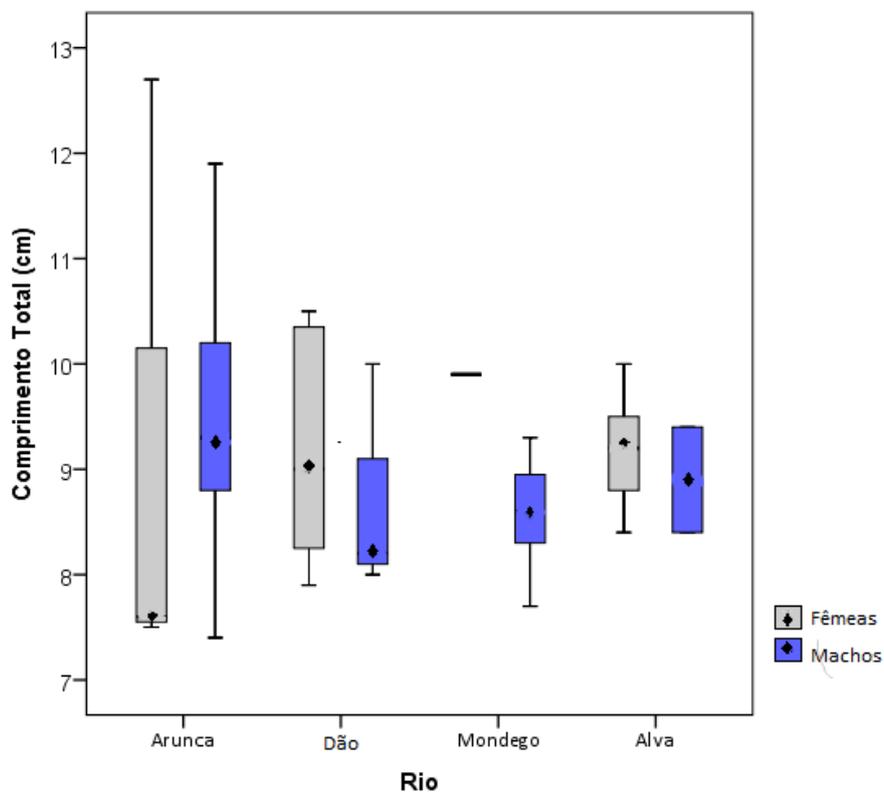


Figura 16: Box-plots representativos das distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; T - valores máximos e mínimos) relativas aos comprimentos totais (cm) dos animais testados, oriundos de cada sub-bacia em estudo.

Relativamente às distribuições dos valores do índice gonadossomático (Figura 17), verifica-se uma grande distinção entre os indivíduos machos e fêmeas. Os machos apresentaram, como normalmente, e sobretudo durante a época de reprodução (i.e. período em que decorreu esta primeira parte do estudo), valores mais baixos que as fêmeas. Entre as quatro populações, e para cada sexo em separado, não foram registadas diferenças significativas em termos de índice gonadossomático (*Kruskal-Wallis*; Fêmeas: $X^2= 7,62$; $df= 3$; $P > 0,05$; Machos: $X^2= 3,28$; $df= 3$; $P > 0,05$). Assim sendo, estes resultados evidenciam que as quatro populações se encontravam aproximadamente na mesma fase do seu ciclo reprodutor e, desta forma, indica a

inexistência de influência direta do nível de desenvolvimento das gónadas nas velocidades críticas de natação obtidas para as quatro populações.

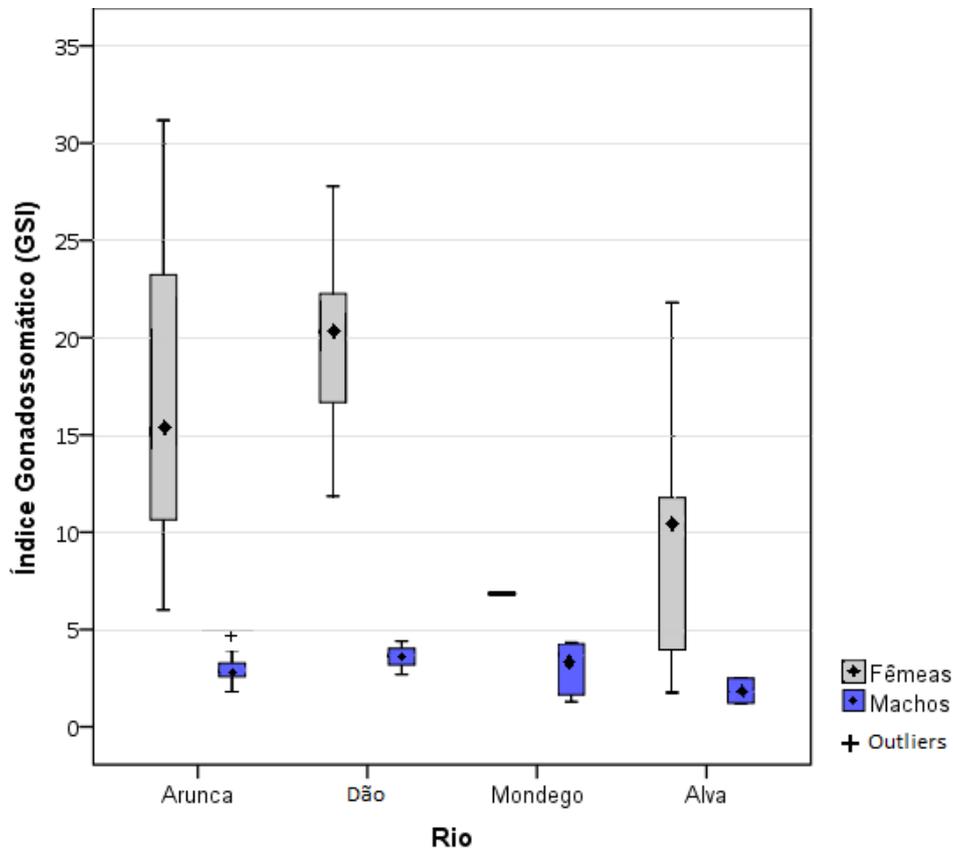


Figura 17: *Box-plot* com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; ┆ - valores máximos e mínimos) dos valores de índice gonadosomático obtidos dos animais testados, oriundos de cada sub-bacia em estudo.

Foi aplicado um teste de *Kruskal-Wallis* para comparar a variação de $U_{crit/abs}$ entre as quatro populações, sendo que não se verificou a existência de diferenças significativas ($\chi^2 = 3,59$; $df = 3$; $P > 0,05$). No entanto, os ruivacos da população do Arunca parecem apresentar uma média superior de $U_{crit/abs}$, relativamente às restantes: $0,31 \pm 0,08$ m/s (Tabela 1), embora este resultado não tenha tido confirmação estatística, possivelmente devido à elevada variabilidade intra-populacional registada.

As caixas de bigodes, representativas das distribuições das velocidades críticas de natação dos ruivacos, mostram, logo à partida, a existência de uma grande amplitude de variação das velocidades dentro de cada uma das quatro subpopulações estudadas, sendo que as mais amplas correspondem às populações dos rios Mondego e Alva. De salientar que foram também indivíduos destas duas últimas populações que registaram valores de velocidade crítica de natação individuais mais elevados (Tabela 1; Figura 18).

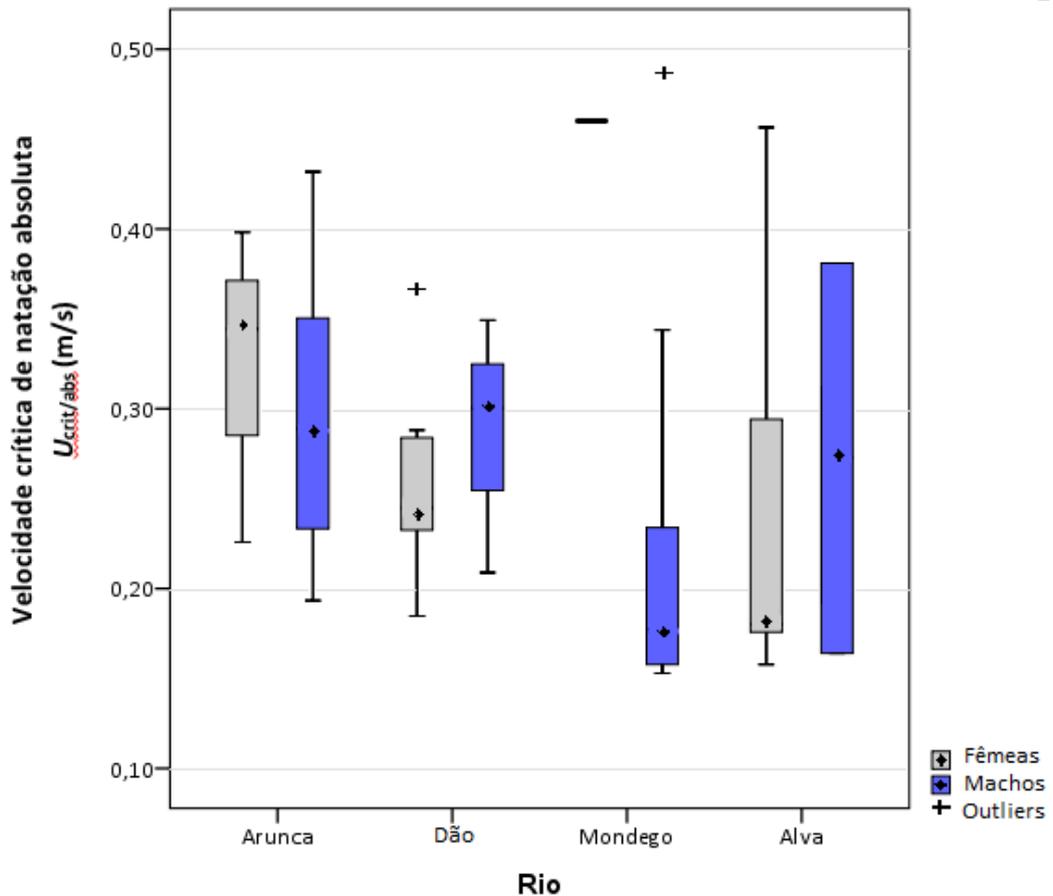


Figura 18: *Box-Plots* com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; I - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação absolutas ($U_{crit/abs}$; m/s) para as quatro sub-populações em estudo.

Por fim, foi aplicado novamente um teste não-paramétrico de *Kruskal-Wallis*, a fim de comparar as velocidades críticas de natação relativas ($U_{crit/rel}$) entre as quatro subpopulações. Os resultados deste teste confirmam os resultados obtidos anteriormente para a componente absoluta desta variável e não revelam a existência de diferenças significativas entre os quatro rios, para a variável testada ($\chi^2 = 3,09$; $df = 3$; $P > 0,05$).

Na Figura 19, é possível observar as distribuições das velocidades críticas de natação relativas que, tal como a distribuição das velocidades críticas absolutas (Figura 18), não apresentam uma distinção muito acentuada entre populações.

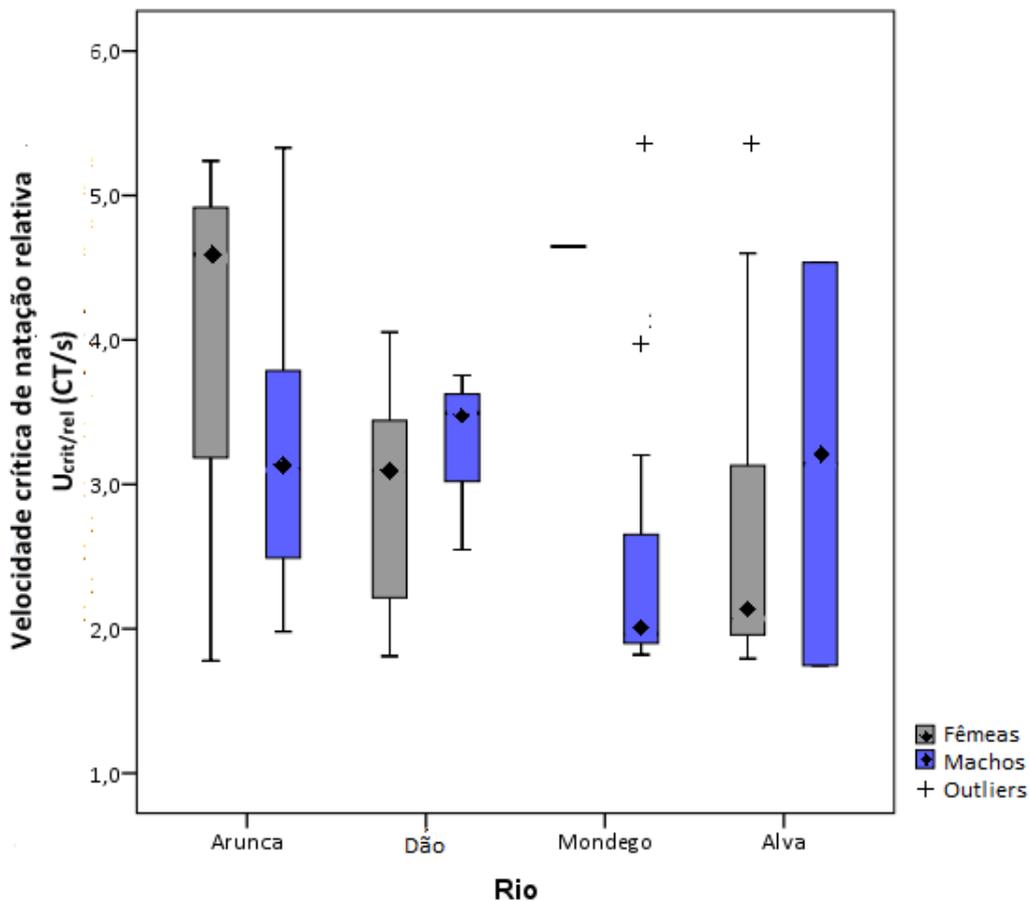


Figura 19: *Box-Plots* com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; † - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação relativas ($U_{crit/rel}$; CT/s) para as quatro sub-populações em estudo.

