



UNIVERSIDADE DE ÉVORA

UNIVERSIDADE DE ÉVORA

ESCOLA DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA



UNIVERSIDADE DE LISBOA



INSTITUTO SUPERIOR DE AGRONOMIA

Capacidade natatória e ecomorfologia de três espécies de bogas (*Pseudochondrostoma polylepis*, *Pseudochondrostoma duriense*, *Pseudochondrostoma willkommii*) em rios portugueses.

Ricardo Xavier Mexia Branca

Orientação:

Prof. Doutor Pedro Raposo de Almeida

Doutor Bernardo Quintella

Mestrado em Gestão e Conservação de Recursos Naturais

Dissertação

Évora, 2015



UNIVERSIDADE DE ÉVORA

UNIVERSIDADE DE ÉVORA

ESCOLA DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA



UNIVERSIDADE DE LISBOA

INSTITUTO SUPERIOR DE AGRONOMIA



Capacidade natatória e ecomorfologia de três espécies de bogas (*Pseudochondrostoma polylepis*, *Pseudochondrostoma duriense*, *Pseudochondrostoma willkommii*) em rios portugueses.

Ricardo Xavier Mexia Branca

Orientação:

Prof. Doutor Pedro Raposo de Almeida

Doutor Bernardo Quintella

Mestrado em Gestão e Conservação de Recursos Naturais

Dissertação

Évora, 2015

Agradecimentos

Ao professor Pedro Raposo de Almeida pela orientação e por me aceitar na sua equipa de trabalho.

Ao Doutor Bernardo Quintella pela coorientação e por todo o apoio ao longo da realização deste trabalho.

Ao Carlos Alexandre por toda a informação que me transmitiu e pela forma incansável como sempre me ajudou em todas as fases do trabalho.

A todos os restantes elementos da equipa, que sempre se mostraram disponíveis para ajudar. Ao Filipe Romão pelo apoio no trabalho de campo e pela importante ajuda na fase inicial da experimentação animal.

Ao Tiago Neves e à Margarida Figueira por fazerem parte da família de Évora e pela importância ao longo da minha formação académica.

Aos meus pais e irmão por me ajudarem em todos os momentos, sendo tudo isto possível graças a eles.

À Juliana Gonçalves pelo apoio constante, pela forma como me inspira com o seu empenho e dedicação, e por estar sempre presente nos bons e maus momentos.

Swimming performance and ecomorphology of three nase species (*Pseudochondrostoma polylepis*, *Pseudochondrostoma duriense*, *Pseudochondrostoma willkommii*) in portuguese rivers.

Abstract

In this study, the critical swimming speed (U_{crit}), a measure used to assess the swimming performance of fish, was determined for the northern straight-mouth nase *Pseudochondrostoma duriense* (Coelho, 1985), for the Iberian nase *Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachner 1864), and for the Guadiana nase *Pseudochondrostoma willkommii* (Steindachner 1866). The U_{crit} data obtained were related with the species morphology and also with the hydromorphological characteristics of their provenance rivers. This work hypothesis proposes that rivers with distinct hydromorphological characteristics would contribute to the morphological differentiation and behavioral adaptation of phylogenetically closely related species. The Iberian nase presents a low value of U_{crit} ($0,47 \pm 0,06$ m/s) while the northern straight-mouth ($0,55 \pm 0,09$ m/s) and the Guadiana nase ($0,54 \pm 0,07$ m/s) presents similar U_{crit} values. Distinct morphological characteristics were identified between the analyzed species, namely the northern straight-mouth nase shows a more robust body and bigger fins than the other two species.

Key words: Critical swimming speed; morphology; cyprinids; migration.

Capacidade natatória e ecomorfologia de três espécies de bogas (*Pseudochondrostoma polylepis*, *Pseudochondrostoma duriense*, *Pseudochondrostoma willkommii*) em rios portugueses.

Resumo

Neste estudo determinou-se a velocidade crítica de natação (U_{crit}), uma medida da capacidade natatória utilizada para espécies piscícolas, da Boga do Norte *Pseudochondrostoma duriense* (Coelho, 1985), Boga-comum *Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachner 1864), e Boga do Guadiana *Pseudochondrostoma willkommii* (Steindachner 1866). As U_{crit} foram relacionadas com a morfologia dos peixes e com as distintas características hidromorfológicas das três bacias hidrográficas de onde são originários os animais. A hipótese de trabalho pressupõe que rios com características hidromorfológicas distintas vão contribuir para a diferenciação morfológica e comportamental das espécies. As bogas-comuns foram as que apresentaram a U_{crit} mais baixa ($0,47 \pm 0,06$ m/s), enquanto as bogas do Norte ($0,55 \pm 0,09$ m/s) e do Guadiana ($0,54 \pm 0,07$ m/s) apresentaram uma U_{crit} semelhante. Foram identificadas características morfológicas distintivas entre as espécies analisadas, com as bogas do Norte a apresentarem um corpo mais robusto e barbatanas maiores que os peixes das restantes duas espécies.

Palavras-chave: Velocidade crítica de natação; morfologia; ciprinídeos; migração.

Índice

1 - Introdução	1
1.1 - Regularização e perda de conectividade longitudinal	1
1.2 - Adaptação ecomorfológica.....	2
1.3 - Capacidade natatória.....	3
1.4 - Espécies-alvo	5
1.5 - Aplicabilidade e objectivos	11
2 - Material e Métodos	13
2.1 - Captura dos animais e manutenção em cativeiro	13
2.2 - Caracterização da área de estudo	14
2.3 - Teste das velocidades críticas de natação.....	19
2.4 - Análises morfométricas	22
3 - Resultados	25
3.1 - Determinação da velocidade crítica de natação	25
3.2 - Análise da forma do corpo	27
3.3 - Variáveis morfológicas suplementares.....	29
4 - Discussão	35
5 - Bibliografia	43

1 - Introdução

1.1 - Regularização e perda de conectividade longitudinal

A conectividade longitudinal é um factor determinante para a movimentação e distribuição das espécies, e uma única barreira pode facilmente isolar dois segmentos contíguos (Branco *et al.* 2011). Barragens e outros aproveitamentos hidroeléctricos são frequentes nos rios Ibéricos (Booth *et al.* 1997; Trigo *et al.* 2004; Santos *et al.* 2006) e têm um grande impacto nas populações de peixes, uma vez que impedem ou atrasam os seus movimentos migratórios e reduzem a quantidade, qualidade e acessibilidade do seu habitat, diminuindo assim a sustentabilidade das populações (Larinier 2000). A construção destas infraestruturas é, provavelmente, o factor antropogénico que causa maiores impactos ao nível da alteração do habitat para as espécies dulciaquícolas estimando-se que, aproximadamente, 77% dos caudais totais dos 139 maiores rios da América do Norte e Europa se encontrem alterados (Cowx & Welcomme 1998). Na Península Ibérica a irregularidade climática e consequente variação dos caudais dos rios, levou a uma intensa regularização, que se traduziu na construção de mais de 1000 grandes barragens (mais de 15 metros de altura) durante os últimos 100 anos (Beck *et al.* 1998). Esta intensa intervenção nos sistemas fluviais faz com que seja fundamental a construção de passagens para peixes com a capacidade de restabelecer a livre circulação piscícola ao longo dos sistemas regularizados.

A construção de passagens para peixes deve ter em conta alguns aspectos do comportamento migratório das espécies alvo, em particular o facto da eficiência de uma passagem estar intimamente ligada às velocidades de corrente existentes no seu interior, sendo que estas velocidades devem ser compatíveis com a capacidade natatória das espécies que se espera que utilizem o dispositivo (Larinier 2000). Assim, os dados sobre as capacidades natatórias das potenciais espécies alvo constituem uma informação fundamental para a definição do perfil de velocidades de corrente nos dispositivos de passagem a construir (Peake 2008). A grande maioria dos estudos que têm sido desenvolvidos sobre capacidade natatória e definição de perfis de velocidades para passagens para peixes são focados em salmonídeos ou espécies diádromas (Hawkins & Quinn 1996; Booth *et al.* 1997; Peake *et al.* 1997a; Pakkasmaa & Piironen 2001; Ojanguren & Braña 2003; Tudorache *et al.* 2008). No entanto, a migração de espécies potamódromas, como as bogas (*Pseudochondrostoma* sp.), também deve ser considerada na construção e optimização de passagens para peixes (Larinier 2000).

A variabilidade de caudais, incluindo variações inter- e intra-anuais na magnitude, duração e frequência dos mesmos, é um aspecto importante na manutenção da

integridade e biodiversidade dos ecossistemas (Poff & Allan 1995; Poff *et al.* 1997). O regime hidrológico dos rios é altamente influenciado por padrões de precipitação, principalmente nas regiões do sul da Europa influenciadas pelo clima mediterrânico que leva a uma forte variabilidade nos caudais dos rios (Gasith & Resh 1999). Nestas regiões os caudais elevados surgem no outono e no inverno, com um subsequente período mais seco e declínio dos caudais, que pode chegar a levar à formação de pegos isolados no leito dos rios durante o verão (Poff & Ward 1989). Pelo contrário, nas regiões mais chuvosas, como no norte de Portugal, onde a influência climática transita de mediterrânica para atlântica, os caudais mantêm-se mais elevados durante todo o ano (Gasith & Resh 1999). Estas diferenças na magnitude, variabilidade e duração dos caudais produzem variações nos habitats, às quais os organismos se adaptam tanto a nível morfológico como a nível comportamental (Alexandre *et al.* 2014).

1.2 - Adaptação ecomorfológica

Os peixes desenvolveram várias características ecológicas, comportamentais e morfológicas (e.g. formas de corpo mais hidrodinâmicas, barbatanas com diferentes configurações, dimensões relativas e alterações a nível fisiológico, como a proporção de musculatura vermelha e branca) que lhes permitem associar-se mais facilmente a habitats cuja velocidade de corrente é mais elevada, possibilitando a procura de alimento, a redução da competição e predação e a capacidade de resistir a determinados caudais durante as migrações (Alexandre *et al.* 2014).

Os custos energéticos da natação são altamente dependentes das características morfológicas das espécies, sendo que, estas características são limitantes da capacidade que os animais têm de usar o seu habitat (Lighthill 1969; Wainwright *et al.* 2002; Svanback & Eklov 2004; Langerhans 2008). A forma do corpo é um factor importante na redução do consumo energético em situações de elevado caudal (Pettersson & Hedenström 2000; Franssen 2011).

A selecção natural divergente, que actua em diferentes ambientes, surge geralmente de uma combinação de dois factores: (i) uma troca funcional onde os organismos não podem otimizar simultaneamente vários tipos de desempenhos; (ii) e uma mudança no equilíbrio da selecção sobre estas variáveis de desempenho em função do ambiente, onde a selecção num dos ambientes favorece determinado tipo de desempenho enquanto esta mesma selecção num outro ambiente favorece outro tipo de desempenho (Langerhans 2008, 2009). Tanto as trocas funcionais como a heterogeneidade do ambiente são amplamente responsáveis por muita da diversidade fenotípica que existe actualmente (Langerhans 2009).

Geralmente, os peixes com corpos mais estreitos e altos, e com barbatanas caudais, peitorais e pélvicas mais arredondadas, tendem a preferir ambientes de caudais reduzidos. Pelo contrário, peixes presentes em ambientes mais caudalosos apresentam geralmente uma forma de corpo mais fusiforme com barbatanas peitorais e pélvicas mais longas e barbatana caudal bifurcada (Alexandre *et al.* 2014).

1.3 - Capacidade natatória

A capacidade natatória é um dos factores cruciais para a sobrevivência dos peixes nos ambientes aquáticos (Tudorache *et al.* 2008). As interacções predador-presa, a reprodução, a migração e a dispersão são exemplos de processos de enorme importância ecológica que dependem da capacidade locomotora dos animais (Kolik 1999; Reidy *et al.* 2000).

A actividade natatória em peixes pode ser sustentada pelo metabolismo aeróbio ou anaeróbio (Beamish 1978). Consoante a sua duração e intensidade, a natação dos peixes pode ser classificada em três categorias: natação sustentada, prolongada e explosiva (Beamish 1978; Hammer 1995).

A natação sustentada é desenvolvida pela musculatura vermelha e suportada unicamente através do metabolismo aeróbio e inclui velocidades baixas que podem ser mantidas durante longos períodos de tempo (geralmente > 200 minutos) sem provocar fadiga muscular (Beamish 1978). Este tipo de natação depende de vários factores extrínsecos e intrínsecos (Hammer 1995) em especial aqueles que afectam a captação de oxigénio e o seu transporte para a musculatura vermelha (Bannon 2006). A exigência metabólica da natação sustentada é igual à produção de energia, que é feita principalmente pela oxidação de ácidos gordos e apoiada pela contracção lenta das fibras da musculatura lateral vermelha (Bannon 2006).

A natação prolongada situa-se no espectro de velocidades entre a natação sustentada e a explosiva, utilizando tanto a musculatura vermelha como a musculatura branca (Beamish 1978). Este tipo de natação envolve velocidades moderadas e tende a terminar num estado de exaustão entre os 20 segundos e os 200 minutos de natação (Peake 2008). A natação prolongada é uma actividade relativamente irregular e tende a intercalar períodos de natação a velocidade moderada com períodos de natação explosiva ocasionais (Hammer 1995).