3.1.2. Análises de ecomorfologia – morfometria geométrica

Para os procedimentos de análise da morfologia dos ruivacos testados, apenas foram considerados os indivíduos que conseguiram completar com sucesso o teste de velocidade crítica de natação e cujo comprimento total fosse superior a 8 cm. No total foram incluídos 67 animais nesta análise, provenientes das quatro subpopulações testadas.

Na Figura 20, é possível observar a ordenação e segregação espaciais das variações morfométricas, em termos de forma de corpo, entre os ruivacos provenientes das quatro subpopulações estudadas, em relação aos dois primeiros eixos de deformação, com base nos respetivos *partial warps*.

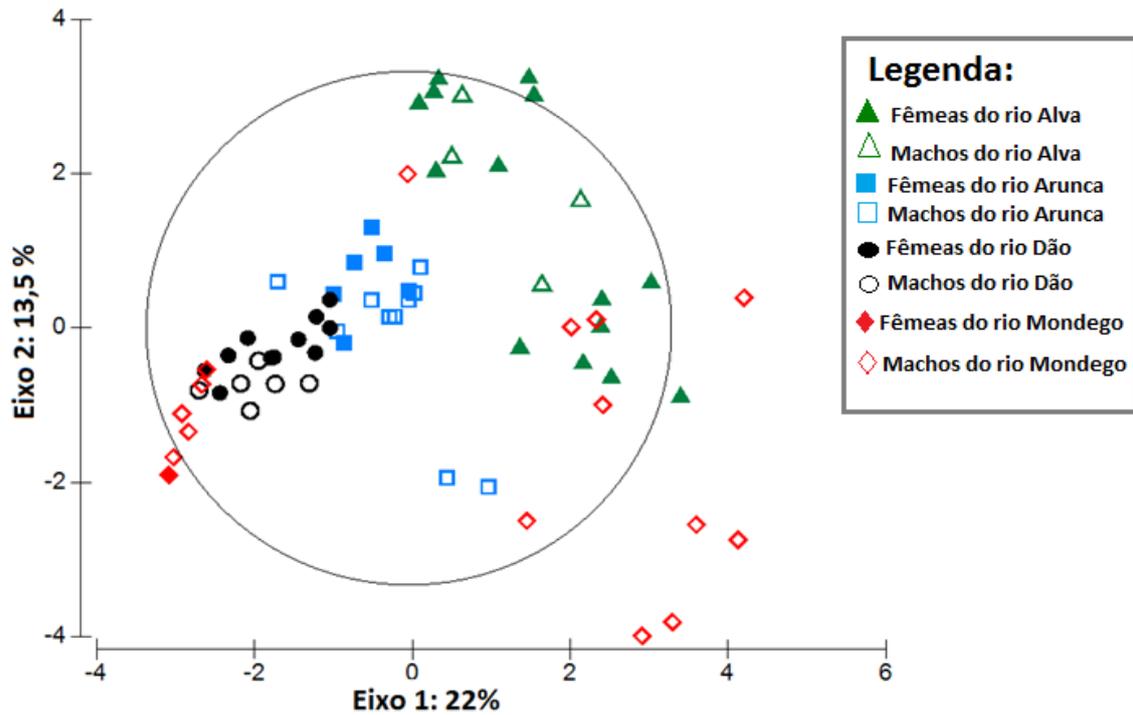


Figura 20: Análise de componentes principais (PCA) alusiva à ordenação espacial, em termos de variabilidade da forma do corpo (*partial warps*) dos 67 indivíduos da espécie de *A. oligolepis* que completaram com sucesso o teste U_{crit} .

Os eixos da PCA representado na Figura 20 explicam, no total, 35,5% da variabilidade da forma do corpo dos indivíduos de ruivaco em estudo (Eixo 1: 22%; Eixo 2: 13,5%). Através da sua análise, é possível fazer uma distinção entre as quatro populações, especialmente entre a população do rio Alva, na zona positiva do eixo 1 e, a população do rio Dão que se localiza maioritariamente nas zonas negativas do eixo 1. Em relação aos restantes rios, verifica-se alguma dispersão de indivíduos; no entanto, os do rio Arunca encontram-se localizados, na sua maioria, na região negativa do eixo 1 e positiva do eixo 2; já os indivíduos do rio Mondego são os que apresentam, à partida, uma maior variabilidade morfológica, pois são os que se encontram mais dispersos espacialmente. Esta dispersão fenotípica dos indivíduos do rio Mondego pode, efectivamente, indiciar as diferentes origens desta subpopulação (i.e. Alva e Dão). Este resultado vem indicar que, efetivamente parecem existir algumas diferenças em termos de forma do corpo entre as populações de ruivacos consideradas. Estas diferenças são sobretudo populacionais e não entre sexos, e verificam-se sobretudo entre as populações dos rios Alva e Dão.

Com base nos valores obtidos para cada indivíduo testado em termos de deformações parciais (*partial warps*), procedeu-se à realização de uma MANCOVA (Tabela 6) que mostrou que não existem efeitos significativos do SEXO dos indivíduos testados na respetiva forma do corpo, corroborando o resultado inferido através da

análise do gráfico da Figura 20. O mesmo se verifica em relação ao tamanho do centróide, variável representativa da dimensão dos ruivacos que não teve influência na variação da forma do corpo entre os animais testados, confirmando a ausência de efeito da dimensão dos animais nas análises morfológicas realizadas. No entanto, verifica-se um efeito significativo do fator RIO, na variação da forma do corpo dos ruivacos testados (*Wilks's* $\lambda = 0,076$; $F_{54;122,98} = 3,127$; $P < 0,05$) (Tabela 6). Complementarmente, o teste *a posteriori* de *Tukey* revelou que as diferenças entre subpopulações são sobretudo refletidas pelos rios Alva e Dão (Tabela 7), corroborando estatisticamente os resultados evidenciados pela metodologia de ordenação espacial descrita anteriormente. Por fim, a interação entre os fatores RIO e SEXO não apresenta um efeito significativo na forma do corpo dos animais (Tabela 6).

Tabela 6: Resumo da MANCOVA que analisa o efeito dos fatores RIO, SEXO e respetiva interação, e da covariável tamanho do centróide (i.e., tamanho do peixe), na variabilidade em termos de forma do corpo dos indivíduos testados. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito

	Wilks's λ	F	Efeito (df)	Erro (df)	Valor de P
Centróide	0,639	1,288	18	41,00	ns
Rio	0,076	3,127	54	122,98	P < 0,05
Sexo	0,746	0,775	18	41,00	ns
Rio x Sexo	0,266	1,275	54	122,98	ns

Ns- não significativo

Tabela 7: Resumo dos testes *a posteriori* de *Tukey*, que permitem identificar quais os grupos que apresentam diferenças significativas em termos de forma do corpo. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito

VS	Alva	Arunca	Dão	Mondego
Alva		ns	P < 0,05	ns
Arunca	ns			ns
Dão	P < 0,05	ns		ns
Mondego	ns	ns	ns	

ns – não significativo

Posteriormente, foi aplicada uma análise discriminante na matriz das deformações parciais. Os resultados desta análise vêm apoiar os resultados anteriormente obtidos na MANCOVA, pois revelam diferenças significativas entre as sub-populações de ruivaco em estudo (*Wilks's* $\lambda = 0,047$; $F_{42,149} = 6,42$; $P < 0,05$). O processo de validação cruzada, associado também à análise discriminante complementar, indicou que 100% (n= 18) dos ruivacos oriundos do rio Alva, 88,24% (n=15) provenientes do rio Dão, 75% dos ruivacos procedentes do rio Mondego (n= 12) e 87,5% do rio Arunca (n=14) haviam sido classificados corretamente *a priori*.

Com o recurso ao programa *TPS Regr* (Rohlf, 1998), realizou-se um procedimento de regressão linear de modo a relacionar os valores associados às

deformações parciais para cada um dos ruivacos testados com os respectivos *scores* obtidos da primeira raiz canónica da DFA. Esta regressão revelou que seis das dezoito deformações parciais foram significativas, a um nível de 5%. Por outro lado, o teste de Goodall mostra que o modelo não se adequa de forma significativa ($F_{18;1170} = 1,26; P > 0,05$), e explica apenas 2% da variação em termos de forma de corpo entre cada ruivaco testado e a forma consensual. Este resultado reflete-se quando se observam as grelhas de deformação parcial (Figura 21), que representam as alterações da forma do corpo necessárias para deformar a forma de “consenso”, até à forma mediana de cada um dos exemplares capturados em cada rio. As quatro formas obtidas não revelam diferenças muito claras em termos visuais, o que pode ser explicado pelo reduzido ajuste do modelo de regressão estimado. Porém, observando-as pormenorizadamente, a forma mediana do rio Alva aparenta possuir um pedúnculo caudal mais estreito, assim como o focinho, que é ligeiramente mais pontiagudo que as restantes grelhas. Em oposição, a forma mediana relativa à população do rio Mondego, parece exibir um pedúnculo caudal mais largo e menos longo.

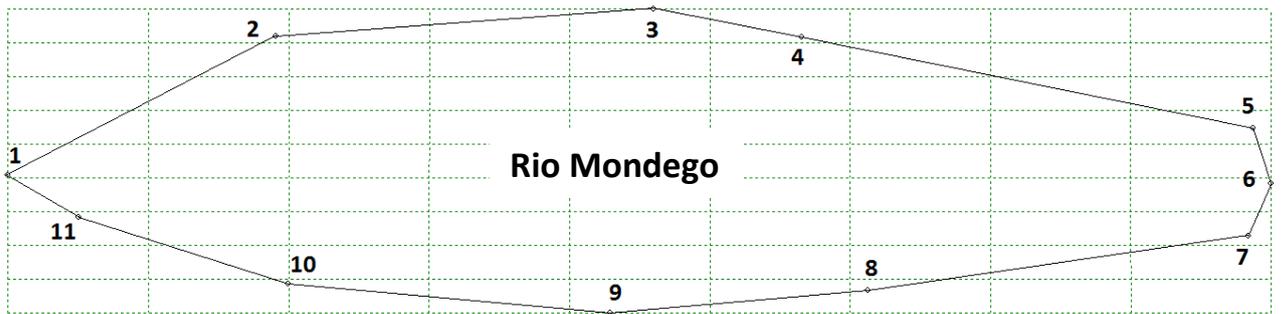
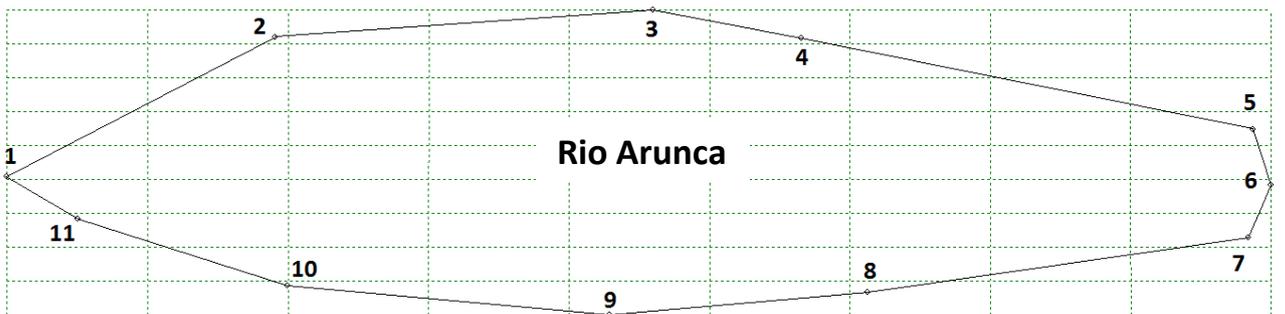
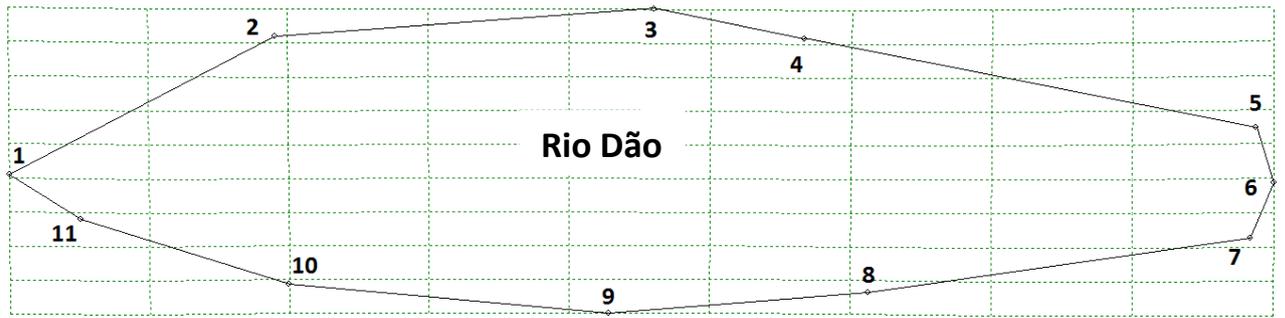
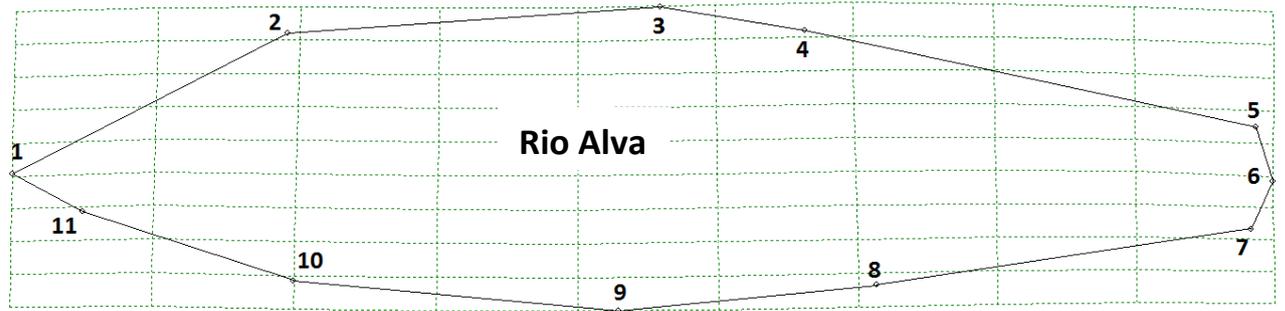


Figura 21: Grelhas de deformação que representam as diferenças da forma do corpo das populações de *Achondrostoma oligolepis* estudadas, com ampliação de 10x.