O terceiro tipo de natação, a natação explosiva, recorre quase exclusivamente ao metabolismo anaeróbio e à musculatura branca, decorrendo em curtos períodos de tempo inferiores a 20 segundos (Kieffer 2010). A natação explosiva é caracterizada por

uma fase de aceleração inicial de natação instável seguida de uma fase mais estável denominada “*sprint*” (Beamish 1978), sendo habitualmente utilizada pelos peixes para ultrapassar zonas de forte corrente, na captura de presas e na fuga a predadores, bem como em qualquer outra situação de perturbação súbita (Reidy *et al.* 2000).

A grande maioria da informação existente sobre a capacidade natatória e fisiologia da natação dos peixes tem sido obtida através de estudos em que os indivíduos são forçados a nadar num túnel de natação e sujeitos a velocidades de corrente perfeitamente controladas pelo operador (Hammer 1995). Embora existam vários métodos para medir a capacidade natatória dos peixes (Plaut 2001), os mais usados são o teste de resistência (Beamish 1978), o teste de transição de velocidades (Drucker 1996), e o teste das velocidades críticas de natação (Brett 1964).

O teste de resistência mede o tempo que cada animal consegue nadar continuamente contra determinada velocidade de corrente, sendo que durante este teste é necessário examinar individualmente muitos animais, tornando o método muito lento e menos interessante (Plaut 2001).

No caso do teste de transição de velocidades cada animal é forçado a nadar contra a corrente a diferentes velocidades com consecutivos incrementos. Algumas espécies usam a propulsão das barbatanas peitorais para nadarem a baixas velocidades de corrente, contudo com o aumento da velocidade de corrente têm necessidade de se propulsionar através de oscilações da barbatana caudal. Assim, é possível determinar a que velocidade o animal tem necessidade de mudar de um tipo de natação para o outro através da observação do seu comportamento (Drucker 1996; Plaut 2001).

Desde os trabalhos de Brett (1964) que o teste da velocidade crítica de natação (U_{crit}) tem sido o método mais usado para determinar a capacidade natatória dos peixes. Este teste determina a velocidade crítica de natação do peixe, que corresponde a uma medida aproximada da sua capacidade máxima aeróbia. Este teste U_{crit} tem sido considerado como indicativo da capacidade natatória em geral, incluindo natação sustentada aeróbia e anaerobicamente (Hammer 1995; Kieffer 2010). Considera-se que o máximo consumo de oxigénio com o máximo rendimento da musculatura vermelha ocorrem à velocidade crítica de natação (Hammer 1995). A velocidade crítica é um parâmetro especial de natação prolongada inicialmente definido e utilizado por Brett (1964) para designar a velocidade máxima que um peixe consegue manter durante um determinado período de tempo (Beamish 1978). Para realizar este teste coloca-se um peixe dentro de um túnel de natação e estimula-se o animal a nadar contra a corrente a diferentes velocidades (Beamish 1978). Este método tem sido muito usado para a determinação da capacidade natatória de várias espécies de peixes ao longo dos últimos anos (Hammer 1995; Kolok 1999; Plaut 2001; Peake 2008; Mateus *et al.* 2008; Romão *et al.* 2012; Alexandre *et al.* 2014). Uma das mais importantes aplicações da velocidade crítica de natação está relacionada com a sua

utilização para auxiliar a definição de perfis hidráulicos de velocidades de corrente no interior de passagens para peixes (Peake 2008).

1.4 - Espécies-alvo

As bogas (*Pseudochondrostoma* sp.) pertencem à família Cyprinidae que representa o grupo mais importante de peixes dulciaquícolas dos rios Ibéricos (Nelson 1994), no que respeita ao número de espécies e efectivos populacionais. As três espécies estudadas são endémicas da Península Ibérica e têm comportamentos agonísticos bastante vinculados embora apresentem durante as migrações comportamentos gregários (Robalo *et al.* 2003; Ribeiro *et al.* 2007).

Não existe dimorfismo sexual marcado, para nenhuma das espécies estudadas, mas estão descritas algumas diferenças morfométricas relativas ao tamanho das barbatanas e da cabeça (Doadrio 2001).

Estas espécies estão distribuídas em alopatria no território continental português da seguinte forma: *P. duriense* no Norte do país, *P. polylepis* no Centro e *P. willkommii* no Sul.

***Pseudochondrostoma duriense* (Coelho, 1985)**

(Boga do Norte)

A boga do Norte (Fig. 1) tem como principais características um lábio inferior recto e constituído por uma lâmina córnea grossa e bem desenvolvida, 60 a 70 escamas na linha lateral, barbatanas dorsal e anal constituídas por 8 raios ramificados, 18 a 24 branquispinhas, e dentes faríngeos (cuja formula é 5 – 5). Possuem, em muitos casos, corpo pigmentado por pequenas manchas pretas (Doadrio 2001; Kottelat & Freyhof 2007) e têm uma longevidade de aproximadamente 6 anos (Ribeiro *et al.* 2007).

Durante a época de acasalamento os machos desenvolvem um grande número de pequenos tubérculos que se distribuem por todo o corpo (Doadrio 2001).

A sua alimentação é composta por pequenos invertebrados, matéria vegetal e detritos (Kottelat & Freyhof 2007).



Fig. 1 – Espécime representativo de *P. duriense*.

Esta espécie faz migrações pré-reprodutoras para montante durante o período entre março e junho, que corresponde ao pico da capacidade natatória (Doadrio 2001). Durante estas migrações têm um comportamento gregário (Kottelat & Freyhof 2007), embora apresentem alguns comportamentos agonísticos enquanto competem por alimento e abrigo.

Habitam preferencialmente nos troços médios dos rios, em zonas com correntes fortes (Kottelat & Freyhof 2007).

A espécie foi formalmente descrita na bacia hidrográfica do Douro, estendendo-se desde a bacia do Vouga até às bacias menores do Norte de Portugal (Fig. 2) e da Galiza, de maior influência atlântica (Doadrio 2001).

Esta espécie é ameaçada, principalmente, pela perda de habitat devido à construção de infra-estruturas hidráulicas, pelo aumento da poluição industrial, urbana e agrícola, e pela introdução de espécies exóticas (Ribeiro *et al.* 2007).

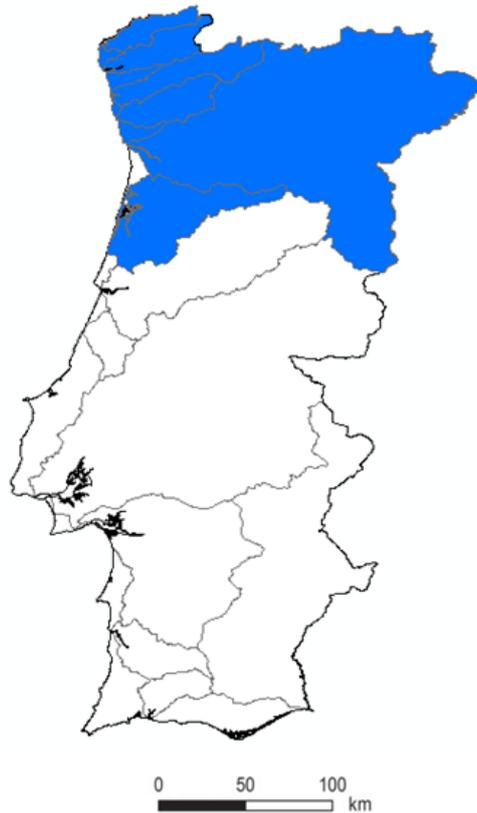


Fig. 2 – Área de distribuição de *P. duriense* em Portugal Continental.

***Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachner, 1865)**

(Boga-comum)

A boga-comum (Fig. 3) possui, como características distintivas principais, um lábio inferior recto e grosso com uma lâmina córnea bem desenvolvida, 61 a 75 escamas na linha lateral, barbatanas anal e dorsal constituídas, geralmente, por 9 raios ramificados, 22 a 31 branquispinhas, e dentes faríngeos (cuja formula é 5 - 6) (Torralva & Oliva-Paterna 1997; Doadrio 2001; Kottelat & Freyhof 2007). Podem atingir comprimentos máximos de 33cm (Ribeiro *et al.* 2007).

Têm uma longevidade de aproximadamente 10 anos e atingem a maturidade sexual aos 2/3 anos (Cervia & Elvira 1981). Durante o período de acasalamento os machos desenvolvem pequenos tubérculos nupciais (Ribeiro *et al.* 2007). As fêmeas fazem a postura, preferencialmente, em substratos de areia e gravilha (Ribeiro *et al.* 2007)

Alimentam-se essencialmente de vegetação (algas incrustantes), detritos e ocasionalmente invertebrados que raspam da superfície das rochas (Doadrio 2001; Robalo *et al.* 2003). As zonas de alimentação não correspondem aos habitats de reprodução pelo que fazem migrações para montante na procura de locais apropriados para se reproduzirem (Robalo *et al.* 2003; Romão *et al.* 2012). O pico da capacidade natatória é atingido durante estas migrações que, de acordo com o que está descrito na bibliografia, ocorrem no período entre março e junho (Doadrio 2001; Romão *et al.* 2012). Trabalhos recentes desenvolvidos na passagem para peixes do Açude-Ponte de Coimbra (Rio Mondego) apontam para uma época de migração que se estende de dezembro a maio com um pico de actividade em março (dados não publicados).



Fig. 3 – Espécime representativo de *P. polylepis*.

Esta espécie demonstra um claro comportamento agonístico, principalmente em alguns sistemas e durante o período estival em que os animais ficam retidos em pegos e a disponibilidade de alimento começa a escassear. Este tipo de comportamentos está relacionado com a defesa de áreas de alimentação e de abrigos (e.g. rochas) onde se protegem da corrente (Robalo *et al.* 2003).

É uma espécie associada a ambientes lóticos, com correntes moderadas a fortes, embora tenham grande adaptabilidade e também habite zonas lânticas como albufeiras e zonas próximas de barragens (Oliveira 2007).

Das três espécies estudadas no presente trabalho, é a que tem uma distribuição mais ampla, ocorrendo nas bacias do Tejo, Vouga, Mondego, e Sado (Fig. 4), e tendo sido introduzida nos rios Júcar e Segura, em Espanha (Kottelat & Freyhof 2007).

Um dos principais factores de ameaça à sobrevivência desta espécie é a fragmentação do habitat provocada pela construção de barragens e aproveitamentos hidroeléctricos nos rios onde ocorre (Cabral *et al.* 2005).

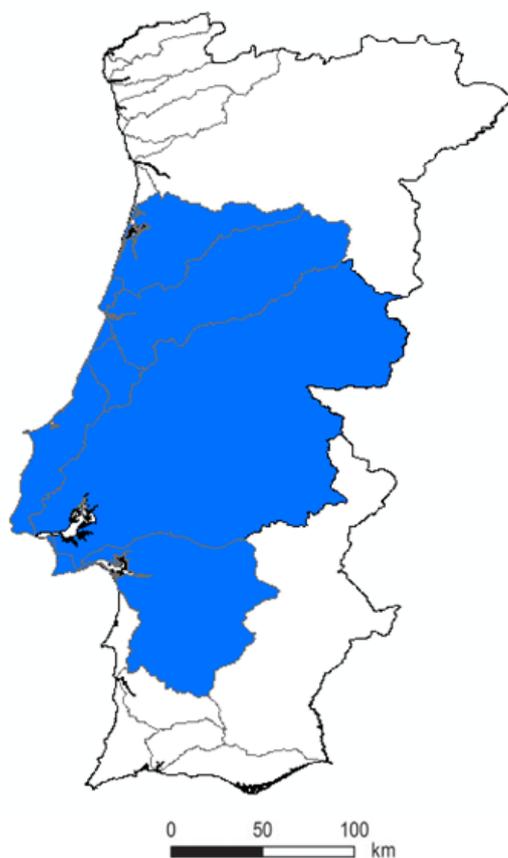


Fig. 4 – Área de distribuição de *P. polylepis* em Portugal Continental.

***Pseudochondrostoma willkommii* (Steindachner, 1866)**

(Boga do Guadiana)

A boga do Guadiana (Fig. 5) tem o lábio inferior recto e constituído por uma lâmina córnea grossa, 56 a 71 pequenas escamas na linha lateral, barbatana dorsal constituída por 8 a 9 raios ramificados, barbatana anal com 9 a 10 raios ramificados, 26 a 35 branquispinhas, e dentes faríngeos (cuja fórmula é 7 – 6) (Doadrio 2001; Kottelat & Freyhof 2007).

Os machos desenvolvem tubérculos nupciais durante o período de acasalamento (Doadrio 2001).

A sua dieta é constituída por matéria vegetal, e ocasionalmente pequenos invertebrados e detritos (Kottelat & Freyhof 2007).



Fig. 5 – Espécime representativo de *P. willkommii*.

Tal como as duas espécies anteriores efectua migrações pré-reprodutoras para montante, neste caso nos meses de fevereiro e março (Ribeiro *et al.* 2007), apresentando, durante estas migrações, comportamentos gregários (Kottelat & Freyhof 2007).

Ocorre frequentemente em zonas de albufeira, embora habite preferencialmente em troços médios de rios, caracterizados por maiores caudais (Doadrio 2001; Kottelat & Freyhof 2007). Distribui-se pela bacia hidrográfica do Guadiana (Fig. 6), tanto no curso principal como na maioria das sub-bacias mais importantes (Cabral *et al.* 2005), e pelas bacias do Odiel, Guadalquivir e Vélez em Espanha (Doadrio 2001; Kottelat & Freyhof 2007).

Esta espécie é ameaçada principalmente pela degradação do habitat provocada pela construção de barragens, alteração do regime natural de caudais, captação de água, extracção de inertes, degradação da qualidade da água, e introdução de espécies exóticas. A bacia do Guadiana tem vindo a sofrer uma degradação generalizada do habitat que resulta principalmente da construção de diversas barragens, e mais recentemente, da implementação do Empreendimento de Fins Múltiplos do Alqueva. Das espécies estudadas esta é a única que apresenta um estatuto de conservação preocupante, uma vez que está classificada como Vulnerável no *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal* (Cabral *et al.* 2005).

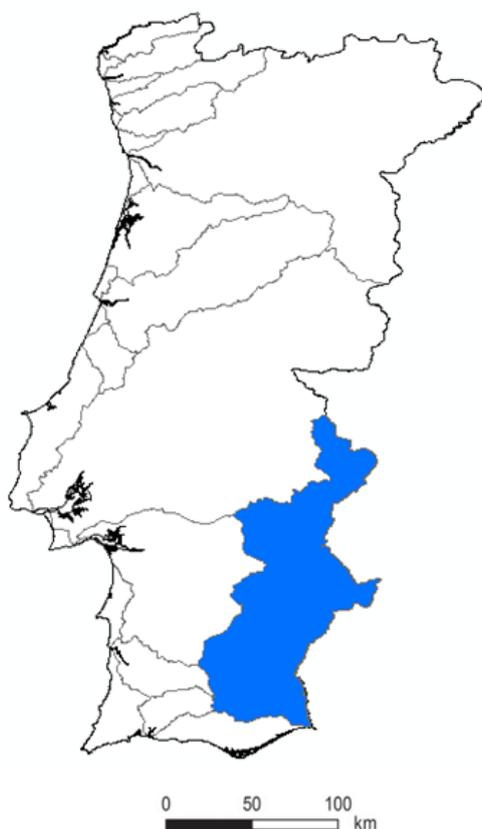


Fig. 6 – Área de distribuição de *P. willkommii* em Portugal Continental.

1.5 - Aplicabilidade e objectivos

A relevância deste trabalho pode ser vista sob duas perspectivas: (i) uma meramente científica a partir da qual obtemos informação sobre a capacidade natatória e ecomorfologia das espécies piscícolas estudadas, e a respectiva relação destes dois parâmetros com as distintas características ao nível do regime de caudais dos rios de origem; e (ii) outra mais aplicada, uma vez que a informação resultante deste trabalho pode ser relevante na regionalização de medidas de gestão a aplicar nos rios portugueses com o objectivo de mitigar os efeitos da perda de conectividade longitudinal dos mesmos. No caso específico das passagens para peixes, e da definição do seu perfil hidráulico ao nível das velocidades de corrente, esta informação é importante por não existirem muitos estudos sobre a capacidade natatória de ciprinídeos potamódromos, que permitam definir limites considerados adequados para espécies com estas características.

Importa ressaltar também que a relação entre os caudais, a ecomorfologia, e a capacidade natatória está pouco estudada no que diz respeito a espécies

dulciaquícolas mediterrânicas, com a excepção do trabalho que Alexandre *et al.* (2014) desenvolveram com uma espécie pertencente ao género *Luciobarbus*.

Os objectivos deste estudo são: (i) determinar a capacidade natatória das três espécies de boga através da determinação das respectivas velocidades críticas de natação (U_{crit}); e (ii) perceber como esta capacidade natatória se relaciona com as características ecomorfológicas das espécies e (iii) com as características hidromorfológicas dos rios de origem.

2 - Material e Métodos

2.1 - Captura dos animais e manutenção em cativeiro

Os animais testados neste estudo foram capturados com um aparelho de pesca elétrica (Hans Grassl EL 62 generator DC, 600 V), nas bacias hidrográficas dos rios Lima, Tejo e Guadiana. A espécie *P. duriense* foi capturada no Rio Vez, a espécie *P. polylepis* no Rio Tejo e a espécie *P. willkommii* no Rio Chança (Fig. 7). Os animais da espécie *P. polylepis* foram capturados durante abril e maio de 2013, tendo os respectivos testes U_{crit} sido realizados na mesma altura. Em relação a *P. duriense* e *P. willkommii*, os animais foram capturados e testados no período entre fevereiro e março de 2014.

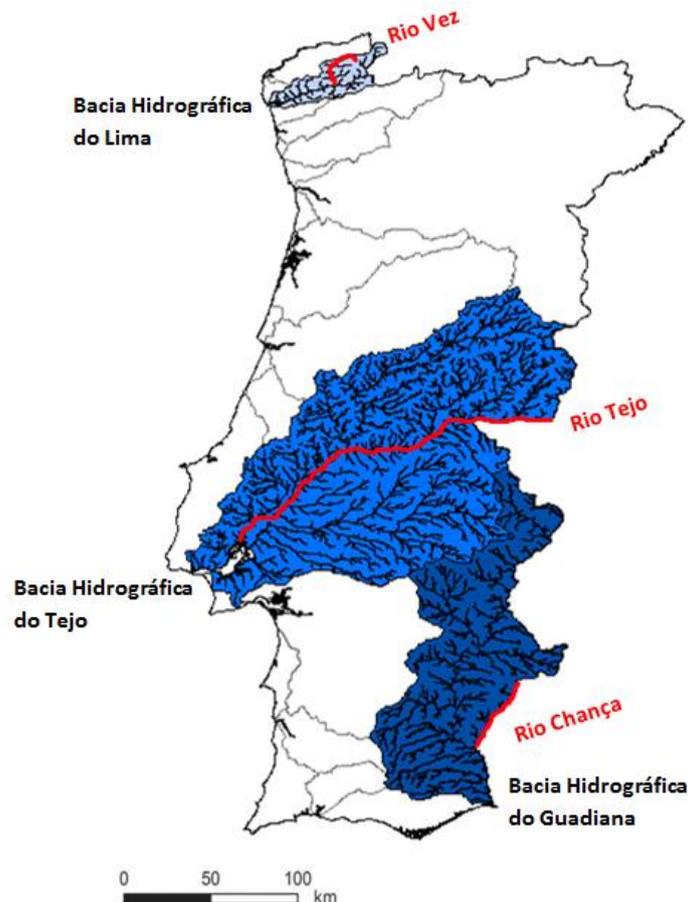


Fig. 7 – Rios de origem, e respectivas bacias hidrográficas, dos animais estudados.

Capturaram-se cerca de 40 animais de cada uma das espécies, na sua totalidade pertencentes a uma classe dimensional previamente definida, entre 15 e 20 cm de comprimento.

Após a captura os animais foram imediatamente transportados para o laboratório onde foram colocados num tanque circular com 2000L de capacidade. Parâmetros como o fotoperíodo (12h com luz /12h sem luz), a qualidade da água (dois filtros biológicos e um filtro UV), e a temperatura (refrigerador programado para manter a água a 15°C correspondente à temperatura aproximada da água dos rios no momento da captura dos animais) foram devidamente controlados. Os animais foram mantidos neste tanque de aclimação durante um período não inferior a dois dias, de forma a disporem de um período de adaptação às condições em cativeiro, antes de se iniciarem os testes das velocidades críticas de natação. Os animais não foram alimentados durante o decorrer da experiência e cada um deles foi testado apenas uma vez.

2.2 - Caracterização da área de estudo

Os três rios, onde os animais foram capturados, pertencem a bacias hidrográficas com características hidrológicas distintas. As características das espécies estudadas estão associadas às bacias hidrográficas, e não apenas ao rio onde foram capturadas, pelo que a caracterização hidrológica deste estudo se irá focar, essencialmente, nas características do troço principal, que é o mais representativo, de cada uma das bacias. No entanto, é necessário ressaltar que, ao fazer a comparação das características hidrológicas de cada um dos rios, se deve ter em consideração a dimensão de cada sistema, principalmente no caso do Rio Lima que tem dimensões bastante inferiores aos restantes cursos de água analisados.

O Rio Vez, onde as Bogas do Norte foram capturadas, é um dos principais afluentes da bacia hidrográfica do Rio Lima, e apresenta um caudal natural e permanente. O Rio Lima nasce na serra de San Mamede em Espanha a uma altitude de, aproximadamente, 950 m, tendo um comprimento de 135 km e uma área de drenagem de 2535 km². Este rio enquadra-se na tipologia de Rios do Norte de Média-Grande Dimensão e a nível climático sofre de influência atlântica, caracterizada por uma temperatura média anual baixa ($12,62 \pm 1,23$ °C) e uma elevada precipitação média anual ($1196,35 \pm 347,30$ mm) no contexto climático do território de Portugal Continental (INAG 2008). Tem composição geológica, principalmente, granítica e é caracterizado por vales estreitos e íngremes que, em conjunto com a elevada precipitação, lhe conferem um ambiente caudaloso e turbulento.

O Rio Tejo, onde se capturaram os exemplares de boga-comum, enquadra-se na tipologia de Grandes Rios do Centro e é um rio fortemente modificado (INAG 2008). Constitui uma importante bacia hidrográfica que é a 3ª maior bacia Ibérica, com uma

superfície de 80629 km², dos quais 24800 são em território português. Esta bacia hidrográfica tem uma longitude de aproximadamente 700 km e uma largura média de 120 Km e representa um eixo geográfico que separa duas regiões geoclimáticas e geofísicas distintas da Península Ibérica, a parte Norte constituída por faixas montanhosas e afluentes caudalosos e a parte Sul, constituída por relevos suaves e um regime pluvioso mais árido, de características mediterrânicas (Ferreira 2011). Assim, o Rio Tejo é um sistema com características de transição entre os rios do Norte e os rios do Sul de Portugal.

O Rio Chança, onde se capturaram as bogas do Guadiana, situa-se na bacia hidrográfica do Rio Guadiana e tem um comprimento de 117 km e uma área de drenagem de 985 km². O Guadiana é um rio de características tipicamente mediterrânicas, com regime hidrológico muito irregular, caracterizado por acentuados períodos de cheia e de seca, e que sofre de crescentes pressões humanas. Este rio nasce em Espanha e tem um comprimento total de 810 km. Grande parte dos afluentes do Rio Guadiana têm carácter temporário, pelo que durante o Verão ficam habitualmente reduzidos a pequenos pegos isolados ou troços que chegam a secar totalmente. O Guadiana enquadra-se na tipologia de Grande Rios do Sul e, tal como o Tejo, é um rio fortemente modificado (INAG 2008).

Os três rios têm perfis de altimetria bastante distintos (Figs. 8 e 9), sendo o Rio Lima o que apresenta, em média, um gradiente mais acentuado, com uma média de 9,7 m/km, enquanto os rios Tejo e Guadiana têm um gradiente de inclinação médio de 0,5 m/km e 0,6 m/km, respectivamente (Fig. 9).

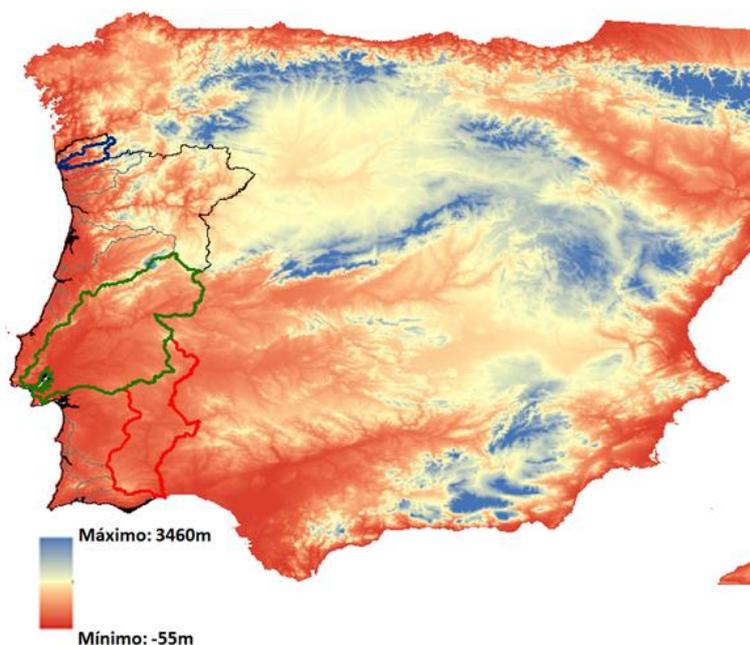


Fig. 8 – Mapa de altimetrias da Península Ibérica: Bacia hidrográfica do Lima (—), Bacia hidrográfica do Tejo (—), Bacia hidrográfica do Guadiana (—).