3.1.3. Análises de ecomorfologia – Variáveis suplementares

Na tabela 8 apresenta o resumo da estatística descritiva associada às variáveis morfológicas suplementares testadas neste trabalho.

Tabela 8: Estatística descritiva das variáveis morfológicas suplementares dos ruivacos testados, respeitantes às quatro subpopulações em estudo: Índice de Achatamento; Altura relativa; Comprimento relativo do pedúnculo caudal; Altura relativa da barbatana caudal; Comprimento relativo da barbatana peitoral; Área da barbatana caudal (cm²); Altura relativa barbatana dorsal; Comprimento relativo barbatana dorsal; Índice de condição Corporal (K')

		Média	D. P.	Máx.	Mín.
Rio Alva	Índ. Achatamento	1,71	0,078	1,83	1,55
	Alt. Relativa	0,24	0,016	0,27	0,21
	Comp. Rel. Ped. Caudal	0,21	0,015	0,23	0,17
	Alt. Rel. Barb. Caudal	1,64	0,147	1,89	1,37
	Comp. Rel. Barb. Peitoral	0,19	0,015	0,20	0,15
	Área Barb. Caudal	2,00	0,383	2,73	1,27
	Alt. Rel. Barb. Dorsal	0,72	0,095	0,86	0,50
	Comp. Rel. Barb. Dorsal	0,12	0,014	0,17	0,11
	K'	0,77	0,087	0,92	0,57

		Média	D. P.	Máx.	Mín.
Rio Arunca	Índ. Achatamento	1,71	0,10	1,88	1,55
	Alt. Relativa	0,25	0,02	0,25	0,21
	Comp. Rel. Ped. Caudal	0,20	0,02	0,24	0,19
	Alt. Rel. Barb. Caudal	1,37	0,31	1,80	0,97
	Comp. Rel. Barb. Peitoral	0,17	0,02	0,20	0,14
	Área Barb. Caudal	2,26	0,70	3,40	1,85
	Alt. Rel. Barb. Dorsal	0,55	0,10	0,71	0,50
	Comp. Rel. Barb. Dorsal	0,12	0,01	0,13	0,11
	K'	0,94	0,09	1,073	0,77

Tabela 8 (continuação): Estatística descritiva das variáveis morfológicas suplementares dos ruivacos testados, respeitantes às quatro subpopulações em estudo: Índice de Achatamento; Altura relativa; Comprimento relativo do pedúnculo caudal; Altura relativa da barbatana caudal; Comprimento relativo da barbatana peitoral; Área da barbatana caudal (cm²); Altura relativa barbatana dorsal; Comprimento relativo barbatana dorsal; Índice de condição Corporal (K')

		Média	D. P.	Máx.	Mín.
Rio Dão	Índ. Achatamento	1,72	0,11	1,89	1,52
	Alt. Relativa	0,26	0,02	0,29	0,23
	Comp. Rel. Ped. Caudal	0,21	0,02	0,23	0,18
	Alt. Rel. Barb. Caudal	1,48	0,20	1,85	1,19
	Comp. Rel. Barb. Peitoral	0,19	0,02	0,23	0,15
	Área Barb. Caudal	1,99	0,51	2,93	1,06
	Alt. Rel. Barb. Dorsal	0,59	0,10	0,74	0,36
	Comp. Rel. Barb. Dorsal	0,12	0,02	0,19	0,10
	K'	0,89	0,10	1,16	0,77

		Média	D. P.	Máx.	Mín.
Rio Mondego	Índ. Achatamento	1,69	0,07	1,83	1,54
	Alt. Relativa	0,24	0,02	0,29	0,22
	Comp. Rel. Ped. Caudal	0,22	0,02	0,25	0,17
	Alt. Rel. Barb. Caudal	1,62	0,16	1,89	1,30
	Comp. Rel. Barb. Peitoral	0,20	0,02	0,23	0,17
	Área Barb. Caudal	1,90	0,28	2,68	1,58
	Alt. Rel. Barb. Dorsal	0,75	0,07	0,85	0,66
	Comp. Rel. Barb. Dorsal	0,14	0,01	0,17	0,12
	K'	0,91	0,22	1,61	0,58

A análise discriminante baseada nas medições das variáveis morfológicas suplementares mostrou diferenças significativas entre as quatro populações (*Wilks's* λ : 0,324; $F_{15,163} = 5,493$; $P < 0,05$). Estas diferenças assentavam essencialmente em duas variáveis suplementares: a altura relativa da barbatana dorsal e o índice de condição corporal (Tabela 9).

Tabela 9: Sumário da análise discriminante, baseada nas medições das variáveis suplementares. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito

	<i>Wilks's</i> λ	F	Significância
Índice de Achatamento	0,32	0,40	ns
Altura Relativa do Corpo	0,32	0,42	ns
Comprimento Relativo Pedúnculo Caudal	0,32	0,48	ns
Altura Relativa Barbatana Caudal	0,31	0,82	ns
Comprimento Relativo Barbatana Peitoral	0,36	2,07	ns
Área Barbatana Caudal	0,35	1,68	ns
Altura Relativa Barbatana Dorsal	0,46	7,98	P < 0,05
Comprimento Relativo Barbatana Dorsal	0,37	2,72	ns
K'	0,38	3,30	P < 0,05

Ns – não significativo

Relativamente às classificações atribuídas previamente aos indivíduos testados, o processo de validação cruzada associado à análise DFA, mostrou que, em termos de variáveis morfológicas suplementares, a população do rio Alva obteve uma percentagem de 72,22% (n= 13) de classificações corretas; o rio Arunca obteve uma percentagem de 50% (n= 8); já o rio Dão obteve uma percentagem de 58,82% (n= 10) e, por fim, o rio Mondego tem uma percentagem de 68,75% (n= 11).

Pela análise da PCA representada na Figura 22, os primeiros dois eixos explicam 48,1% da variabilidade morfológica (eixo 1= 31%; eixo 2= 17,1%), relacionada com as variáveis suplementares, entre as quatro subpopulações. Neste gráfico, apenas estão representadas as variáveis cuja correlação com os eixos (*Spearman*, ρ) é superior a 0,5. Assim sendo, as variáveis suplementares incluídas são: as alturas relativas das barbatanas caudal e dorsal, os comprimentos relativos das barbatanas dorsal e peitoral, o índice de achatamento, a altura relativa do corpo e o índice de condição corporal.

As subpopulações dos quatro rios encontram-se bastante dispersas, especialmente (Figura 22), o que torna pouco evidente a associação de uma determinada variável, ou conjunto de variáveis morfológicas, a uma população

específica da espécie-alvo. No entanto, o PCA mostra que a altura relativa da barbatana dorsal parece gerar uma segregação espacial dos indivíduos do rio Arunca e das fêmeas do rio Dão (Eixo 1 positivo), confirmando o resultado obtido pela respectiva análise discriminante, estando estes dois grupos de indivíduos associados a alturas relativas da barbatana dorsal mais baixas, em relação aos restantes indivíduos (Figura 22; tabela 8). Por outro lado, o índice de condição corporal parece agregar a população do rio Alva, no eixo 1 negativo, correspondendo assim aos animais com valores de condição corporal inferiores (Figura 22; Tabela 8).

Também é possível admitir, pela observação da PCA, que os machos do rio Dão e os indivíduos do rio Alva (eixo 1 negativo) encontram-se associados a comprimentos relativos das barbatanas peitorais e do pedúnculo caudal superiores, assim como também a alturas relativas das barbatanas caudal e dorsais superiores (Figura 22; Tabela 8).

As populações dos rios Mondego e Arunca são as populações que apresentam um maior número de indivíduos dispersos e, por isso, caracterizam-se por serem as populações com maior variabilidade morfológica intra-populacional (Figura 22).

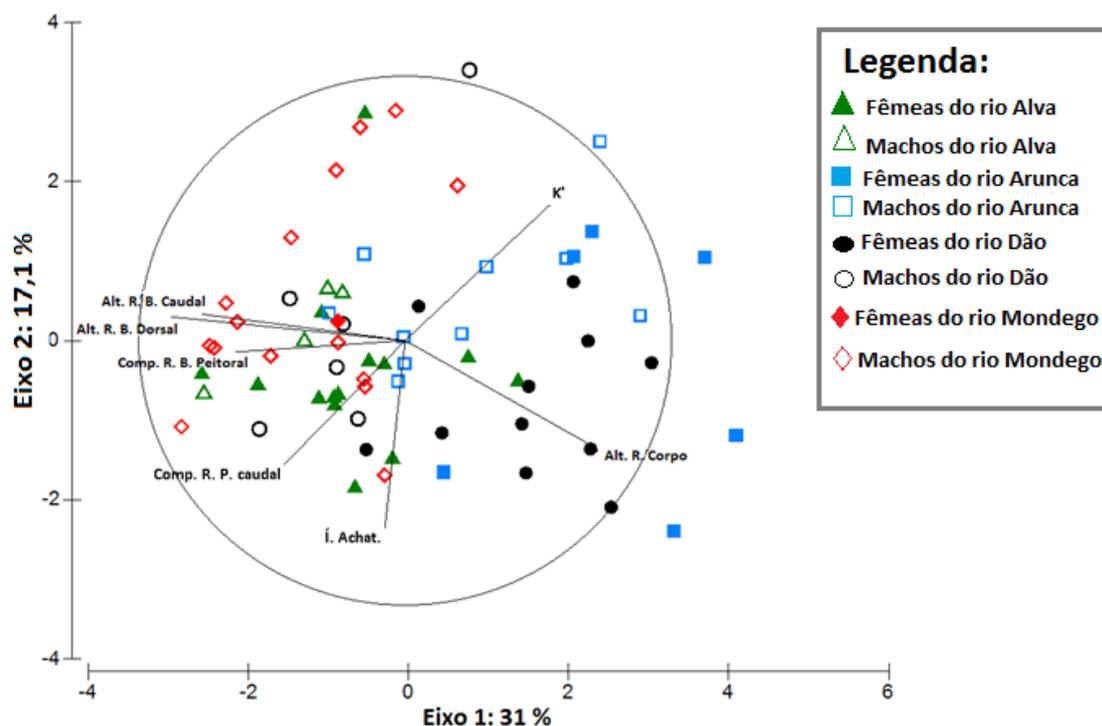


Figura 22: Análise de componentes principais (PCA) da ordenação espacial dos vários indivíduos considerados nesta análise, pertencentes às quatro subpopulações amostradas, em termos das variáveis suplementares analisadas. Na figura apenas se apresentam as variáveis morfológicas suplementares com uma correlação com os eixos superior a 0,5.

Tabela 10: Scores obtidos para as variáveis morfológicas suplementares (correlação de Spearman superior a 0,50) relativamente aos eixos 1 e 2 do PCA, baseada na análise das variáveis morfológicas suplementares

Variável	Scores PC1	Scores PC2
Índice Achatamento	-0,067	-0,550
Altura Rel. Corpo	0,416	-0,329
Comp. R. Ped. Caudal	-0,273	-0,420
Alt. Rel. Barb. Caudal	-0,468	0,065
Comp. Rel. Barb. Peitoral	-0,398	-0,037
Alt. Rel. Barb. Dorsal	-0,529	0,046
K'	0,251	0,356

Para finalizar as análises das variáveis morfológicas suplementares, foi feita uma análise de correlação entre os *scores* individuais dos dois primeiros eixos da PCA e as velocidades críticas de natação dos indivíduos testados, de forma a averiguar a existência de uma relação entre a morfologia dos indivíduos e a sua velocidade crítica de natação (Tabela 10). Assim sendo, para o eixo 1, não se verificou a existência de uma correlação significativa, em termos estatísticos; porém, para o eixo 2, os resultados revelam que existe uma correlação positiva ($r = 0,283$) que é estatisticamente significativa ($P < 0,05$).

Este resultado indica que velocidades críticas de natação superiores estão, maioritariamente, associadas a indivíduos que possuem valores mais baixos de índice de achatamento, comprimentos relativos do pedúnculo caudal mais reduzidos e valores mais elevados de condição corporal (Figura 22; Tabela 8). Ainda assim, estes resultados não parecem estar associados a diferenças significativas em termos de velocidade crítica e morfologia entre as populações estudadas, mas assim a variações intra-populacionais destes parâmetros.

3.2. Variabilidade Sazonal da Capacidade Natatória de *Achondrostoma oligolepis*

3.2.1. Variação da velocidade crítica de natação

Para a realização deste objetivo, foram testados, no total, 155 ruivacos, divididos entre as quatro estações do ano: dos 42 indivíduos capturados na primavera, completaram o teste com sucesso 66,67% (n=28) dos animais; dos 30 ruivacos capturados durante a época do verão, 83,33% (n= 25) completaram com sucesso o teste U_{crit} ; relativamente à estação do outono, 87,23% (n= 41) dos 47 indivíduos concluíram o teste, enquanto que 83,33% (n= 30) dos 36 animais capturados no inverno, concluíram com sucesso o teste de velocidade crítica de natação.

Na tabela 11 encontram-se descritos os valores mínimos, máximos e médios (incluindo o respetivo desvio padrão) para cada uma das quatro épocas do ano, não só a nível da velocidade crítica de natação (i.e., valores absolutos, m/s, e relativos, CT/s) mas também referentes ao respetivo comprimento total e índice gonadossomático.

Tabela 11: Estatística descritiva de variáveis registadas dos indivíduos capturados nas quatro épocas do ano: comprimento total (CT), índice gonadossomático (GSI) e velocidade crítica de natação ($U_{crit/abs}$ expressa em m/s; $U_{crit/rel}$ expressa em CT/s)

		Média	Desv. Padrão	Máx.	Mín.
Primavera n = 42	CT (cm)	9,11	1,87	12,70	6,20
	GSI	7,17	7,19	31,17	1,97
	$U_{crit/abs}$ (m/s)	0,27	0,12	0,61	0,11
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	3,05	1,55	8,12	1,67
Verão n = 30	CT (cm)	7,86	1,80	11,70	5,10
	GSI	1,46	0,81	3,16	0,34
	$U_{crit/abs}$ (m/s)	0,29	0,07	0,48	0,19
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	3,83	0,99	6,19	2,27
Outono n = 47	CT (cm)	8,76	1,29	12,00	6,20
	GSI	2,50	2,14	7,63	0,26
	$U_{crit/abs}$ (m/s)	0,43	0,17	0,70	0,14
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	4,86	1,74	7,96	1,77
Inverno n = 36	CT (cm)	9,26	1,40	12,20	7,10
	GSI	5,73	4,24	16,80	0,94
	$U_{crit/abs}$ (m/s)	0,56	0,24	1,06	0,16
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	6,16	2,84	12,57	1,73

Relativamente aos *box-plots* com as distribuições dos valores de GSI exibidos pelos ruivacos testados ao longo das quatro épocas, verifica-se uma clara diferença entre os dois sexos, fruto da maior diferenciação e desenvolvimento das gónadas femininas observadas ao longo do ano (Figura 24). Na primavera, época coincidente com a época reprodutiva descrita para a espécie em estudo, registaram-se os valores mais elevados de índice gonadossomático, em ambos os sexos. A época do verão foi a época onde os valores de GSI foram mais baixos, tanto para os machos como para as fêmeas. De salientar ainda os valores obtidos na época do inverno, onde se observou um índice relativamente alto, especialmente para os indivíduos do sexo feminino, em que o respetivo valor mediano obtido é próximo do valor mediano calculado para a primavera.

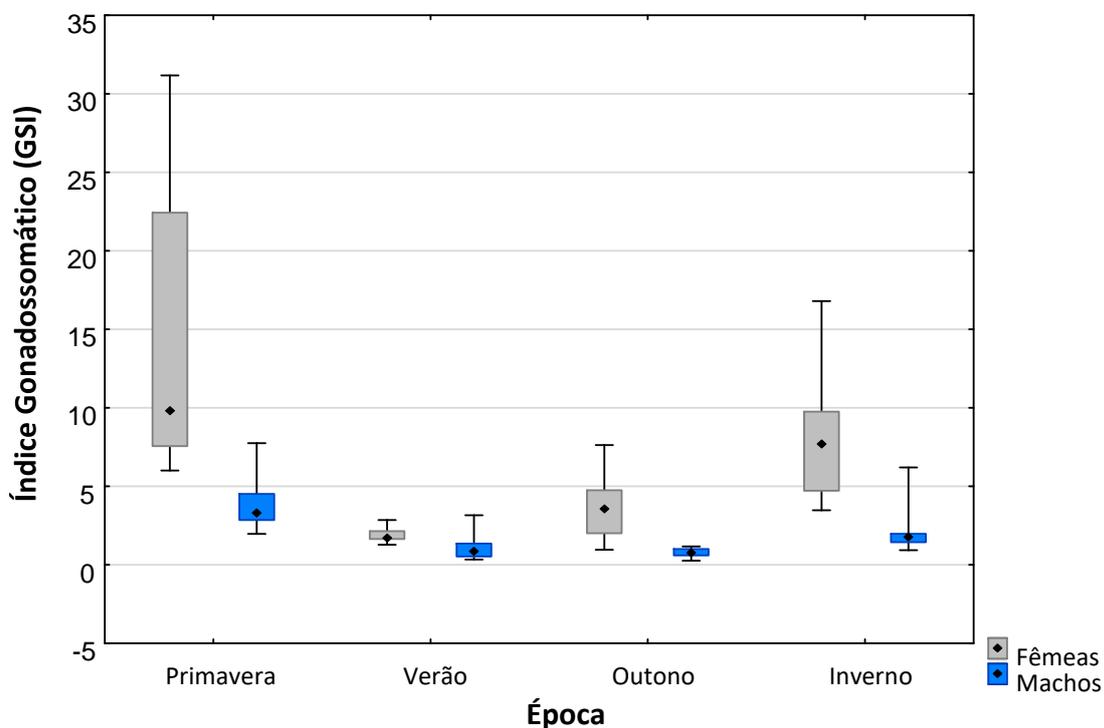


Figura 23: *Box-plots* referentes às distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; + - valores máximos e mínimos) dos valores de índice gonadossomático obtidos para os machos e fêmeas de *A. oligolepis*, capturados nas quatro épocas do ano.

No gráfico referente à distribuição das $U_{crit/abs}$ (Figura 24), pode-se observar uma clara distinção dos valores de velocidades críticas de natação absolutas entre as épocas do ano mais quentes (primavera e verão), onde a variável em estudo registou valores mais baixos e, as épocas do ano mais frias (outono e inverno), onde se registou valores de $U_{crit/abs}$ superiores.

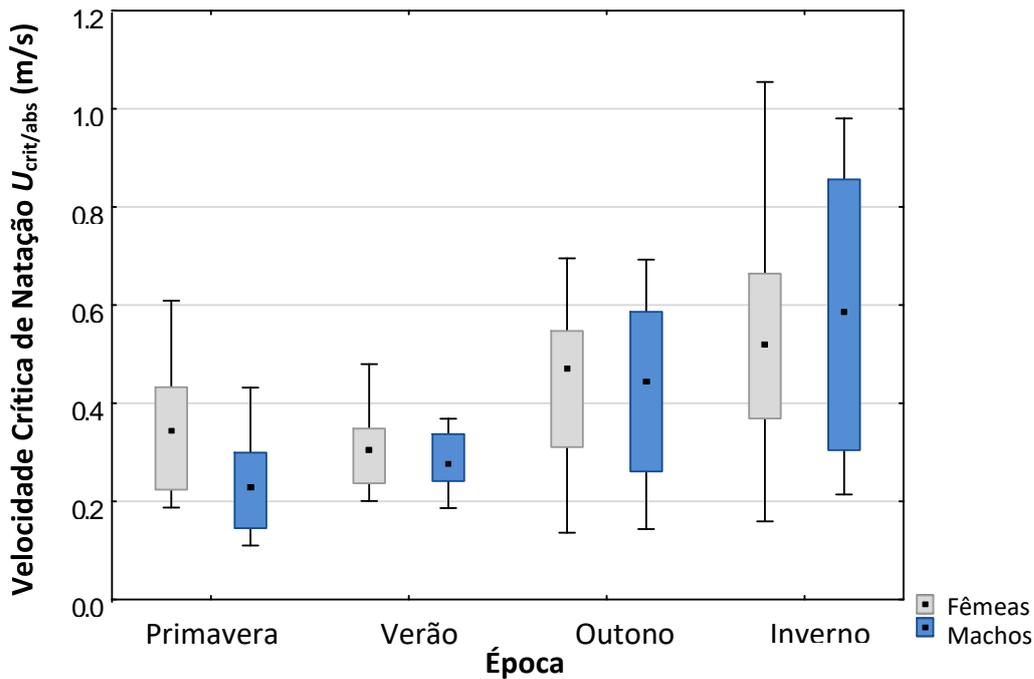


Figura 24: Box-plot com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; ┆ - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação para os indivíduos de *A. oligolepis*, capturados nas quatro épocas do ano, com diferenciação entre sexos.

Relativamente às distribuições da $U_{crit/rel}$ (Figura 25), estas estão organizadas de forma muito semelhante às distribuições de $U_{crit/abs}$ e corroboram entre si, mostrando que nas épocas outono/inverno registaram-se os valores mais elevados de $U_{crit/rel}$.

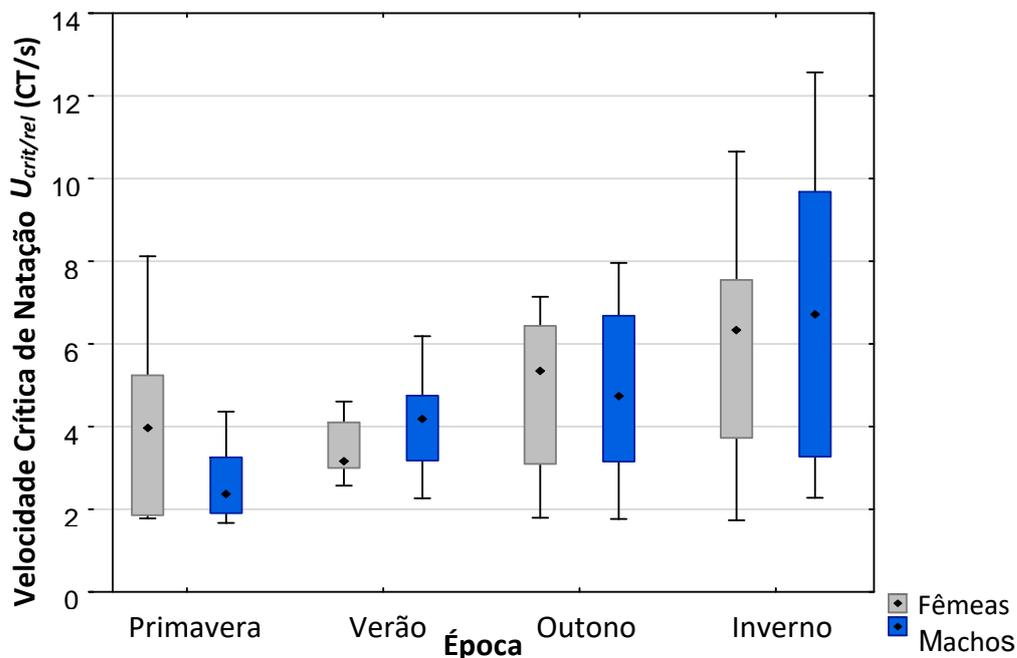


Figura 25: Box-plots com as distribuições (♦ - medianas; ■ – percentis de 25 a 75%; ┆ - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação para os indivíduos de *A. oligolepis*, capturados nas quatro épocas do ano, com diferenciação entre sexos.

A ANCOVA aplicada para testar os efeitos de um conjunto de fatores na velocidade crítica absoluta dos indivíduos testados não revelou diferenças significativas de capacidade natatória, tendo em conta os fatores sexo, idade e comprimento total, bem como a sua interação (Tabela 12). No entanto, a ANCOVA indica a existência de um efeito significativo da época do ano na velocidade crítica de natação absoluta ($U_{crit/abs}$) dos ruivacos ($F_{3,75} = 6,297$; $P < 0,05$). (Tabela 12). As diferenças entre épocas coincidem, precisamente, entre as estações da primavera/verão com as épocas do outono/inverno (Tabela 13).

Tabela 12: Resumo da ANCOVA que analisa o efeito dos fatores sexo, época, idade, comprimento total (CT) e da sua interação nos valores de velocidade crítica relativa ($U_{crit/abs}$) dos ruivacos testados. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito

	SS	Graus de Liberdade	MS	Valor de F	Significância
Sexo	0,0034	1	0,003	0,118	ns
Época	0,534	3	0,178	6,297	P < 0,05
Idade	0,201	4	0,050	1,780	ns
CT (m)	0,085	1	0,085	3,004	ns
Sexo x Época	0,058	3	0,019	0,682	ns
Época x Idade	0,139	9	0,016	0,547	ns
Sexo x Época x Idade	0,178	9	0,020	0,699	ns

Ns- não significativo

Tabela 13: Resumo dos resultados obtidos com os testes *a posteriori* de Tukey, que pretendem avaliar entre que épocas do ano se verificaram as diferenças significativas identificadas pelo teste geral. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito

VS	Primavera	Verão	Outono	Inverno
Primavera		ns	P < 0,05	P < 0,05
Verão	ns		P < 0,05	P < 0,05
Outono	P < 0,05	P < 0,05		P < 0,05
Inverno	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	

Ns- não significativo

Relativamente à velocidade crítica de natação relativa ($U_{crit/rel}$), aplicou-se de novo a ANCOVA que, tal como se verificou com a $U_{crit/abs}$, mostrou a inexistência de efeitos significativos dos fatores sexo, idade e comprimento total, bem como da sua interação, na capacidade natatória dos ruivacos analisados.