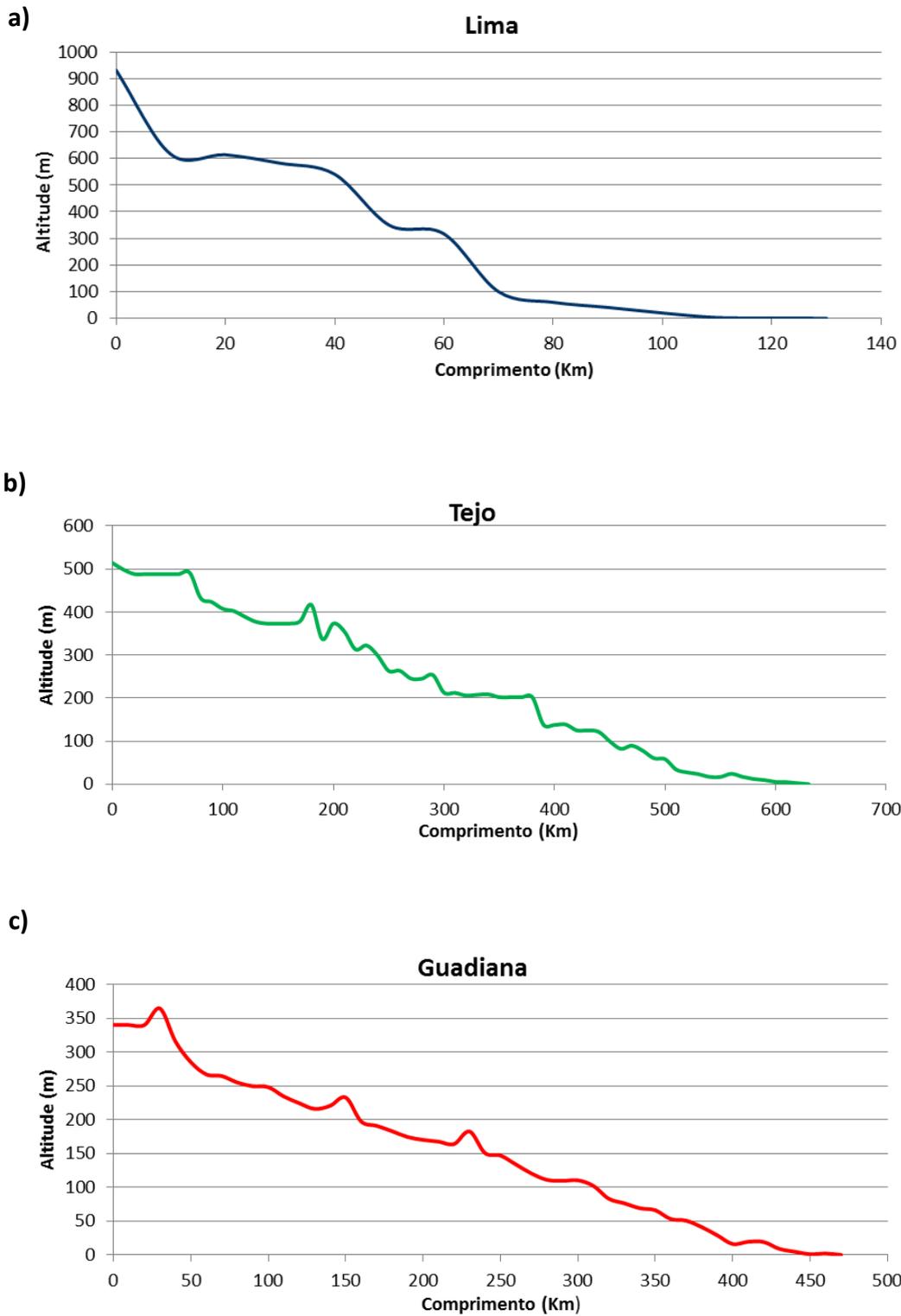


Fig. 9 – Perfil longitudinal do gradiente dos rios (a) Lima, (b) Tejo e (c) Guadiana.

Os padrões de precipitação, a temperatura e o gradiente influenciam a magnitude, variabilidade e duração dos caudais, e de forma global influenciam a quantidade de água existente no ecossistema. De seguida, apresenta-se a caracterização hidrológica dos três rios obtida com recurso ao *software* IAHRIS 2.2, através de séries de caudal, de 50 anos do Rio Guadiana, 26 anos do Rio Tejo e 25 anos do Rio Lima, que foram obtidas recorrendo à base de dados (www.snirh.pt) da Agência Portuguesa do Ambiente (APA, I.P).

O volume anual médio de caudais é superior no Rio Tejo ($10680,57 \text{ hm}^3$), comparativamente aos Rios Guadiana ($4443,51 \text{ hm}^3$) e Lima ($1576,23 \text{ hm}^3$), enquanto a diferença média entre os valores máximos e mínimos de caudais ao longo do ano indica uma variabilidade maior, também, para o Rio Tejo ($2120,71 \text{ hm}^3$), em relação aos Rios Guadiana ($1319,69 \text{ hm}^3$) e Lima ($443,41 \text{ hm}^3$).

Os padrões de sazonalidade indicam que os Rios Tejo e Lima registam os valores mais baixos de caudal durante o mês de agosto, enquanto o Rio Guadiana atinge os valores mais baixos em julho. Já os caudais mais altos são atingidos em janeiro no Rio Tejo, em fevereiro no Rio Guadiana e em março no Rio Lima, embora existam grandes diferenças ao nível da magnitude e duração destes eventos extremos (Fig. 10). Os valores de caudal elevados (valores que ultrapassam o caudal associado ao percentil 5% na curva de duração de caudais) são mais comuns e mais altos no Rio Tejo, onde o caudal diário máximo é em média $3000 \text{ m}^3/\text{s}$, em comparação com o Rio Guadiana que tem em média um caudal diário máximo de $2147,95 \text{ m}^3/\text{s}$ e com o Rio Lima que regista $738,37 \text{ m}^3/\text{s}$ (Fig. 11).

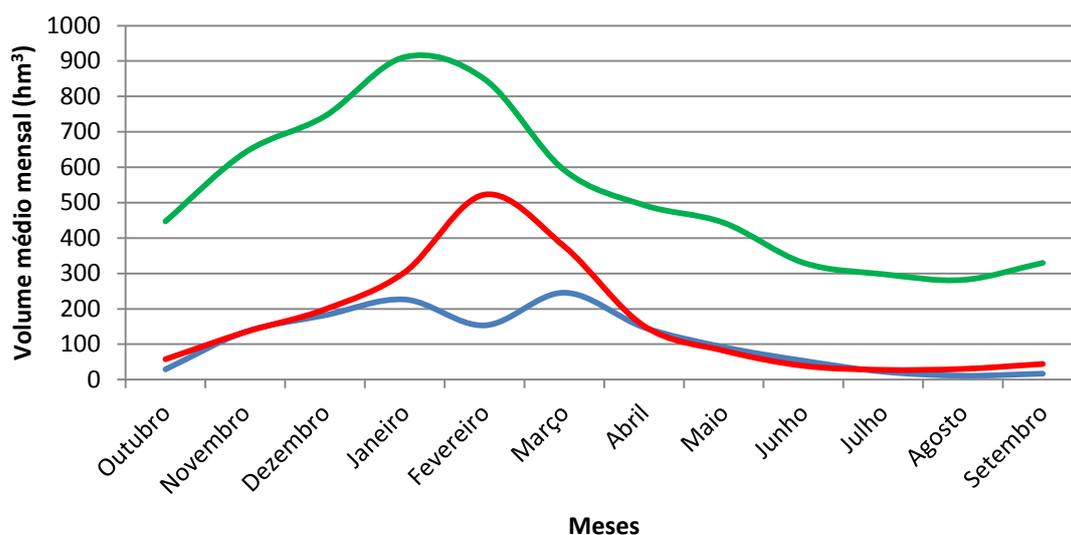


Fig. 10 – Volumes médios mensais (hm^3) dos três rios: Rio Tejo (—), Rio Lima (—), Rio Guadiana (—).

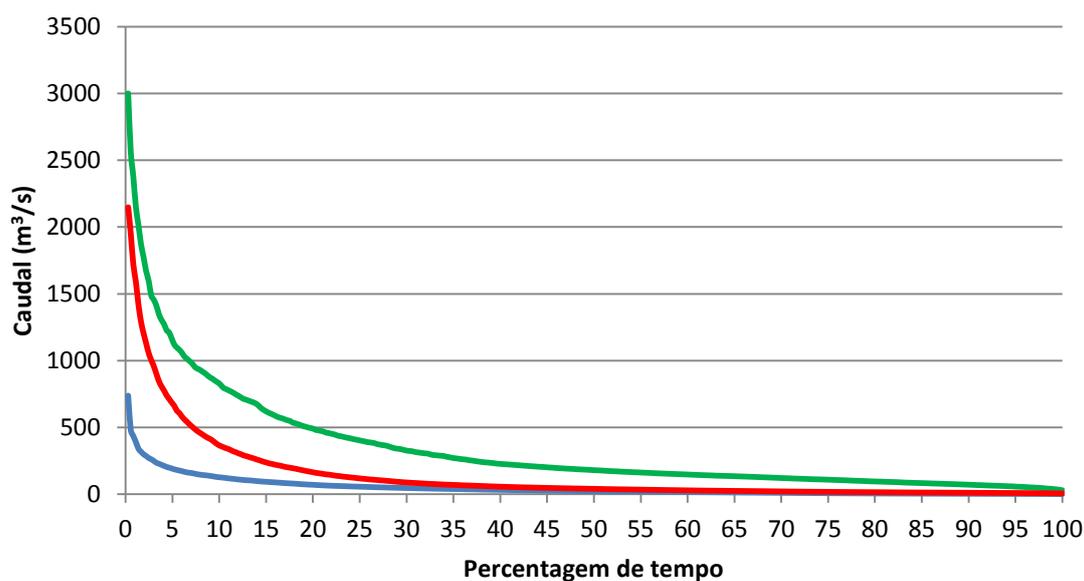


Fig. 11 – Curvas de duração de caudal (m^3/s) dos três rios: Rio Tejo (—), Rio Lima (—), Rio Guadiana (—).

Em relação aos períodos de baixo caudal (valores de caudal que são mais baixos que o caudal associado ao percentil 95% na curva de duração de caudais), os valores registados são de $29,59 \text{ m}^3/\text{s}$ para o Tejo, $6,64 \text{ m}^3/\text{s}$ para o Guadiana e $1,57 \text{ m}^3/\text{s}$ para o Lima. A magnitude do caudal de inundação (relacionada com a dinâmica sedimentar), regista valores de $1153,35 \text{ m}^3/\text{s}$ para o Tejo, $679,93 \text{ m}^3/\text{s}$ para o Guadiana e $191,50 \text{ m}^3/\text{s}$ para o Lima. Assim, de forma geral, a análise hidrológica mostra claramente que os três sistemas têm características bastante distintas, mas também que as diferentes dimensões dos mesmos, dificultam as comparações entre eles. Este facto deve ser considerado quando se analisam os valores apresentados anteriormente, uma vez que está descrita a ocorrência de um ambiente mais instável e turbulento, com caudais de maior magnitude e mais persistentes no tempo nos rios do Norte, contrariamente aos ambientes mais estáveis e de caudais mais reduzidos nos rios do Sul, embora os resultados da análise hidrológica nos possam levar a pensar o contrário.

2.3 - Teste das velocidades críticas de natação

De forma a avaliar a capacidade natatória das três espécies de bogas, determinou-se a velocidade crítica de natação de cada animal, seguindo o procedimento experimental definido por Brett (1964) utilizando um túnel de natação construído para esse efeito (Fig. 12). O túnel de natação é composto por um circuito fechado de tubos de PVC com diâmetro de 250 mm e uma câmara de natação em acrílico transparente (720 x 250 mm) por onde circula a água propulsionada por uma bomba submersível (SR4620.410 HG; Flygt, Gesallvagen, Sweden). A câmara de natação é fechada de ambos os lados por redes metálicas. O controlo das velocidades de corrente foi feito pelo operador recorrendo a um controlador de frequências que regula a rotação da bomba propulsora (mini AC drive Altivar 31; Telemecanique, Rueil Malmaison Cedex, France Altiva). Previamente aos testes de natação, propriamente ditos, recorreu-se a um procedimento de calibração que consistiu na colocação de um fluxómetro do modelo RHCM; Hidro-bios, Kiel-Holtenau, Germany no interior da câmara de natação (em três pontos distintos) e registo das velocidades de corrente durante consecutivos aumentos da frequência do motor. Com base nos dados recolhidos durante o procedimento de calibração, foi calculada uma recta de regressão de forma a determinar a relação entre a frequência do motor e a velocidade de corrente. Através desta regressão foi possível determinar a correspondência entre as frequências e as respectivas velocidades de corrente, sendo que estas podem variar entre 0 e 1.44 m/s (Fig. 13). Para garantir um fluxo de água laminar e homogéneo em toda a câmara de natação foi instalado um colimador, que é um agregado de tubos de pequeno diâmetro (6 mm), na parte anterior da câmara de natação.