Porém, tal como verificado para a velocidade crítica de natação absoluta, a ANCOVA indica a existência de diferenças significativas nas velocidades relativas entre as quatro épocas ($F_{3,75} = 6,115$; $P < 0,05$) (Tabela 14). Através de testes *a posteriori*, verifica-se que as diferenças existentes são entre as épocas primavera/verão e as épocas inverno/outono (Tabela 15).

Tabela 14: Resumo da ANCOVA que analisa o efeito dos fatores sexo, época, idade, comprimento total (CT) e da sua interação nos valores de velocidade crítica relativa ($U_{crit/rel}$) dos ruiwacos testados. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito

	SS	Graus de Liberdade	MS	Valor de F	Valor de P
Sexo	0,554	1	0,554	0,147	ns
Época	68,917	3	22,972	6,115	P < 0,05
Idade	18,498	4	4,624	1,231	ns
CT (m)	0,013	1	0,013	0,003	ns
Sexo x Época	12,194	3	4,065	1,082	ns
Época x Idade	15,490	9	1,721	0,458	ns
Sexo x Época x Idade	28,152	9	3,128	0,833	ns

Ns- não significativo

Tabela 15: Resumo dos resultados obtidos com os testes *a posteriori* de Tukey, que pretendem avaliar entre que épocas do ano se verificaram as diferenças significativas identificadas pelo teste geral. Os resultados estatisticamente significativos são evidenciados a negrito

VS	Primavera	Verão	Outono	Inverno
Primavera		ns	P < 0,05	P < 0,05
Verão	ns			P < 0,05
Outono	P < 0,05	P < 0,05		P < 0,05
Inverno	P < 0,05	P < 0,05	P < 0,05	

Ns- não significativo

3.2.2. Estudo do comportamento dos indivíduos

Durante a realização dos testes de velocidade crítica de natação, pretendeu-se analisar o grau de motivação dos 155 indivíduos testados durante as quatro épocas, para se movimentarem. Nesta análise teve-se em conta o grau de motivação, enquadrado ao longo de quatro classes de comportamento previamente definidas, que cada indivíduo apresentava, ao longo do teste de velocidade crítica de natação.

Do ponto de vista comportamental, os animais testados no outono e no inverno foram os que apresentaram um comportamento de maior resiliência durante o teste de velocidade crítica de natação (Figuras 26 e 27), sendo estes, portanto à partida, e segundo a aproximação que se pretende fazer neste trabalho, os animais mais aptos e motivados a movimentarem-se. Estes animais, durante o decorrer do teste, encontravam-se quase sempre em movimento (salvo as exceções incluídas nas classes 1 e 2), ao contrário do que se verificou no verão. Embora nesta época, apenas uma pequena percentagem dos peixes não completou o teste, estes animais apresentaram uma maior dificuldade para o completar. Por fim, a primavera, coincidente com a período de reprodução da espécie, foi a que apresentou uma maior diversidade de comportamentos, embora a grande maioria tenha completado com sucesso o teste de velocidade crítica de natação, embora demonstrando alguma dificuldade (i. e. maioria dos indivíduos incluídos na classe 3) durante a sua realização (Figuras 27 e 28).

No gráfico da Figura 26 é possível observar as frequências absolutas dos indivíduos avaliados, para cada uma das quatro classes pré-estabelecidas enquanto que, no gráfico da Figura 27 estão representadas as respetivas percentagens de indivíduos que se encontram incluídos em cada uma das classes, nas quatro estações do ano.

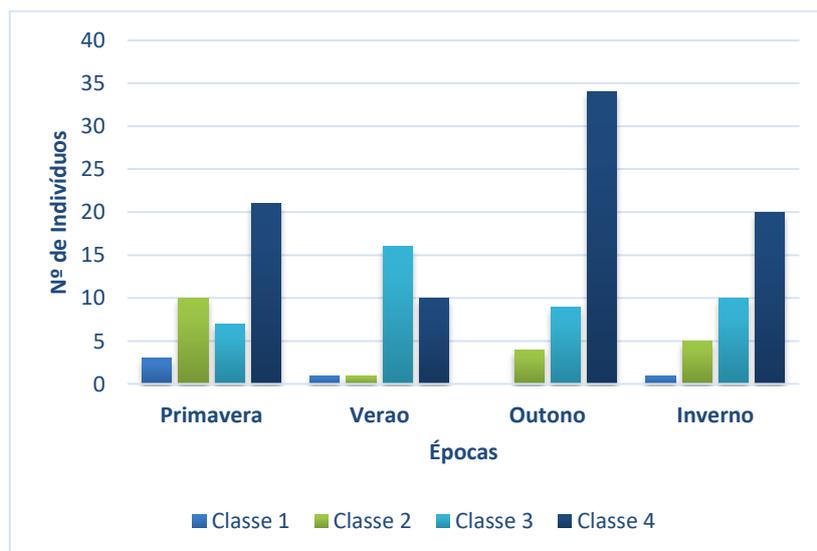


Figura 26: Histograma com o número absoluto de indivíduos incluídos, em cada classe comportamental, para cada estação do ano.

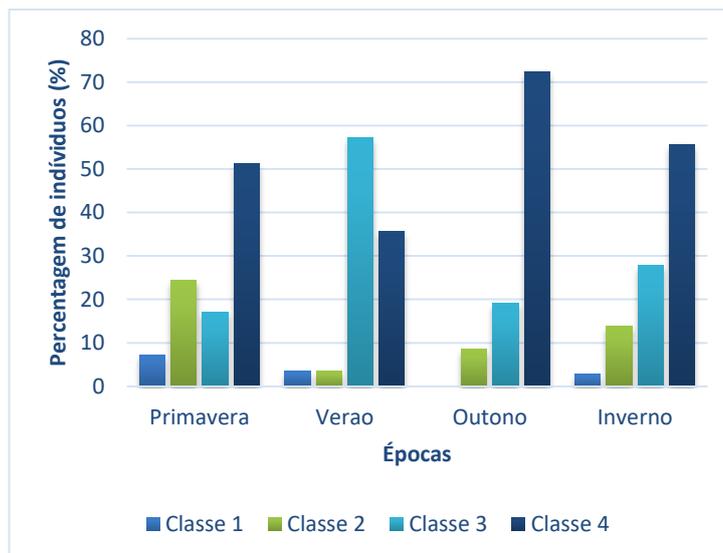


Figura 27: Histograma com a percentagem de indivíduos incluídos em cada classe comportamental, para cada estação do ano.

Os dados observados foram submetidos ao teste exato de independência de Fisher, de modo a averiguar a existência de uma possível dependência ao nível da motivação dos peixes em relação às estações do ano. Este teste indicou que a distribuição dos ruivacos pelas quatro classes de motivação previamente definitivas estava dependente da época do ano em que foram realizados os testes de natação ($P < 0,05$).

Os resultados do teste *a posteriori* baseado numa correção de Bonferroni mostram que as combinações primavera vs verão e verão vs outono são estatisticamente diferentes. Em termos de comportamento/motivação, os ruivacos testados no verão apresentam uma clara diferenciação dos ruivacos testados nas restantes épocas ($P < 0,05$), conforme se observa na tabela 16. Este resultado está de acordo com os histogramas representados nas Figuras 26 e 27, sendo que foi nesta época que os peixes testados mostraram alguma inconstância do seu comportamento durante os testes U_{crit} , tornando assim o verão como a única estação do ano onde se obteve uma maior percentagem de indivíduos que completaram o teste de velocidade crítica com algumas dificuldades e menos motivação (Classe 3).

Tabela 16: Resumo dos testes *a posteriori*, baseados numa análise de independência de Fisher complementada com uma correção de Bonferroni, para averiguar a existência de diferenças comportamentais entre as diferentes épocas do ano

Combinações Testadas	Valores de P	Correção de Bonferroni – Valor de P
Primavera vs Verão	P < 0,05	P < 0,05
Primavera vs Outono	P < 0,05	ns
Primavera vs Inverno	ns	ns
Verão vs Outono	P < 0,05	P < 0,05
Verão vs Inverno	ns	ns
Outono vs Inverno	ns	ns

Ns- não significativo

Em suma, os resultados obtidos da análise comportamental dos ruivacos durante os testes de velocidade crítica de natação vêm complementar os resultados dos cálculos da U_{crit} . Estes dois tipos de análises corroboram-se mutuamente na medida em que, as épocas onde as taxas de sucesso dos testes U_{crit} foram superiores correspondem, naturalmente, às épocas que os animais mostraram mais motivação para se movimentarem, nomeadamente, no outono e no inverno. Consequentemente, também foram nestas épocas que se registou valores de velocidade críticas absolutas e relativas superiores.

4. Discussão

Esta dissertação tinha como objetivo principal o estudo da capacidade natatória do ruivaco a vários níveis, onde se realizou, primeiramente, uma comparação a nível espacial, adicionando a componente ecomorfológica e, numa segunda fase do trabalho, estudou-se a capacidade natatória da mesma em termos de variabilidade temporal/sazonal. Deste modo, foram testadas duas hipóteses: i) a existência de diferenças em termos de capacidade natatória, e respetiva ecomorfologia, entre quatro populações geograficamente próximas entre si, mas oriundas de habitats com características ambientais distintas; e ii) a existência de diferenças de capacidade natatória entre as quatro estações do ano, dentro da mesma população, utilizando este parâmetro como *proxy* à dinâmica de movimentos desta espécie residente, permitindo perceber em que época do ano esta espécie se encontra mais predisposta e motivada para se movimentar.

4.1 Variabilidade Espacial da Capacidade Natatória e Ecomorfologia de *Achondrostoma oligolepis*

A capacidade natatória, e o conhecimento da mesma por parte dos gestores e entidades interessadas na conservação dos agrupamentos ictiofaunísticos, é um fator imprescindível na sobrevivência de qualquer espécie piscícola permitindo inferir sobre a aptidão locomotiva dos animais durante os mais variados episódios do seu ciclo de vida, nomeadamente quando sujeitos a interações predador-presa, na realização da atividade reprodutora e também, dos seus comportamentos migratórios em sistemas considerados menos ou mais intervencionados (Plaut, 2001; Tudorache *et al.*, 2008).

A complexidade estrutural do habitat influencia fortemente interações ecológicas entre espécies e a própria dinâmica das comunidades (Willis *et al.*, 2005). O estudo da ecomorfologia nos peixes apresenta-se como uma ótima ferramenta no estudo da caracterização do habitat e da ecologia dos peixes, sendo possível estabelecer uma associação entre estes dois fatores (Willis *et al.*, 2005). Nas espécies piscícolas, a relação entre o desempenho de natação e a sua morfologia locomotora possui importantes consequências ecológicas e evolutivas. A predação, a fuga dos predadores e a procura de novos locais para habitar são exemplos de comportamentos que exibem durante as suas vidas, cuja eficácia pode estar relacionada com a forma do corpo, bem como com outros atributos ecomorfológicos (Long, 1995). Na prática, isto significa que é possível que indivíduos da mesma espécie possam apresentar variações na forma do corpo, se forem oriundos de locais diferentes e com características de habitat completamente distintas (Arnold, 1983). Se estas variações se vierem a refletir no *fitness* e na aptidão do animal para se movimentar, torna-se, portanto plausível fazer uma comparação, em termos de capacidade natatória, entre peixes adaptados a diferentes tipos de habitats (Tudorache *et al.*, 2008).

Tendo por base os pressupostos e hipóteses descritas anteriormente, neste estudo, foi feita uma comparação da capacidade natatória e respetiva ecomorfologia de quatro sub-populações de *A. oligolepis*, oriundas da mesma bacia hidrográfica, mas de locais com características ambientais e regimes hidrológicos distintos. Estas diferenças baseiam-se em termos de gradiente fluvial, e todas as variáveis hidromorfológicas habitualmente associadas, e tipo de regime de caudal, essencialmente (Poff & Allan, 1995). A variabilidade de caudal é um importante fator que mantém a integridade e a biodiversidade dos sistemas ribeirinhos (Poff & Allan, 1995).

Com base nas diferenças ambientais existentes entre as quatro sub-bacias consideradas neste estudo, foi testada a hipótese de que, populações oriundas de habitats com diferentes características possuem capacidades natatórias distintas. Os resultados obtidos refutam a hipótese primeiramente colocada, pois indicam que, em termos de velocidade crítica de natação, não se verificam diferenças significativas entre as quatro populações: a população oriunda do rio Arunca apresentou um valor médio de U_{crit} de 0,31 m/s; a população relativa ao rio Dão registou uma U_{crit} média de 0,27 m/s; os ruivacos testados do rio Mondego registaram uma média de U_{crit} de 0,25 m/s; e, por fim, a população de ruivacos do rio Alva apresentou um valor médio de U_{crit} 0,26 m/s.