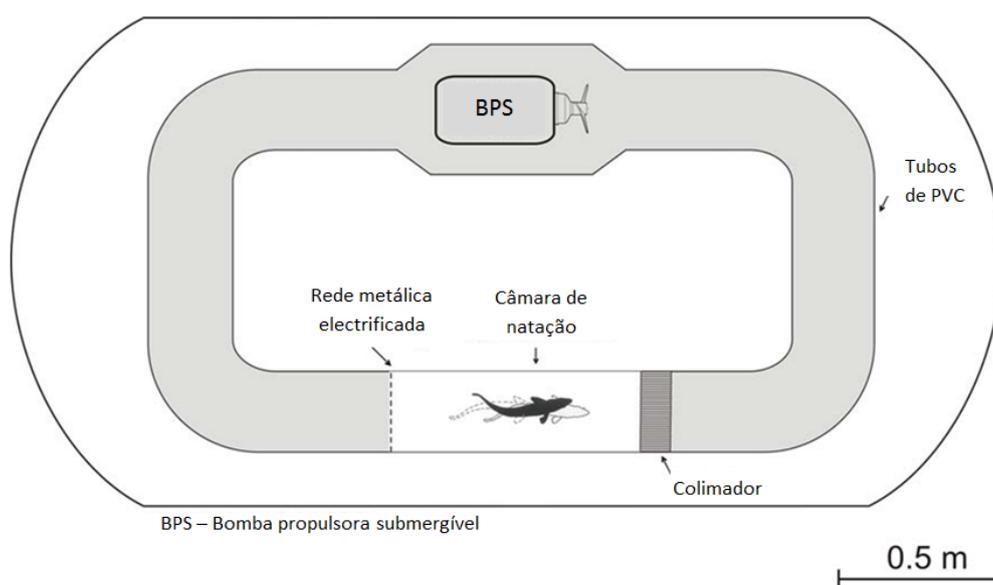


Fig. 12 – Representação esquemática do túnel de natação. Adaptado de Quintella *et al.* (2010).

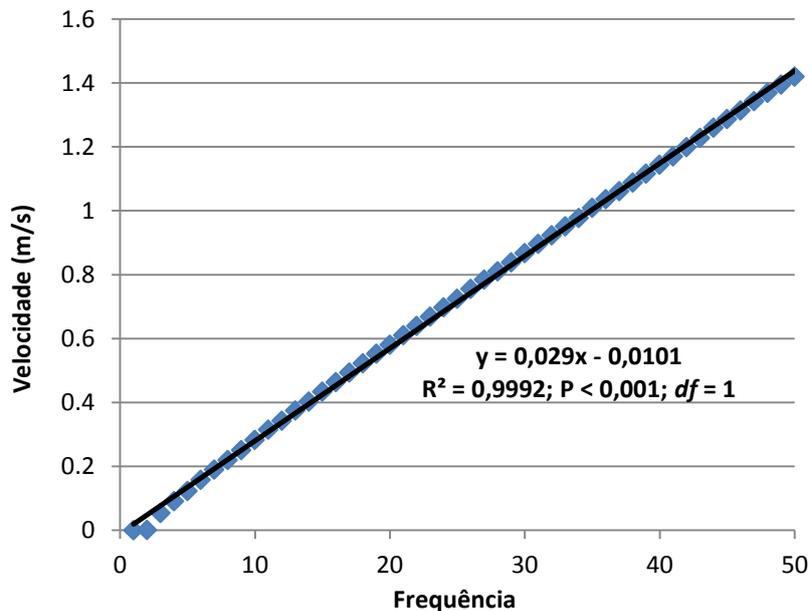


Fig. 13 - Relação entre as velocidades de corrente (m/s) no interior do túnel de natação e a frequência controlada pelo dispositivo que regula a rotação da bomba propulsora.

O túnel de natação está submerso num tanque ambiente de fibra de vidro com capacidade máxima para 4500 litros de água (C x L x A: 3.0 x 1.5 x 1.0 m). O tanque foi equipado com um filtro biológico e um refrigerador para manter a água a uma temperatura idêntica à do tanque de aclimação (i.e., 15°C).

Os animais foram transferidos do tanque de aclimação para o tanque de natação com um camaroeiro desenhado para o efeito com tecido suave de cor preta, de forma a minimizar o *stress*, criando um ambiente escuro e diminuindo o risco de lesões durante este processo. Foi colocada uma cobertura de PVC na parte frontal da câmara de natação de forma a criar uma área mais protegida e mais escura para incentivar os animais a nadarem nesta zona. Todos os testes foram realizados com a mesma intensidade de luz artificial para minimizar possíveis efeitos no comportamento natatório dos peixes. Antes de se iniciar o teste, cada animal teve um período de aclimação ao túnel de natação durante 1 hora, à velocidade de corrente 0,2 m/s, para recuperar da manipulação a que necessariamente foi sujeito e orientar o sentido da natação no interior da câmara de natação. Após este período de aclimação o teste iniciou-se com o aumento da velocidade de corrente em 0,15 m/s a cada 30 minutos até o animal atingir a exaustão. Durante o teste, o animal foi dissuadido de descansar, encostando-se à rede traseira da câmara de natação, através de um campo eléctrico (7-12 V, 4 A) activado durante períodos de tempo não superiores a 2 segundos, e apenas quando o animal tocava na rede. Estes estímulos eléctricos

garantiram que o animal evitasse o contacto com a rede electrificada na parte posterior da câmara de natação. O teste de natação foi dado por concluído quando se considerou que o peixe tinha atingido um estado de exaustão, comprovada quando, após estímulos eléctricos consecutivos de 2 segundos num período máximo de 10 segundos, continuava a mostrar incapacidade para se afastar da rede (Brett 1964; Mateus *et al.* 2008).

Após os testes estarem concluídos calculou-se a velocidade crítica de natação (U_{crit} , expressa em m/s), para cada um dos animais, usando 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 mantida durante um intervalo de 30 minutos completo (m/s), U_{ii} é o incremento de velocidade (m/s), T_i é o tempo decorrido até a velocidade de exaustão (s) e T_{ii} é o tempo entre cada incremento (s).

Considerando o efeito de bloqueio ao fluxo de água provocado pela presença do peixe dentro da câmara de natação fez-se a correcção 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. Considerou-se que a área transversal do peixe é aproximadamente uma elipse pelo que se utilizou a expressão $\pi \times (A^2)^{-1} \times (L^2)^{-1}$, onde A corresponde à altura máxima e L à largura máxima do peixe. Para o cálculo da área transversal da câmara de natação utilizou-se a fórmula da área do círculo πr^2 .

Este efeito de bloqueio provoca um ligeiro aumento da velocidade de corrente junto ao peixe, que leva a um incremento das forças de arrasto que actuam sobre o animal dentro da câmara de natação (Bell & Terhune 1970).

Depois de os testes estarem concluídos os animais foram eutanasiados, através da imersão numa solução com concentração letal (2ml/l) de 2-phenoxyetanol, para posterior processamento. Para cada animal, determinou-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 máximas (A em mm). Seguidamente foram observadas e retiradas as gónadas para obtenção do seu peso (PG em g) e determinação macroscópica do sexo dos animais.

Após as medições anteriores calcularam-se as velocidades críticas relativas (em CT/s), para cada um dos animais, recorrendo à expressão:

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

Determinou-se ainda o Índice Gonadossomático (IGS) de forma a perceber se a determinação das velocidades críticas de natação foi influenciada por eventuais diferenças associadas à maturação sexual. Para calcular este índice (Bagenal & Tesch 1978) utilizou-se a expressão:

$$\text{IGS} = (\text{PG}/\text{PT}) \times 100$$

2.4 - Análises morfométricas

Após a conclusão de todos os procedimentos anteriores os animais foram sujeitos a análises morfométricas geométricas para identificar possíveis diferenças entre as três espécies. Este procedimento foi apenas realizado com os animais que manifestaram um comportamento reofílico considerado adequado dentro da câmara de natação e completaram com sucesso o teste.

Este processo iniciou-se com a colocação de cada animal sobre uma placa de *roofmate* e marcação de alguns pontos específicos para facilitar as análises subsequentes. De seguida foram tiradas fotografias digitais ao lado esquerdo do animal recorrendo a uma máquina fotográfica Sony Handycam HDR-XR200VE 4.0Mp (Tokyo, Japan). De forma a eliminar sombras e aumentar a qualidade das fotografias colocou-se o animal dentro de um cubo difusor iluminado lateralmente com lâmpadas fluorescentes.

Para cada animal foram definidos 11 pontos (*landmarks*) de referência de coordenadas bidimensionais (x e y) (Fig. 14) recorrendo ao *software* TpsDig (Rohlf 1996). Se seguida, fez-se uma análise generalizada de Procrustes (Rohlf & Slice 1990) para ajustar as coordenadas dos pontos de referência. Esta análise centra cada animal num centróide comum, dimensiona os animais para que todos fiquem do mesmo tamanho, através da divisão de cada configuração total pelo tamanho do centróide, e roda os animais para uma orientação comum, minimizando assim as diferenças entre cada um dos pontos de referência.

Com o *software* TpsRelw (Rohlf 1997) obteve-se uma forma de “consenso”, que corresponde à forma criada pelas coordenadas médias dos 11 pontos de referência, e estimaram-se 18 deformações parciais. Estas deformações parciais são os parâmetros de forma mínimos necessários para deformar a forma de “consenso” até à forma de cada um dos animais analisados e contêm informação matricial que pode ser analisada com estatística multivariada (Adams *et al.* 2004). De seguida, aplicou-se uma análise de componentes principais (PCA) a partir de uma matriz com os valores das deformações parciais obtidas para analisar a segregação espacial dos indivíduos analisados em termos morfométricos (Rohlf 1993).

De forma a testar a hipótese de variações significativas entre as três espécies de bogas utilizou-se uma análise multivariada de covariâncias (MANCOVA, método de Wilks λ) onde o rio de origem, o sexo, e a interação entre o rio e o sexo foram usadas como factores, as deformações parciais como variáveis dependentes e o tamanho do centróide como covariável. Com um teste eta quadrado (η^2) parcial determinou-se a força do efeito de cada factor testado.

Seguidamente, executou-se uma análise discriminante multivariada (DFA, método de Wilks λ) na matriz das deformações parciais de forma a tornar mais claras e confirmar as potenciais diferenças entre as formas do corpo das três espécies. A análise anterior envolve um processo de validação cruzada que permite identificar a percentagem de classificações correctas através da comparação da classificação relacionada com a morfologia para cada um dos animais, feita pela DFA, com a classificação inicialmente atribuída a cada indivíduo. De forma a facilitar a visualização das diferenças na forma do corpo das três espécies fez-se uma regressão entre as deformações parciais e os *scores* individuais da primeira raiz canónica obtida através da análise discriminante, recorrendo ao *software* TpsRegr (Rohlf 1998). Assim, obtiveram-se grelhas de deformação que nos mostram como uma forma pode ser esticada ou encolhida e cujo resultado reflecte 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*).

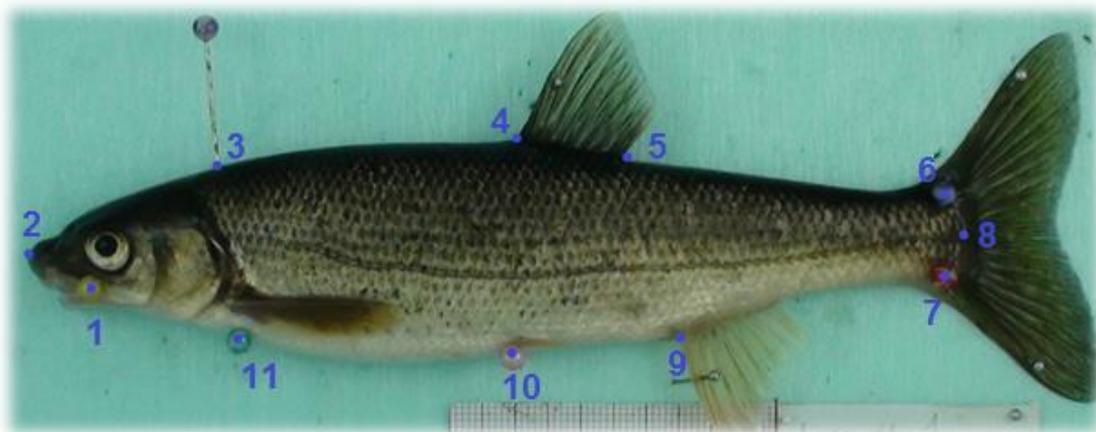


Fig. 14 - Localização dos 11 pontos de referência de coordenadas bidimensionais, usados na análise morfométrica, definidos para os exemplares das três espécies testadas.

A análise morfométrica previamente descrita foi complementada com a medição de variáveis morfológicas suplementares consideradas importantes para a natação dos peixes (Gatz 1979; Leavy & Bonner 2009), nomeadamente (Fig. 15): índice de achatamento (razão entre a altura máxima e a largura máxima do corpo); altura relativa do corpo (razão entre a altura máxima do corpo e o comprimento *standard*);

comprimento relativo do pedúnculo caudal (razão entre o comprimento do pedúnculo e o comprimento *standard*); altura relativa da barbatana caudal (razão entre a altura da barbatana caudal e a altura máxima do corpo); comprimento relativo da barbatana peitoral (razão entre o comprimento da barbatana peitoral e o comprimento *standard*); área da barbatana caudal (cm²); altura relativa da barbatana dorsal (razão entre a altura da barbatana dorsal medida da base ao ápice e a altura máxima do corpo); comprimento relativo da barbatana dorsal (razão entre o comprimento ao nível da base da barbatana dorsal e o comprimento *standard*); e índice de condição corporal calculado a partir da fórmula $K = (PT \times CT^{-3}) \times 100$ (Bagenal & Tesch 1978).