Alexandre *et al.* (2014) estudaram e compararam a capacidade natatória de duas populações de *L. bocagei* provenientes de duas bacias hidrográficas com diferentes características de habitats, especialmente no que diz respeito ao regime de caudal. Uma das populações era proveniente de um rio com um regime de caudal permanente, localizado no norte do país, e a outra de um regime de caudal temporário, de um curso de água localizado na zona sul. Os resultados deste estudo mostram que há uma diferença significativa entre estas duas populações em termos de capacidade natatória, onde a população do rio permanente possuía uma velocidade crítica de natação claramente superior ($U_{crit} = 0,75 \pm 0,05$ m/s) à população oriunda de um curso de água temporário ($U_{crit} = 0,59 \pm 0,06$ m/s), não estando, portanto, de acordo com os resultados obtidos nesta dissertação. O facto de não ter sido detetadas diferenças significativas entre as quatro populações de ruivaco estudadas pode ser explicado por se tratarem de quatro populações provenientes de diferentes afluentes da mesma bacia hidrográfica, próximas geograficamente, enquanto o estudo de Alexandre *et al.* (2014) analisou populações muito afastadas em termos geográficos, separadas há milhões de anos e, como tal, com maior probabilidade de apresentarem as diferenças supracitadas.

Até ao momento, a capacidade natatória de *A. oligolepis* e dos seus congéneres ainda não tinha sido estudada, pelo que apenas é possível comparar os resultados deste estudo, em termos dos valores de velocidade crítica de natação obtidos, com os

de outras espécies piscícolas, filogeneticamente mais próximas, como é o caso de algumas espécies de bogas potamódromas ibéricas. Em 2012, Romão *et al.* realizaram um estudo que incidiu na capacidade natatória de dois ciprinídeos potamódromos ibéricos: *Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachner, 1864) e *Squalius carolitertii* (Doadrio, 1988), utilizando o mesmo procedimento que foi utilizado neste trabalho. *P. polylepis* registou um valor médio de U_{crit} de 0,78 m/s, enquanto que *S. carolitertii* obteve um valor médio de 0,54 m/s. Complementarmente, Alexandre *et al.* (2016) estudaram a capacidade natatória de *Pseudochondrostoma willkommii* (Steindachner, 1866), ciprinídeo potamódromo do sul da Europa, registando um valor médio de 0,54 m/s. Em relação aos valores médios obtidos das velocidades críticas de natação dos ruivacos, a U_{crit} destes potamódromos é francamente superior; o que se explica facilmente pelo facto deste grupo de espécies ser caracterizado por realizar grandes dispersões para montante no rio, principalmente durante o período de reprodução, sendo necessário uma boa capacidade natatória (Romão *et al.*, 2012). Contrariamente, no caso dos ruivacos, estes caracterizam-se por serem uma espécie com um comportamento tendencialmente mais residente, onde não lhes são conhecidas grandes dispersões/migrações durante o seu ciclo de vida, ao contrário das espécies consideradas como potamódromas.

Para complementar o estudo da capacidade crítica de natação do ruivaco, realizou-se uma análise ecomorfológica, de forma a tentar detetar diferenças na forma do corpo dos peixes entre as quatro populações e se essas diferenças estão relacionadas com a capacidade natatória e com as sub-bacias hidrográficas de origem.

A performance natatória dos peixes para além de depender do tipo de locomoção da própria espécie, depende também do tamanho de corpo e da forma que apresenta (Chan, 2001). A morfologia dos peixes está fortemente relacionada com o tipo de uso de habitat e recursos alimentares de cada animal, e o seu estudo implica o conhecimento da função dos respetivos caracteres morfológicos (Wood & Bain, 1995). A heterogeneidade de habitat tem uma grande influência na variabilidade fenotípica (Langerhans, 2009) dos indivíduos. Esta variação morfológica vai resultar na existência de diferenças ecológicas e comportamentais entre populações (Motta *et al.*, 1995).

Em termos da forma geral do corpo, não se verificaram diferenças significativas entre as quatro populações. Este resultado pode ser explicado pelo facto das quatro populações serem oriundas da mesma bacia hidrográfica, embora de habitats com características distintas. Tal como Alexandre *et al.* (2014), Branca (2015) também verificou que três espécies ciprinídeas congéneres originárias de três bacias hidrográficas geograficamente distantes, possuem características morfológicas nitidamente distintas entre si. No entanto, ao contrário deste trabalho, estes estudos foram realizados ao nível de uma escala geográfica mais ampla. A relativa proximidade dos locais de amostragem utilizados neste estudo pode explicar, efetivamente, o facto

de não se ter obtido diferenças significativas em termos de forma do corpo, entre as quatro populações. Possivelmente, se as amostras fossem recolhidas em locais mais distantes entre si, numa escala geográfica maior (e.g. diferentes bacias hidrográficas), provavelmente, os resultados poderiam ser mais diferenciados em termos da forma do corpo dos animais.

Caracteres morfológicos específicos podem estar relacionados com a capacidade natatória que determinada espécie demonstra para se movimentar, nomeadamente na capacidade de realizar manobras precisas e rápidas (e.g. durante a fuga de um predador), a capacidade de aceleração e na forma como gerem os próprios custos metabólicos (Boily & Magnan, 2002).

O tipo de locomoção que caracteriza a família Cyprinidae é a natação sub-carangiforme. Para se moverem, estes peixes propulsionam-se através de ondulações laterais efetuadas, principalmente, pela zona posterior do corpo (Lauder & Drucker, 2004; Branca, 2015). Quer isto dizer que a barbatana caudal assume um papel preponderante na capacidade natatória dos ciprinídeos, sobretudo na propulsão do seu movimento. Em conjunto com a barbatana dorsal, atua na produção de energia para a natação, sendo que esta atua principalmente em manobras de viragem (Lauder & Drucker, 2004; Branca, 2015). Relativamente às barbatanas peitorais, estas facilitam na execução de manobras, durante o movimento (Lauder & Drucker, 2004). Nos peixes teleósteos, as barbatanas peitorais permitem aos peixes conseguirem manter a estabilidade, aquando do aumento abrupto da turbulência (Lauder & Drucker, 2004).

Neste estudo, relativamente às medições suplementares das barbatanas peitorais e da barbatana caudal e dorsal, não se registou uma variação discriminatória entre as quatro populações.

No entanto, verificaram-se diferenças em termos de condição corporal entre as quatro populações. Os indivíduos do rio Arunca registaram a média mais alta neste parâmetro, em relação às restantes populações, sendo portanto, a população com o conjunto de ruivacos com os corpos mais robustos, ou seja, um peso superior relativamente ao seu comprimento. Estudos anteriores assumem que animais com índices de condição corporal superiores poderão estar associados a velocidades críticas de natação também mais elevadas, tal como Alexandre *et al.* (2016) verificou num estudo similar, com outro ciprinídeo ibérico, *P. willkommii*. Porém, alguns estudos não corroboram com esta associação, o que significa que a relação entre estas variáveis é muito complexa, pois depende, não só do tipo de habitat dos animais, mas também da espécie em questão e da sua população (Alexandre *et al.* 2016). Também Branca (2015) verificou que *P. duriense* (espécie-alvo que apresentou uma capacidade natatória superior), estava associada a áreas de barbatana caudal e a índices de condição corporal superiores.

No entanto, nesta dissertação, não foi possível fazer uma relação conclusiva entre estas duas variáveis, visto que não se verificou diferenças significativas ao nível da velocidade crítica de natação entre as quatro populações, nem uma relação óbvia deste parâmetro com a condição corporal dos ruivacos testados. Aparentemente, esta relação depende muito da espécie em questão e/ou de um tipo de habitat específico. Portanto, no futuro, é fundamental desenvolver novos estudos com outras espécies-alvo e, em bacias hidrográficas diferentes, de modo a compreender melhor a influência que o habitat exerce na capacidade natatória e na ecomorfologia das espécies piscícolas.

4.2 Variabilidade Sazonal da Capacidade Natatória de *Achondrostoma oligolepis*

Conhecidos como organismos poiquilotérmicos, os peixes são animais sensíveis às variações da temperatura da água, sendo uma variável que afeta consideravelmente a sua capacidade de natação (Sandström, 1982). Assim sendo, nesta dissertação, pretendeu-se também estudar a forma como variava a capacidade natatória do ruivaco, em termos sazonais, ou seja, entre as quatro estações do ano. O trabalho desenvolvido, pretendeu também, através do estudo da velocidade crítica de natação, realizar uma aproximação à dinâmica de movimentos desta espécie residente, identificado o período, ou períodos do ano, em que a mesma se encontra mais ativa e predisposta para se movimentar.

Já foram realizados alguns trabalhos (Sandström, 1982; Butler *et al.*, 1992) onde se estudou a influência da sazonalidade através da variação da temperatura, na capacidade natatória. Porém, em grande parte desses estudos, a amostragem e recolha dos animais no campo é realizada apenas uma vez, sendo os animais capturados posteriormente aclimatados a várias temperaturas e, sujeitos ao respetivo teste U_{crit} . Neste trabalho, as amostragens foram realizadas nas quatro estações do ano e a temperatura da água e fotoperíodo a que foram aclimatados os peixes estavam de acordo com as condições ambientais do local de proveniência, de forma a tornar o estudo mais realista.

O ruivaco realiza a sua reprodução entre o final do mês de março até, sensivelmente, ao mês de maio, altura do ano onde se verifica um aumento do número de indivíduos sexualmente maduros (Maia & Valente, 1994), que se pode, efetivamente confirmar com o registo do índice gonadossomático dos indivíduos testados na primavera. A partir destas observações prévias, seria previsível que a primavera fosse a época do ano onde estes animais mostrassem uma maior capacidade natatória. Neste estudo, em termos de variação sazonal, verificou-se uma clara diferença na capacidade natatória do ruivaco entre as estações, primavera/verão

e as estações outono/inverno. Os resultados obtidos vêm, claramente, contrariar a hipótese inicialmente colocada (Tabela 17). Ao contrário do que seria esperado, esta espécie registou valores mais elevados de velocidade crítica de natação durante o inverno, altura em que os indivíduos estudados mostraram uma maior apetência e motivação para se movimentarem.

Tabela 17: Resumo dos valores das médias de velocidades críticas de natação absolutas e relativas, obtidas para os ruivacos ao longo das quatro épocas do ano

	Primavera	Verão	Outono	Inverno
$U_{crit/abs}$ (m/s)	0,27	0,29	0,43	0,56
$U_{crit/rel}$ (CT/s)	3,05	3,83	4,86	6,16

Para as espécies ciprinícolas, ainda não existem estudos e dados suficientes sobre a influência da influência sazonal na capacidade natatória, sendo que foi necessário recorrer a outros trabalhos direcionados para tipologias de espécies distintas.

Jain & Farrel (2003) estudaram a influência da temperatura sazonal na capacidade natatória da truta arco-íris, *Oncorhynchus mykiss* (Evermann, 1908). Para tal, realizaram dois testes U_{crit} consecutivos, num intervalo de 40 minutos; no primeiro teste o peixe encontrava-se aclimatado a uma temperatura de, aproximadamente, 15°C e, na segunda, a 9°C. Os resultados mostram que os indivíduos testados à temperatura mais baixa exibiram uma velocidade crítica de natação inferior em relação aos testados a uma temperatura maior. Allen *et al.* (2006) mediram a capacidade natatória de *Acipenser medirostris* (Ayres, 1854) aclimatados a duas temperaturas distintas, a 24°C e a 19°C. Verificou que os peixes testados a uma temperatura de 24°C, obtiveram uma taxa de sucesso de 14,9% superior que os aclimatados a 19°C.

Analogamente, O'Steen & Bennett (2013) verificaram uma relação fortemente positiva entre a temperatura de aclimação e a velocidade crítica de natação das espécies *Barbonymus schwanenfeldii* (Bleeker, 1854) e *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758). Estes ciprinídeos desempenharam uma melhor performance natatória quando as temperaturas de aclimação e natação eram mais elevadas. Myrick & Cech (2000) estudaram a capacidade natatória de quatro espécies piscícolas, e relacionaram com o factor temperatura. Ao contrário de O'Steen & Bennett (2013), Myrick & Cech (2000) não observaram um efeito significativo da temperatura na velocidade crítica das espécies-alvo: *Mylopharodon conocephalus* (Baird & Girard, 1853), *Lavinia exilicauda* (Baird & Girard, 1853), *Ptychocheilus grandis* (Ayres, 1854) e *Catostomus occidentalis* (Ayres, 1854). No entanto, a performance de natação tende a ser inferior quando a temperatura de aclimação é de 10°C e, superior a uma temperatura de 15°C. O

desempenho natatório volta a decrescer aos 20°C. É, portanto, plausível assumir que esta relação entre a variação da temperatura e o comportamento natatório é uma relação que parece ser diferente de espécie para espécie e, pode estar relacionada com a própria dinâmica de movimentos de cada uma.