Seguidamente, utilizou-se uma DFA (método de Wilks's λ) para fazer uma discriminação das características morfométricas suplementares das três espécies, usando um processo que seleciona, passo a passo, as variáveis que contribuem de forma significativa para a discriminação entre as três espécies. Recorreu-se a um processo de validação cruzada para identificar a percentagem de classificações correctas atribuídas pela DFA a cada animal. De seguida fez-se uma PCA para complementar os testes anteriores e ajudar a visualizar as diferenças entre as variáveis morfométricas suplementares das três espécies, fazendo a caracterização da separação morfológica (em termos de variáveis suplementares) dos peixes estudados e da forma como as variáveis morfológicas estão associadas a essa ordenação espacial. Os *scores* dos eixos 1 e 2 da PCA foram correlacionados (Correlação de Spearman, *rho*) com as velocidades críticas de natação de cada animal de forma a perceber a relação entre a ordenação dos indivíduos testados relativamente a estas variáveis morfométricas suplementares e a respetiva capacidade natatória.

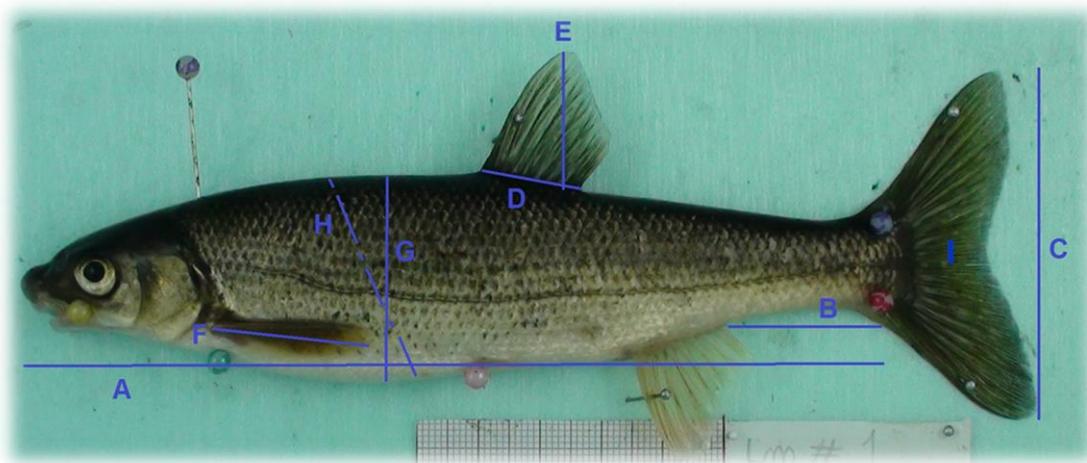


Fig. 15 - Representação das medições necessárias para a análise das características morfológicas suplementares. (A) Comprimento *standard*; (B) Comprimento do pedúnculo caudal; (C) Altura da barbatana caudal; (D) Comprimento da barbatana dorsal; (E) Altura da barbatana dorsal; (F) Comprimento da barbatana peitoral; (G) Altura máxima do corpo; (H) Largura máxima do corpo; (I) Área da barbatana caudal.

3 - Resultados

3.1 - Determinação da velocidade crítica de natação

Dos 40 animais testados de cada uma das espécies estudadas, completaram o teste das velocidades críticas de natação 22 indivíduos (55%) pertencentes à espécie *P. duriense*, 18 (45%) da espécie *P. polylepis* e 29 (72,5%) da espécie *P. willkommii*.

Foram detectadas diferenças estatisticamente significativas para U_{crit} entre as espécies ($P < 0,001$), designadamente no caso de *P. polylepis* que apresenta U_{crit} média inferior ($0,47 \pm 0,06$ m/s) (Teste de Tukey HSD; $P < 0,005$) às espécies *P. duriense* e *P. willkommii* que apresentam valores médios de U_{crit} semelhantes, respectivamente, $0,55 \pm 0,09$ m/s e $0,54 \pm 0,07$ m/s (Tab. 1; Fig. 16).

Tab. 1- Estatística descritiva de variáveis registadas nos indivíduos pertencentes às três espécies testadas: peso total (PT), comprimento total (CT), índice gonadossomático (IGS) e velocidade crítica da natação (U_{crit} expressa em m/s; $U_{crit/rel}$ expressa em CT/s)

		Média	d.p	Máx.	Min.
<i>P. duriense</i>	PT (g)	34.94	8.68	54.10	22.08
	CT (cm)	16.40	1.10	18.50	14.50
	IGS	6.51	3.49	15.60	1.32
	U_{crit} (m/s)	0.55	0.09	0.68	0.43
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	3.39	0.58	4.43	2.47
<i>P. polylepis</i>	PT (g)	45.23	7.24	57.13	32.42
	CT (cm)	18.57	1.07	20.00	16.50
	IGS	4.30	4.06	20.53	1.52
	U_{crit} (m/s)	0.47	0.06	0.57	0.36
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	2.51	0.28	3.13	2.00
<i>P. willkommii</i>	PT (g)	32.83	8.50	55.89	22.24
	CT (cm)	16.60	1.16	19.20	15.10
	IGS	6.89	2.88	17.43	3.96
	U_{crit} (m/s)	0.54	0.07	0.68	0.39
	$U_{crit/rel}$ (CT/s)	3.25	0.40	4.39	2.29

Apesar do esforço inicial de seleccionar, na altura da captura, animais pertencentes à mesma classe dimensional, existem diferenças estatisticamente significativas ($P < 0,001$) no comprimento total e peso total dos animais testados, sendo que *P. polylepis* é a espécie que apresenta maior comprimento total médio ($18,57 \pm 1,07\text{cm}$) (Teste de Tukey HSD; $P < 0,001$) e por conseguinte também o maior peso total médio ($45,23 \pm 7,24\text{g}$) (Teste de Tukey HSD; $P < 0,001$). O índice gonadosomático médio é significativamente (Kruskal-Wallis; $P < 0,001$) mais baixo na espécie *P. polylepis* ($4,30 \pm 4,06$) relativamente às espécies *P. willkommii* ($6,89 \pm 2,88$) e *P. duriense* ($6,51 \pm 3,49$), não existindo no entanto uma correlação significativa entre as U_{crit} e este índice. Também existem diferenças significativas entre as $U_{\text{crit/rel}}$ das três espécies (Kruskal-Wallis; $P < 0,001$), sendo que, mais uma vez, é a espécie *P. polylepis* que regista um valor mais baixo (Tab. 1).

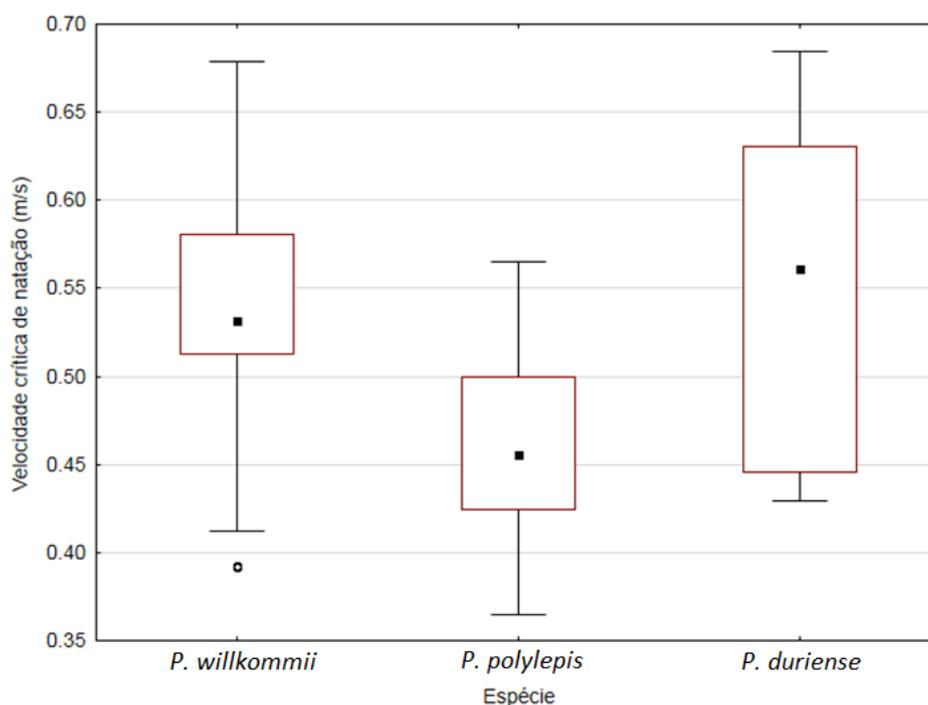


Fig. 16 - Caixas de bigodes com as distribuições (■ - medianas; □ - percentis 25 e 75%; ○ - outlier; ─ - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação para as três espécies estudadas.

3.2 - Análise da forma do corpo

A análise morfológica mais detalhada foi realizada apenas com os 69 indivíduos, distribuídos pelas três espécies, que completaram com sucesso o teste U_{crit} . A figura 17 mostra a ordenação espacial das variações morfométricas entre os animais em relação aos dois primeiros eixos de deformação que, em conjunto, representam 45.62% da variação total da forma do corpo dos peixes. O gráfico da figura 17 reflecte uma tendência para uma separação morfológica das três espécies ao longo do eixo 1 de deformação.

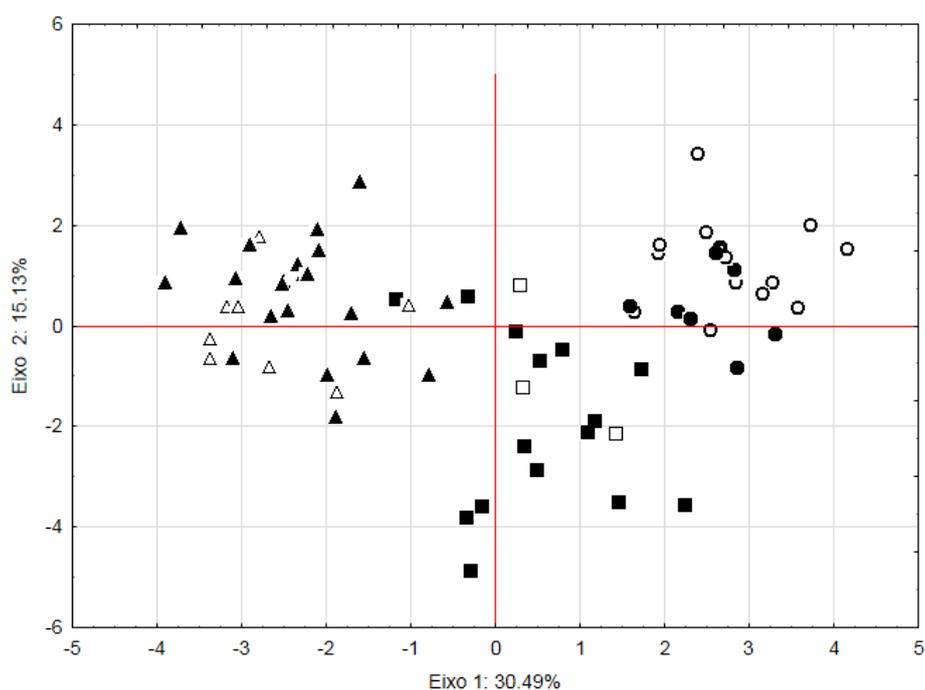


Fig. 17 - PCA referente à ordenação espacial dos 69 peixes que completaram o teste U_{crit} e cuja morfologia foi analisada, em relação às deformações parciais. Legenda: ○ - *P. duriense* (fêmeas); ● - *P. duriense* (machos); □ - *P. polylepis* (fêmeas); ■ - *P. polylepis* (machos); △ - *P. willkommii* (fêmeas); ▲ - *P. willkommii* (machos).

A forma como estes dados se agrupam, criando uma clara distinção entre a morfologia das três espécies, indica que as bogas do Norte e as bogas do Guadiana têm características marcadamente distintas, enquanto as bogas-comuns têm uma morfologia intermédia. A forma como os dados se agrupam também parece indicar que não existe dimorfismo sexual em nenhuma das três espécies.

A MANCOVA desenvolvida com a matriz de deformações parciais revelou que não existem diferenças significativas na forma do corpo entre machos e fêmeas, em cada

uma das espécies. O tamanho do centróide também não influenciou a forma do corpo dos animais pertencentes à classe dimensional testada, não se verificando por conseguinte um efeito alométrico nos dados recolhidos no presente trabalho. Existe um efeito significativo do factor espécie na variação da forma do corpo entre os animais (Wilks $\lambda = 0,030$; $F_{36,90} = 11,882$; $P = 0,000$) (Tab. 2). Tanto o factor sexo, como a sua interacção com o factor espécie não mostram efeito significativo. Assim, os resultados anteriores indicam que o factor espécie é o que mais contribui para a variação da forma do corpo (η^2 Parcial = 0,826). A análise discriminante aplicada com a matriz das deformações parciais suporta os resultados anteriores revelando diferenças significativas entre os animais pertencentes às três espécies (Wilks $\lambda = 0,014$; $F_{36,98} = 20,526$; $P < 0,001$). O processo de validação cruzada associado à análise discriminante indica 100% de classificações correctas para as três espécies.

A regressão feita com os *scores* das deformações parciais e os *scores* da primeira raiz canónica resultante da análise discriminante (Wilks $\lambda = 0,000$; $P < 0,001$) indica que 14 das 18 deformações são significativas a um nível de 5%. O teste de Goodall mostra que o modelo se adequa de forma significativa ($F_{18,1206} = 40,11$; $P < 0,001$), explicando 37,44% da distância residual de Procrustes para cada animal.

Tab. 2– Resumo da MANCOVA que analisa o efeito dos factores espécie, sexo e interacção entre espécie e sexo, e da covariável tamanho do centróide (tamanho do peixe em relação à variação da forma do corpo) na variação morfológica representada pela matriz de 18 *warps* parciais

	Wilks λ	F	Efeito (df)	Erro (df)	P-value	η^2 Parcial
Espécie	0.030	11.882	36	90	0.000	0.826
Sexo	0.728	0.932	18	45	0.547	0.272
Centróide	0.598	1.678	18	45	0.081	0.402
Espécie x Sexo	0.547	0.878	36	90	0.663	0.260

As grelhas de deformação (Fig. 18), que representam as alterações da forma do corpo necessárias para deformar a forma de “consenso” de cada uma das espécies, não apresentam diferenças muito óbvias em termos visuais, embora seja perceptível que *P. duriense* tem um pedúnculo caudal mais largo e um focinho ligeiramente mais pontiagudo do que as restantes. Parece haver uma tendência Norte-Sul em relação ao estreitamento do pedúnculo caudal, apresentando a espécie *P. willkommii* um pedúnculo caudal mais estreito e a espécie *P. duriense* um pedúnculo mais largo, enquanto a espécie *P. polylepis* representa uma situação intermédia para esta componente morfológica.

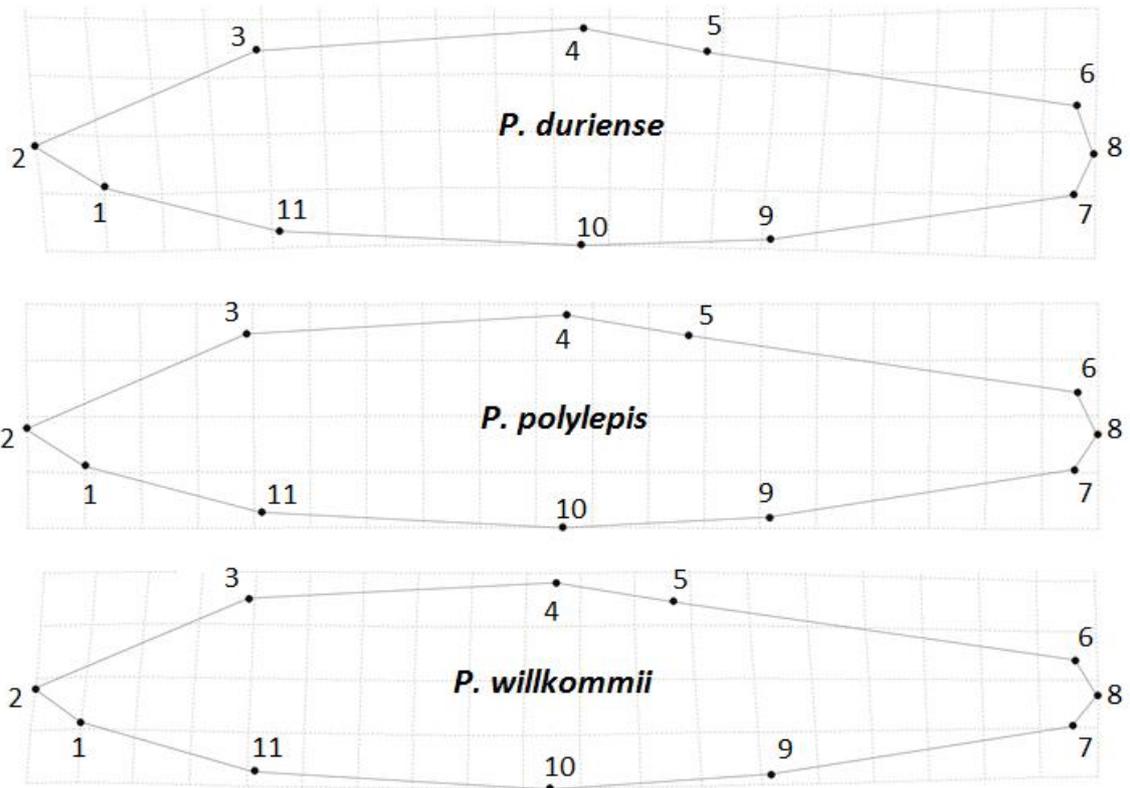


Fig. 18 – Grelhas de deformação que reflectem diferenças na forma do corpo entre as três espécies.

3.3 - Variáveis morfológicas suplementares

A estatística descritiva das 9 variáveis morfológicas suplementares de cada espécie está representada na tabela 3.

Tab. 3 - Estatística descritiva das variáveis morfológicas suplementares nos indivíduos pertencentes às três espécies testadas: Área da barbatana caudal; Índice de condição corporal (K); Índice de Achatamento; Altura relativa; Comprimento relativo do pedúnculo caudal; Altura relativa da barbatana caudal; Comprimento relativo da barbatana peitoral; Altura relativa da barbatana dorsal; e Comprimento relativo da barbatana dorsal

		Média	d.p	Máx.	Min.
<i>P. duriense</i>	Área Bar. Caudal	8.13	1.28	10.66	6.33
	K	0.78	0.06	0.91	0.66
	Ind. Achatamento	1.55	0.05	1.68	1.41
	Alt. Rel	0.19	0.01	0.23	0.17
	C. Rel. Ped. Caudal	0.18	0.01	0.20	0.16
	Alt. Rel. Bar. Caudal	2.19	0.30	2.59	1.03
	C. Rel. Bar. Peitoral	0.19	0.01	0.21	0.17
	Alt. Rel. Bar. Dorsal	0.83	0.06	0.92	0.72
	C. Rel. Bar. Dorsal	0.12	0.01	0.13	0.11
<i>P. polylepis</i>	Área Bar. Caudal	7.15	1.44	9.24	3.57
	K	0.71	0.08	0.82	0.46
	Ind. Achatamento	1.66	0.11	1.86	1.45
	Alt. Rel	0.19	0.01	0.23	0.16
	C. Rel. Ped. Caudal	0.19	0.01	0.20	0.17
	Alt. Rel. Bar. Caudal	1.71	0.19	2.13	1.30
	C. Rel. Bar. Peitoral	0.15	0.01	0.17	0.13
	Alt. Rel. Bar. Dorsal	0.75	0.07	0.90	0.63
	C. Rel. Bar. Dorsal	0.11	0.01	0.12	0.10
<i>P. willkommii</i>	Área Bar. Caudal	5.97	0.99	7.85	4.31
	K	0.71	0.04	0.79	0.61
	Ind. Achatamento	1.59	0.06	1.73	1.39
	Alt. Rel	0.19	0.01	0.21	0.17
	C. Rel. Ped. Caudal	0.19	0.01	0.21	0.15
	Alt. Rel. Bar. Caudal	1.88	0.17	2.18	1.50
	C. Rel. Bar. Peitoral	0.16	0.01	0.18	0.13
	Alt. Rel. Bar. Dorsal	0.83	0.09	1.17	0.69
	C. Rel. Bar. Dorsal	0.11	0.01	0.12	0.10

A análise discriminante baseada nas variáveis morfológicas suplementares indica diferenças significativas entre as espécies (Wilks $\lambda = 0,139$; $F_{18,116} = 10,849$; $P < 0,001$). O processo de validação das classificações atribuídas indicou uma percentagem de

classificações correctas de 86,36% (N = 19) para a espécie *P. duriense*, 83,33% (N = 15) para *P. polylepis* e 86,21% (N = 25) para *P. willkommii* (Tab. 4).

Tab. 4 – Percentagem de classificações correctas atribuídas a cada uma das espécies pelo processo de validação cruzada

	% class. correctas	<i>P. duriense</i>	<i>P. polylepis</i>	<i>P. willkommii</i>
<i>P. duriense</i>	86.36	19	0	3
<i>P. polylepis</i>	83.33	0	15	3
<i>P. willkommii</i>	86.21	1	3	25
Total	85.51	20	18	31

Os primeiros dois eixos da PCA (Fig. 19) explicam 55.70% das variações morfológicas, relacionadas com as variáveis suplementares, entre as três espécies. O eixo 1 mostra diferenças, principalmente, na altura relativa da barbatana caudal (-0.778), comprimento relativo da barbatana peitoral (-0.838), comprimento relativo da barbatana dorsal (-0.764) e área da barbatana caudal (-0.626). O eixo 2 indica diferenças, essencialmente, na altura relativa (-0.912), na altura relativa da barbatana dorsal (0.683) e no índice de condição corporal (K). Os animais da espécie *P. duriense* estão claramente associados negativamente ao eixo 1, reflectindo assim uma maior área e altura relativa da barbatana caudal, um maior comprimento relativo das barbatanas dorsal e peitoral, e também um índice de condição corporal (K) um pouco superior (Fig. 19; Tab. 3). Tanto a espécie *P. polylepis* como a espécie *P. willkommii* estão, principalmente, associadas positivamente ao eixo 1, apresentando por isso características contrárias à espécie *P. duriense*. A altura relativa é idêntica nas três espécies, enquanto a altura relativa da barbatana dorsal é igual, e mais elevada, nas espécies *P. duriense* e *P. willkommii*.

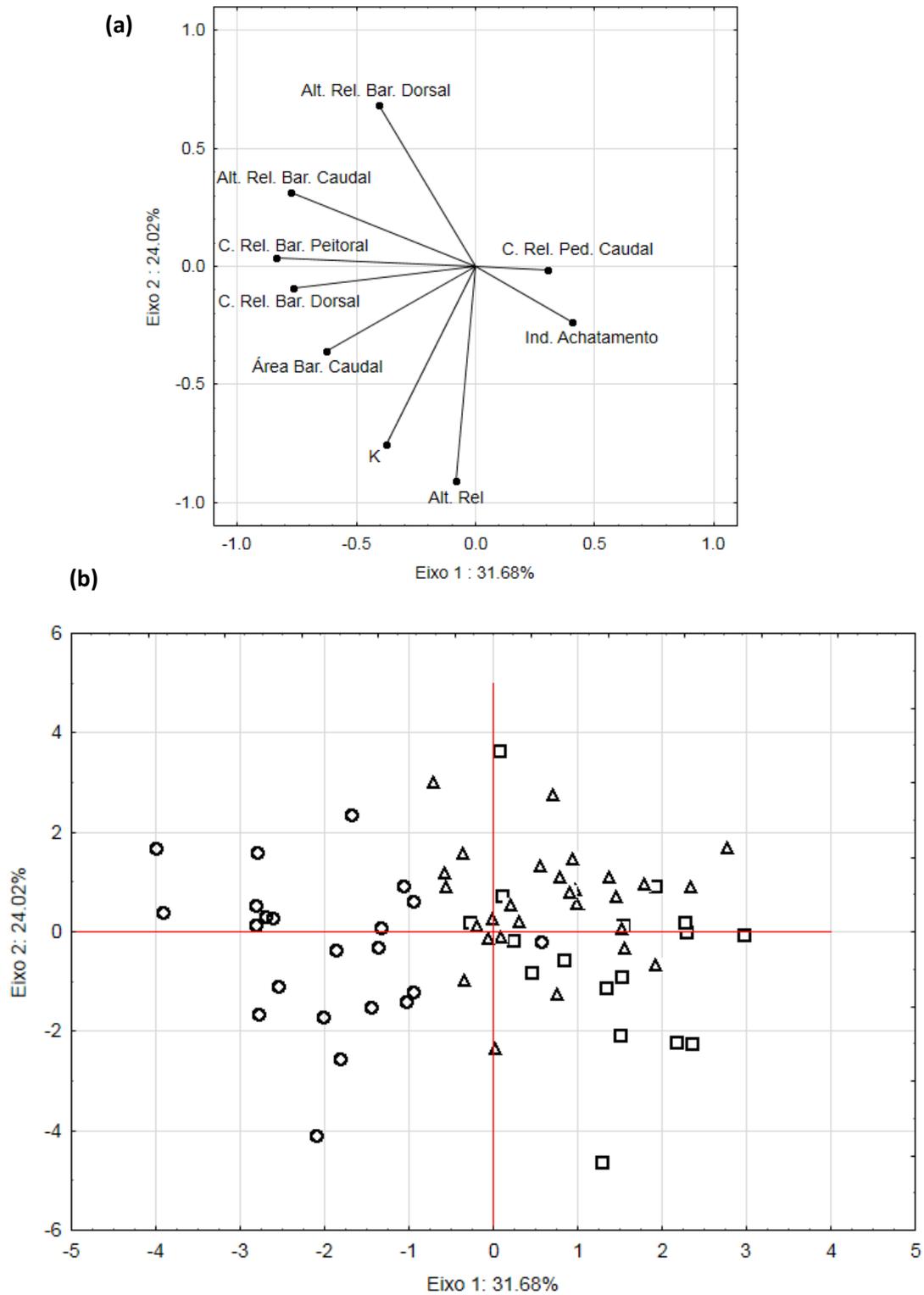


Fig. 19 - Gráficos que representam (a) a direcção e extensão das correspondências entre as variáveis morfológicas e os dois primeiros eixos da PCA, e (b) a dispersão dos animais testados em relação às variáveis morfológicas suplementares na PCA. Legenda: ○ - *P. duriense*; □ - *P. polylepis*; △ - *P. willkommii*.