Comparando com outros valores de U_{crit} obtidos em estudos anteriores, noutros ciprinídeos ibéricos, o escalo do Norte, *Squalius carolitertii* (Doadrio, 1988), uma espécie residente das bacias hidrográficas do Norte com regime hidrológico permanente, registou uma média de velocidade crítica absoluta de $0,54 \pm 0,09$ m/s (Romão *et al.*, 2012). Embora este estudo tenha sido realizado durante os meses de primavera, a U_{crit} do escalo do Norte é muito idêntica à registada pelo ruivaco neste estudo. Alexandre *et al.* (2016) testaram, no mês de fevereiro, a velocidade crítica de natação da Boga-do-Guadiana [*Pseudochondrostoma willkommii* (Steindachner, 1866)], ciprinídeo potamódromo ibérico, caracterizada por efetuar migrações de grandes distâncias durante a sua época de reprodução (Alexandre *et al.*, 2016). Concluíram que a sua U_{crit} média é de 0,54 m/s (Alexandre *et al.*, 2016), que comparada com a média registada pelo ruivaco na época do inverno, verifica-se uma performance natatória muito semelhante entre estas duas espécies. Estes resultados parecem demonstrar que esta espécie, apesar de caracterizada como tipicamente residente, pode apresentar, em certas alturas do ano, um comportamento e capacidade natatória equiparada com outras espécies que realizam habitualmente migrações mais extensas e são consideradas potamódromas. Esta notável apetência natatória demonstrada em laboratório, nesta altura do ano, é corroborada inclusive com a observação de três indivíduos de *A. oligolepis* a tentarem transpor uma passagem para peixes, localizada no rio Mondego, no Açude-Ponte de Coimbra, em locais onde a velocidade de corrente pode atingir os 1,5 m/s. Estas observações foram feitas por investigadores, através da visualização de gravações de vídeo, durante os trabalhos de monitorização da mesma, em fevereiro de 2016.

Os resultados do presente trabalho não corroboram a maioria dos trabalhos descritos. Estes resultados podem, muito bem, ser uma característica da própria espécie que, na estação imediatamente anterior à sua época de reprodução, exibe um notável desempenho natatório. Os dados dos valores do índice gonadossomático dos ruivacos testados poderão suportar esta hipótese, já que revelam que nesta estação se registou um aumento significativo deste parâmetro. Sabendo que, a maturidade sexual das gónadas observa-se através do seu peso (Romão *et al.* 2012), estes dados mostram que na estação do inverno estes indivíduos poderão começar já a manifestar comportamentos pré-reprodutivos e, portanto, começam a desenvolver a sua aptidão e capacidade natatória. Romão *et al.* (2012) admitem que para espécies ciprinícolas potamódromos é expectável que as melhores performances natatórias estejam associadas a determinados períodos do ciclo de vida em que estas são mais necessárias, i. e., período de reprodução.

Por outro lado, a motivação que um peixe apresenta para se mover está relacionada com outros fatores, para além da temperatura (Hammer, 1995). Como se trata de um rio tipicamente mediterrâneo e não regularizado, o caudal do rio Arunca sofre várias alterações ao longo do ano: no inverno, o fluxo de caudal aumenta substancialmente, devido à elevada precipitação que se faz sentir durante esta altura do ano; no verão, estação de seca, acontece exatamente o inverso, onde o caudal do rio se reduz a valores mínimos (Lazaridou-Dimitriadou, 2002).

Em ambientes onde a velocidade do fluxo de corrente é muito elevada, os peixes, para fazer face a este tipo de condições ambientais, necessitam de responder através de várias estratégias bio-ecológicas que podem refletir-se, por exemplo, no aumento e desenvolvimento do seu desempenho natatório, para conseguirem sobreviver (Heggenes & Traaen, 1988; Yan *et al.*, 2013). Esta hipótese pode também explicar, perfeitamente, o aumento da velocidade crítica de natação do ruivaco durante os meses de maior precipitação e de cheias (outono e inverno). Por outro lado, durante a amostragem de verão realizada neste trabalho, foi possível verificar o estado degradado em que as águas do Arunca se encontravam. Também foi nesta época que se registou um dos valores mais baixos de velocidade crítica de natação, a mortalidade mais elevada dos indivíduos testados e uma maior dificuldade dos ruivacos para terminar os testes de natação com sucesso, o que explica assim a incapacidade e a fraca aptidão destes animais para a atividade natatória. A estação seca também coincide, normalmente com o declínio e perda de conectividade hidrológica, com uma diminuição da disponibilidade de habitat nos rios intermitentes mediterrâneos (como é o caso do rio Arunca) e com uma alteração da tipologia destes sistemas, passando a apresentar características mais lênticas, com uma predominância de velocidades de corrente reduzidas ou mesmo nulas (Cid *et al.*, 2017). Quer isto dizer que a performance natatória de uma população pode variar em resposta às variações ambientais que ocorram num determinado habitat, traduzindo-se portando, na plasticidade ambiental da espécie (Yan *et al.*, 2013).

Os dados obtidos relativamente à forma como esta espécie se move e em que alturas do ano era algo que até ao presente estudo ainda se desconhecia. No sub-capítulo seguinte abordar-se-á a importância deste estudo na conservação do ruivaco e de espécies similares. Sendo a natação uma atividade fulcral e que determina a sobrevivência das espécies piscícolas, o seu estudo contribuirá assim para determinar quais as medidas de conservação mais eficientes para este tipo de espécies piscícolas normalmente consideradas “residentes”, visto que estas, efetivamente se movimentam mais do que se julgava.

4.3 Importância para a Biologia da Conservação

A biologia da conservação apresenta-se como uma área da biologia cujo principal objetivo é proteger e manter a biodiversidade e o equilíbrio dos ecossistemas (Frankham *et al.*, 2002). No que diz respeito à fauna piscícola ibérica, ainda há um longo caminho a percorrer a fim de salvaguardar as espécies que estão no limiar da extinção (Almaça, 1995). Em Portugal, existe um elevado número de endemismos ictiofaunísticos (sendo a grande maioria pertencentes à família Cyprinidae) que justifica uma preocupação especial pela conservação das águas interiores (Almaça, 1995). De entre as diversas ameaças que estão sujeitos, a fragmentação de habitat e as elevadas variações sazonais de caudal são as que mais se destacam e influenciam a ictiofauna portuguesa (Almaça, 1995). O conhecimento das velocidades críticas de natação e da morfologia das espécies e a relação que possuem com as características hidrológicas dos rios, permite que haja uma melhor compreensão das suas necessidades em termos bio-ecológicos. Os resultados obtidos com este estudo, focado numa espécie ciprinícola de pequenas dimensões que apresenta um estatuto de ameaça *Pouco Preocupante* (LC; Cabral *et al.* 2005) podem ser também direcionados e ter implicações futuras para outras espécies com características morfológicas e fisiológicas semelhantes ao ruivaco, nomeadamente as "*Chondrostoma*", *sensu lato*, como é o caso dos géneros *Iberochondrostoma* e *Achondrostoma*, que reúnem algumas espécies endémicas portuguesas, com estatuto de conservação crítico (e.g. *Iberochondrostoma lusitanicum*, Collares-Pereira, 1980 e *Iberochondrostoma almaçai*, Coelho, Mesquita & Collares-Pereira, 2005)

Filogenicamente mais próxima e residente em Portugal, o ruivaco do Oeste *Achondrostoma occidentale* (Robalo, 2007) possui o estatuto de conservação "Em Perigo", o que significa que as suas populações se encontram em perigo iminente de extinção (Cabral *et al.*, 2005; Freyhof & Kottelat, 2008). A sua distribuição geográfica é muito restrita e, resume-se a três rios da zona oeste de Portugal Continental: o rio Sizandro, o rio Alcabrichel e o rio Safarujo (Cabral *et al.*, 2005; Freyhof & Kottelat, 2008). Torna-se portanto, imperativo que se investigue as principais causas responsáveis pelo declínio e pela fragmentação deste ciprinídeo residente e se discuta medidas mais adequadas, baseadas em alguns dos resultados obtidos neste estudo, tendo em vista a conservação e a recuperação das populações em perigo de extinção (Cabral *et al.*, 2005; Freyhof & Kottelat, 2008; Mameri, 2015).

Os estudos vocacionados para estas espécies ainda são relativamente escassos, principalmente no que toca à sua biologia e à forma como realizam as suas dispersões. Deste modo, o tema desta dissertação contribui para o maior conhecimento deste género de espécies ciprinícolas, através da utilização desta espécie-alvo que apresenta um estatuto de conservação menos preocupante, como é o caso de *A. oligolepis*, como espécie representativa de um grupo mais alargado contendo espécies ameaçadas,

diminuindo desta forma um eventual stresse causado por um estudo deste género em espécie com populações mais sensíveis e em estado mais crítico.

As ações antropogénicas são muitas vezes responsáveis pelo impacto que provocam na comunidade aquática, pois aproveitam-se dos seus recursos para benefício próprio (atividades agrícolas, energia hidroelétrica, etc.) ignorando as consequências para os ecossistemas aquáticos que estão subjacentes a esta exploração (Overeem *et al.*, 2013). Segundo o Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal (Cabral *et al.*, 2005), os principais fatores de ameaça para os peixes dulciaquícolas estão relacionados com a degradação e fragmentação de habitats naturais e a introdução de espécies exóticas.

Para além das consequências relacionadas com as espécies locais, as atividades humanas podem causar alterações na morfologia e no padrão de um curso de água, assim como nas próprias características hidráulicas de um determinado tipo de habitat (Overeem *et al.*, 2013). A construção de barragens assume-se como uma das principais causas para a modificação dos cursos de água, pois não só afetam os ecossistemas aquáticos como também são responsáveis pelo controle do fluxo de água que flui até jusante. Para além disto, constituem uma barreira longitudinal para as espécies piscícolas migratórias, que quando se deparam com este obstáculo são incapazes de o transpor, interrompendo e impossibilitando as suas migrações para montante (Dudgeon *et al.*, 2006). Ora, se estas ações antropogénicas ocorrerem em rios onde existe espécies piscícolas ameaçadas, o desconhecimento do comportamento e padrão de movimentos dessas espécies pode comprometer a sua sobrevivência e também o plano de gestão dirigido à sua conservação, que poderá tornar-se ineficaz. Neste sentido, o estudo da capacidade natatória assume-se como uma eficiente ferramenta para avaliar os efeitos das diferentes condições ambientais e do impacto das atividades humanas na sobrevivência dos peixes na sua comunidade (Plaut, 2001), bem como prevenir consequências ecológicas que levem à fragmentação do habitat (Alexandre *et al.*, 2016).

Urge, portanto, delinear determinadas medidas de conservação e colocá-las em prática, de modo a travar o declínio populacional das espécies mais afetadas (Drury & McPherson, 2008). Em primeiro lugar, é imprescindível, através de ações de sensibilização, promover e dar a conhecer ao público a realidade dos rios portugueses, de modo a que os próprios possam exercer um papel ativo na conservação do património natural dos rios da região (Drury & McPherson, 2008).

Na prática, a análise da velocidade crítica de natação e a sua relação com o perfil hidrológico do rio possibilita reunir informações mais específicas para os grupos de espécies que lá habitam. O conhecimento permitirá delinear medidas de restauração habitat mais específicas e mais adequadas à tipologia hidrológica e hidráulica do rio (Peake, 2008). A abordagem desenvolvida neste trabalho possibilitou

conhecer a gama de velocidades críticas de natação que esta espécie representativa dos pequenos ciprinídeos ibéricos, é capaz de apresentar em diferentes rios e em diferentes alturas do ano. Esta informação poderá ser útil no planeamento do perfil hidráulico de futuras passagens para peixes, cujo lote de espécies-alvo poderá incluir algumas das espécies piscícolas consideradas como tipicamente residentes e semelhantes ao ruivaco, até aqui habitualmente deixadas de fora deste tipo de estudos, mas que, pelos resultados obtidos, deveriam ser também tidas em conta, uma vez que demonstram uma apetência para se movimentarem em determinadas épocas do ano, chegando a atingir capacidades natatórias (i. e., velocidades críticas de natação) próximas dos valores registados para espécies tipicamente potamódromas.

5. Referências Bibliográficas

- Adams, D.C., Rohlf, F.J. & Slice, D.E. (2004) Geometric morphometrics: Ten years of progress following the “ revolution ”. *Italian Journal of Zoology*. **71**, 5–16.
- Alexandre, C. M., Branca, R.; Quintella, B. R.; Almeida, P. R. (2016). Critical swimming speed of the southern straight-mouth nase *Pseudochondrostoma willkommii* (Steindachner, 1866), a potamodromous cyprinid from southern Europe. *Limnetica*. **35**: 365-372.
- Alexandre, C. M., Quintella, B. R., Ferreira, A. F., Romão, F. A., & Almeida, P. R. (2014). Swimming performance and ecomorphology of the Iberian barbel *Luciobarbus bocagei* (Steindachner, 1864) on permanent and temporary rivers. *Ecology of Freshwater fish*. **23**: 244-258.
- Allen, P. J., Hodge, B., Cech, J. J., Jr. (2006). Effects of ontogeny, season, and temperature on the swimming performance of juvenile green sturgeon (*Acipenser medirostris*). *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences*. **63**: 1360-1369.
- Almaça, C. (1995). Freshwater fish and their conservation in Portugal. *Biological Conservation*. **72**: 125-127.
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and Fitness. *American Zoologist*. **23**: 347-361
- Bagenal, T.B. & Tesch, F.W. (1978) Age and growth. In *Methods for Assessment of Fish Production in Freshwaters*, pp. 101–136. Oxford: Blackwell.
- Bannon, H.J. (2006) Effects of Water Quality Parameters on Prolonged Swimming Ability of Freshwater Fishes. *Thesis present to the University of Waikato to obtain a PhD in Biology*.
- Beamish, F. W. H. (1978). Swimming capacity. *Fish physiology*. Vol. VII pp. 101-187. New York: Academic Press.
- Bell, W.H. & Terhune, L.B. (1970). Water Tunnel Design for Fisheries Research. *Fisheries Research Board of Canada Technical Report*, Nanaimo.
- Binder, T. R., Cooke, S. J., Hinch, S. G. (2011). The Biology of Fish Migration. In Farrell A.P., (ed.), *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*. **3**: 1921-1927. San Diego: Academic Press
- Boily P., Magnan, P. (2002). Relationship between individual variation in morphological characters and swimming costs in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) and yellow perch (*Perca flavescens*). *The Journal of Experimental Biology*. **205**: 1031-1036

- Bracken, F. S. A., Hoelzel, A. R., Hume, J. B., Lucas, M. C. (2015). Contrasting population genetic structure among freshwater-resident and anadromous lampreys: the role of demographic history, differential dispersal and anthropogenic barriers to movement. *Molecular Ecology*. **24**: 1188-1204.
- Branca, R. (2015). Capacidade natatória e ecomorfologia de três espécies de bogas (*Pseudochondrostoma polylepis*, *Pseudochondrostoma duriense*, *Pseudochondrostoma willkommii*) em rios portugueses; *Tese apresentada à Universidade de Évora para obtenção do grau de Mestre em Gestão e Conservação dos Recursos Naturais*.
- Brett, J.R. (1964) The Respiratory Metabolism and Swimming Performance of Young Sockeye Salmon. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*. **21**: 1183–1225.
- Brito, R. M., Briolay, J., Galtier, N., Bouvet, Y., Coelho, M. M. (1997). Phylogenetic Relationships within Genus *Leuciscus* (Pisces, Cyprinidae) in Portuguese Fresh Waters, Based on Mitochondrial DNA Cytochrome *b* Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **8**: 435-442.
- Butler, P. J., Day, N., Namba, K. (1992). Interactive effects of seasonal temperature and low pH on resting oxygen uptake and swimming performance of adult Brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Experimental Biology*. **165**: 195-212
- Cabral, M.J., Almeida, J., Almeida, P.R., Dellinger, T., Ferrand de Almeida, N., Oliveira, M.E., Palmeirim, J.M., Queiroz, A., Rogado, L. & Santos-Reis, M. (2005) Livro Vermelho Dos Vertebrados de Portugal. Instituto da Conservação da Natureza, Lisboa.
- Cervia, J.L. & Elvira, B. (1981). Edad, crecimiento y reproducción de la boga de río (*Chondrostoma polylepis polylepis* Stein, 1865) en el embalse de pinilla (Rio Lozoya). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*. **6**: 199 – 213.
- Chan, M. D. (2001). Fish ecomorphology: predicting habitat preferences of stream fishes from their body shape. *Thesis present to the Polytechnic Institute of Virginia and the State University to obtain a PhD in Philosophy*.
- Cid, N., Bonada, N., Carlson, S. M., Grantham, T. E., Gasith, A., Resh, V. H. (2017). High Variability Is a Defining Component of Mediterranean-Climate Rivers and Their Biota. *Water*. **9**, **52**: 1-24.
- DeCelles, G.; Zemeckis, D. (2014). In *Acoustic and Radio Telemetry. Stock Identification Methods*. Academic Press. Massachusetts, 397-428.
- Doadrio I (ed.) (2001). *Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.

Drucker, E.G. (1996) The Use of Gait Transition Speed in Comparative Studies of Fish Locomotion. *American Zoologist*. **36**: 555–566.

Drury, P., McPherson, A. (2008). Conservation Principles, Policies and Guidance. *English Heritage*, Londres.

Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M. L. J., Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*. **81**: 163-182.

Frankham, R., Briscoe, D. A., Ballou, J. D. (2002). *In*: Introduction to conservation genetics. *Cambridge University Press*, New York, Nova Iorque, EUA.

Franssen, N. R., Harris, J., Clark, S. R., Schaefer, J. F., Stewart, L. K. (2013), Shared and unique morphological responses of stream fishes to anthropogenic habitat alteration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **280**: 1752.

Freyhof, J. & Kottelat, M. 2008. *Achondrostoma occidentale*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T135683A4180158.

Freyhof, J. 2011. *Achondrostoma oligolepis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T135442A4128861

Gasith, A., Resh, V. (1999). Streams in Mediterranean Climate Regions: Abiotic Influences and Biotic Responses to Predictable Seasonal Events. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **30**: 51-81.

Hammer, C. (1995). Fatigue and exercise tests with fish; *Comp. Biochem. Physiol.*; **112**, **1**: 1-20.

Hilsdorf, A.; Moreira, R. (2008). Piracema. Por que os peixes migram?; *Scientific American Brasil*. **Ictiologia**: 76-80.

Jain, K. E., Farrell, A. P. (2003). Influence of seasonal temperature on the repeat swimming performance of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *The Journal of Experimental Biology*. **206**: 3569-3579.

Jones, D. R. (1981). Anaerobic exercise in teleost fish. *Canadian Journal of Zoology*. **60**: 1131-1134.

Kynard, B. (2003). Review of Migration, Research Methods, and Passage for Downstream Migrant Fishes in the Northeast USA. *Canberra Workshop*; **Keynote presentations**.

- Langerhans, R.B. (2009). Morphology, performance, fitness: functional insight into a post-Pleistocene radiation of mosquitofish. *Biology Letters*. **5(4)**: 488-491.
- Lauder, G. V.; Drucker, E. G. (2004). Morphology and Experimental Hydrodynamics of Fish Fin Control Surfaces. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*. **29**: 556-571
- Lazaridou-Dimitriadou, M. (2002). Seasonal variation of the water quality of rivers and streams of eastern Mediterranean. *Web Ecology*, **3**: 20-32.
- Leavy, T. R.; Bonner, T. H. (2009); Relationships among Swimming Ability, Current Velocity Association, and Morphology for Freshwater Lotic Fishes. *North American Journal of Fisheries Management*. **29**: 72-83.
- Long, J. H. (1995). Morphology, mechanics, and locomotion: the relation between the notochord and swimming motions in sturgeon. *Environmental Biology of Fishes*. **44**: 199-211.
- Lourenço, L. (1986). Rio Alva: Estudo Hidrogeomorfológico. In *Caderno de Geografia*. **5**: pp. 43-143. Coimbra.
- Lucas, M., Baras, E., Thom, T., Duncan, A., Slavík, O. (2001). In Diadromy and types of of diadromous migrations; *Migration of Freshwater Fishes*. Blackwell Science Ltd. Oxford, 6-8.
- Maia, H. (2006). Efeito da temperatura e do período do dia no comportamento de *Chondrostoma oligolepis* (PISCES, CYPRINIDAE) em cativeiro. *Tese apresentada à Universidade do Porto para obtenção do grau de Mestre em Hidrobiologia*.
- Maia, H., & Valente, A. (2004). Biology of the roach (*Chondrostoma macrolepidotus*) population in the Protected Area of the Lagoons of Bertandos and of São Pedro de Arcos (Northern Portugal). *Revista de Biologia*. **22**: 65-78.
- Mameri, D. (2015). Habitat use, growth and reproductive behaviour of the western ruivaco (Cyprinidae): contributes to the restocking off wild populations. *Tese apresentada à Universidade de Lisboa para obtenção do grau de Mestre em Biologia da Conservação*.
- Motta, P. J., Norton, S. F., Luczkovich, J. J. (1995). Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes*. **44**: 11-20.
- Murthy, V. K., Reddanna, P., Bhaskar, M., Govindappa, S. (1980), Muscle metabolism of freshwater fish, *Tilapia mossambica* (Peters), during acute exposure and acclimation to sublethal acidic water. *Canadian Journal of Zoology*. **59**: 1909-1915.
- Myrick, C. A.; Cech, J. J., Jr. (2000). Swimming performances of four California stream fishes: temperature effects. *Environmental Biology of Fishes*. **58**: 289-295.

- O'Steen, S., Bennett, A. F. (2003). Thermal Acclimation Effects Differ between Voluntary, Maximum, and Critical Swimming Velocities in Two Cyprinid Fishes. *Physiological and Biochemical Zoology*. **76**: 484-496.
- Overeem, I.; Kettner, A. J.; Syvitsky, J. P. M. (2013). Impacts of Humans on River Fluxes and Morphology. *Treatise on Geomorphology*, **9**: 828–842.
- Peake, S. J. (2008); Gait transition speed as an alternate measure of maximum aerobic capacity in fishes; *Journal of Fish Biology*; **72**: 645-655.
- Pereira, A. (2007). Estudo comparativo do comportamento reprodutor de espécies do género *Achondrostoma* (Pisces, Cyprinidae). *Tese apresentada ao Instituto Superior de Psicologia Aplicada para a obtenção do grau de mestre em Etologia*.
- Pires, D. (2012). Fish distribution and abundance in Mediterranean streams: the role of habitat quality, spatial context, and movement patterns. *Tese apresentada à Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa para a obtenção do grau de doutor em Biologia*.
- Plaut, I. (2001). Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology*. **A**: 41-50.
- Poff, N. L., Allan, J. D. (1995). Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*. **76**: 606-627.
- Possamai, B., Rosa, L. C., Corrêa, M. F. M. (2014). Seletividade de armadilhas e atrativos na captura de pequenos peixes e crustáceos em ambientes estuarinos. *Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology*. **18(2)**: 11-17.
- Quintella, B.R., Mateus, C.S., Costa, J.L., Domingos, I. & Almeida, P.R. (2010) Critical swimming speed of yellow- and silver-phase European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Journal of Applied Ichthyology*. **26**: 432–435.
- Ranstam, J. (2016). Multiple P-values and Bonferroni correction. *Osteoarthritis and Cartilage*. **21**: 763-764
- Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. (2007). Carta Piscícola Nacional Direcção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007).
- Robalo, J. (2007). Filogenia, filogeografia e comportamento dos pequenos ciprinídeos do género *Chondrostoma* Agassiz, 1832 (Actinopterygii: Cyprinidae). *Tese apresentada à Universidade do Porto para a obtenção do grau de Doutor em Biologia*.

Robalo, J., Santos, C., Almada, V., & Doadro, I. (2006). Paleobiogeography of two Iberian Endemic Cyprinid Fishes (*Chondrostoma arcasii*-*Chondrostoma macrolepidotus*) Inferred from Mitochondrial DNA Sequence Data. *Journal of Heredity*. **2**: 143-149.

Rohlf, F. J. (1996) TPSDIG. Program for digitizing images for analysis by thin-plate splines, version 1.08. *Department of Ecology & Evolution, State University of New York. Stony Brook*.

Rohlf, F. J. (1997) TPSRELW. Program for analyzing landmark data with thin-plate splines using relative warps, version 1.14. *Department of Ecology & Evolution, State University of New York. Stony Brook*.

Rohlf, F. J. (1998) TPSREGR. Program to conduct multivariate multiple regression analysis of shape and size data, version 2.15. *Department of Ecology & Evolution, State University of New York. Stony Brook*.

Romão, F. (2009). Critical swimming speed of two Iberian cyprinids (*Pseudochondrostoma polylepis* Steindachner, 1865) and (*Squalius carolitertii* Doadrio, 1988). *Tese apresentada à Universidade de Évora para obtenção do grau de Mestre em Gestão e Conservação dos Recursos Naturais*.

Romão, F., Quintella, B. R., Pereira, T. J., Almeida, P. R. (2012). Swimming performance of two Iberian cyprinids: the Tagus nase *Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachner, 1864) and the bordallo *Squalius carolitertii* (Doadrio, 1988). *Journal of Applied Ichthyology*. **28**: 26-30.

Sandström, O. (1982). Seasonal variations in the swimming performance of perch (*Perca fluviatilis* L.) measured with the rotatory-flow technique. *Canadian Journal Zoology*. **61**: 1475-1480.

Santos, J. M., Encina, L., Oliveira, J. M., Teixeira, A. (2013). Feeding ecology of the Ruivaco *Achondrostoma oligolepis*, a Portuguese endemic cyprinid fish. *Limnetica*. **32**: 27-38.

Santos, Pedro; Andrade, Ana Isabel; Tavares, Alexandre (2011). *In: O processo de bolonha e as reformas curriculares da geografia em Portugal*. A bacia hidrográfica do rio Arunca: factores condicionantes e cartografia dos processos de cheia/inundação. Imprensa da Universidade de Coimbra. Coimbra, 879-887.

Shaw, A. K., Couzin, I. D. (2013). Migration or Residency? The Evolution of Movement Behavior and Information Usage in Seasonal Environments. *The American Naturalist*. **181**: 114-124.

Tudorache, C., Viaene, P., Blust, R., Vereecken, H. & De Boeck, G. (2008) A comparison of swimming capacity and energy use in seven European freshwater fish species. *Ecology of Freshwater Fish*. **17**, 284–291.

Webb, P. W. (1971). The swimming energetics of trout. II. Oxygen consumption and swimming efficiency. *Journal of Experimental Biology*. **55**: 521-540.

Willis, S. C., Winemiller, K. O., Lopez-Fernandez, H. (2005). Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*. **142**: 284-295

Wood, B. M., Bain, M. B. (1994). Morphology and microhabitat use in stream fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **52**: 1487-1498.

Yan, G. J., He, X. K., Cao, Z. D.; Fu, S. J. (2013). An interspecific comparison between morphology and swimming performance in cyprinids. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**: 1802-1815.

Zardoya, R., Doadrio, I. (1998). Phylogenetic relationships of Iberian cyprinids: systematic and biogeographical implications. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. **265**: 1365–1372.