A correlação feita entre os *scores* da PCA e as velocidades críticas de natação revela uma correlação negativa ($r = -0,276$) para o eixo 1 que é estatisticamente significativa ($P < 0,05$), enquanto que não existe uma correlação estatisticamente significativa com o eixo 2. Assim, animais com barbatanas peitorais e dorsais mais compridas e com barbatanas dorsais e caudais mais altas tendem a atingir velocidades críticas de natação mais elevadas.

4 - Discussão

As três bacias hidrográficas de onde são originários os animais estudados apresentam características hidrológicas bastante distintas ao nível da magnitude, duração e variabilidade dos caudais. Os rios do Sul, como o Guadiana, são habitualmente constituídos por declives suaves e têm características tipicamente mediterrânicas, com um regime de caudais altamente irregular e temporário, com períodos de seca e de inundação (Bernardo *et al.* 2003). Já os rios do Norte, tal como o Lima, com uma forte influência atlântica, são mais declivosos e têm caudais permanentes e, geralmente, mais elevados comparativamente aos rios do Sul, levando a que os peixes estejam sujeitos a um mosaico de habitat permanentemente mais turbulento e com maiores alterações a nível geomorfológico e de substrato, que promovem a meanderização do fundo e a criação de mais refúgios (Hickey & Salas 1995; Poff *et al.* 1997; Brizga *et al.* 2001). O Rio Tejo, situado na região Centro, representa uma situação intermédia, a nível climático, entre os rios permanentes e caudalosos característicos da Região Norte do país e os rios de cariz temporário e com caudais mais reduzidos típicos da Região Sul, sendo semelhante ao Rio Guadiana ao nível do gradiente.

Tendo em conta a distribuição das espécies estudadas e estas diferenças hidromorfológicas associadas aos sistemas hidrográficos por elas utilizados, testou-se a hipótese de espécies distintas, mas próximas em termos filogenéticos, associadas a sistemas com diferentes habitats, poderem revelar diferenças significativas na sua capacidade natatória. Os resultados obtidos revelam velocidades críticas de natação muito semelhantes para as espécies *P. duriense* e *P. willkommii*, e parecem contrariar a hipótese levantada inicialmente neste trabalho que pressupõe que as diferentes características hidromorfológicas destes rios levariam a que as duas espécies tivessem velocidades críticas diferentes, *i.e.* capacidades natatórias díspares.

Por outro lado, as bogas da espécie *P. polylepis* apresentam velocidade crítica (0.47 m/s) e velocidade crítica relativa (2.51 CT/s), significativamente inferiores aos valores obtidos para as restantes duas espécies. Estes resultados são também significativamente mais baixos que os obtidos por Romão *et al.* (2012) que determinou uma velocidade crítica de 0.73 m/s (Fig. 20) para animais da mesma espécie e pertencentes à mesma classe dimensional que os espécimes utilizados no presente estudo. Os resultados obtidos para *P. polylepis* reflectem o fraco comportamento reofílico demonstrado pelos animais durante os testes de natação, possivelmente, em consequência da captura dos mesmos ter ocorrido apenas na fase final do período reprodutor. Esta hipótese é corroborada por um valor inferior associado ao índice gonadosomático determinado para a *P. polylepis* o que indicia que os animais poderão ter sido capturados numa fase diferente do ciclo reprodutor. Esta captura tardia dos animais deveu-se às condições climatéricas adversas registadas em março e

abril de 2013 e levou a que durante o período de testes os peixes não tenham evidenciado um comportamento locomotor reofílico condicente com níveis de actividade típicos do período migratório. Pelo contrário, os animais testados por Romão *et al.* (2012) foram capturados e testados mais cedo, provavelmente no pico da capacidade natatória, tendo por isso demonstrado um comportamento marcadamente reofílico, típico do período associado à migração reprodutora para montante.

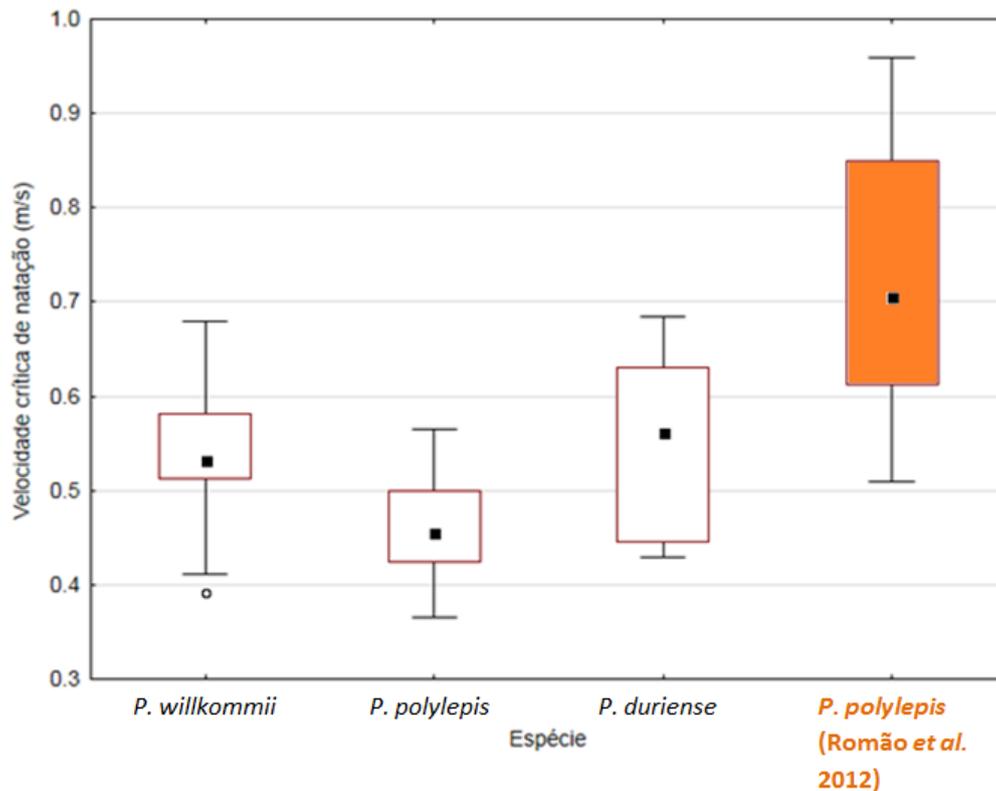


Fig. 20 - Caixas de bigodes com as distribuições (■ - medianas; □ - percentis 25 e 75%; ○ - outlier; ─ - valores máximos e mínimos) das velocidades críticas de natação para as três espécies estudadas neste trabalho, e para a espécie *P. polylepis* (classe dimensional: 15 – 20 cm) estudada por Romão *et al.* (2012).

Alguns autores estudaram a relação entre a capacidade natatória e a aproximação ao período de desova dos peixes. Segundo Williams & Brett (1987) de forma geral *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) têm maior capacidade natatória na fase anterior à desova (fêmeas maduras), diminuindo esta capacidade no período de desova propriamente dito, e apresentando a capacidade natatória mais baixa após depositar os ovos. Já Plaut (2002) concluiu que a capacidade natatória da gambúsia *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853) diminui cerca de 80% nas fêmeas grávidas devido ao aumento da massa corporal e da área da parte mais larga do corpo. Assim, é bastante

plausível que o fraco desempenho dos animais da espécie *P. polylepis* tenha sido causado pela proximidade com o período de desova.

A capacidade natatória é considerada um factor determinante para o *fitness* da maioria dos animais aquáticos, em particular dos peixes (Plaut 2001). A natação permite evitar a predação, a procura de alimento e de habitats mais favoráveis e as migrações reprodutoras (Videler 1993). Nesse sentido, a natação é um factor determinante para a sobrevivência em termos individuais, estando por isso sujeita a várias pressões selectivas que tendem a levar a um aumento do *fitness* evolutivo (Priede 1985). Estas pressões selectivas ambientais actuam sobre os animais provocando diferentes repostas a nível fenotípico (Franssen *et al.* 2013).

Embora exista uma quantidade considerável de informação relativa à capacidade natatória de salmonídeos, pois estes são excelentes nadadores e fazem migrações de grandes distâncias (Tudorache *et al.* 2008), a informação existente sobre a capacidade natatória de ciprinídeos ibéricos é muito escassa. No entanto, urge saber este tipo de informação associada a outros grupos taxonómicos, que não os salmonídeos, para que se comece a reunir uma base de informação fundamental para a definição do perfil hidráulico de passagens para peixes mais adequado a um grupo mais alargado de espécies alvo (Peake 2008).

Ainda que a informação relativa à capacidade natatória de ciprinídeos Ibéricos não seja extensa, já foram realizados alguns trabalhos, tais como, Romão *et al.* (2012) e Mateus *et al.* (2008) onde se determinaram as velocidades críticas de natação do escalo do Norte *Squalius caroliterti* (Doadrio, 1988) (0.54 m/s), do barbo do Norte *Luciobarbus bocagei* (Steindachner, 1864) (0.81 m/s), e da boga-comum, tal como já foi mencionado.

Dadas as, já referidas, diferenças hidromorfológicas associadas às bacias hidrográficas das quais as três espécies de *Pseudochondrostoma* são originárias, seria espectável que pelo menos as espécies do Norte (Rio Lima) e do Sul (Rio Guadiana), originárias dos sistemas com características climáticas e hidromorfológicas mais díspares, apresentassem diferenças significativas ao nível da sua capacidade natatória, no entanto os resultados indicam o contrário. Devemos ter em conta que diferentes organismos se adaptam de diferentes formas ao ambiente e que a plasticidade fenotípica das espécies é variável e tem custos e limites que reduzem a sua acção (DeWitt *et al.* 1998; Stearns 2012). As adaptações morfológicas e o próprio comportamento dos animais também têm influência na capacidade natatória e na forma como os animais lidam com as correntes elevadas. Para resistirem a estes caudais elevados os peixes procuram refúgios para se abrigarem e descansar, movem-se junto ao substrato e podem, a longo prazo, sofrer alterações morfológicas tanto ao nível da forma do corpo como da posição das barbatanas (Minckley & Meffre 1987; Ward *et al.* 2003).

Para complementar os resultados obtidos em relação às velocidades críticas de natação analisou-se a morfologia dos animais de forma a perceber se existem diferenças significativas entre as espécies e de que forma essas diferenças se poderão relacionar com a capacidade natatória e com as características hidrológicas das bacias hidrográficas de origem.

Existe uma clara separação da forma do corpo entre as espécies, caracterizada por uma tendência Sul-Norte, em que a espécie *P. polylepis* tem características morfológicas intermédias, e as espécies *P. duriense* e *P. willkommii* têm características marcadamente distintas. Assim, a separação geográfica existente entre as três espécies reflecte-se nas respectivas formas do corpo dos animais. Esta tendência Sul-Norte é, estatisticamente, bastante significativa, embora não seja muito evidente nas grelhas de deformação das três espécies, nas quais a tendência é perceptível, principalmente, ao nível da largura do pedúnculo caudal que é mais estreito em *P. willkommii* e mais largo em *P. duriense*.

Os peixes da espécie *P. duriense* têm focinhos um pouco mais pontiagudos, barbatanas caudais mais altas e com uma área superior, barbatanas peitorais e dorsais mais compridas, pedúnculos caudais mais largos, e apresentam ainda um índice de condição corporal mais elevado, comparativamente aos animais das restantes duas espécies. Estes, por sua vez, caracterizam-se por barbatanas mais curtas e, de forma geral, características contrárias às da espécie *P. duriense*. A tendência Norte-Sul em relação ao estreitamento do pedúnculo caudal reflecte-se também na área da barbatana caudal, apresentando a espécie *P. duriense* a barbatana com a maior área, a espécie *P. willkommii* a menor área, representando, novamente, a espécie *P. polylepis* a situação intermédia.

De forma geral os animais com corpo fusiforme e pedúnculo caudal estreito tendem a ter mais aptidões para ambientes turbulentos uma vez que esta forma de corpo favorece a redução das forças de atrito durante a natação e o aumento da propulsão, reduzindo os gastos de energia (Müller *et al.* 2000; Langerhans *et al.* 2003). A comparação de duas populações de outra espécie ciprinícola, nomeadamente o barbo do Norte, provenientes de dois rios com características hidrológicas muito distintas identificou diferenças significativas na forma do corpo dos animais que suportam as variações morfológicas referidas anteriormente (Alexandre *et al.* 2014). Os barbos sujeitos a um caudal permanente e mais elevado apresentaram um corpo mais fusiforme, com cabeça e pedúnculo caudal mais estreitos, menor condição corporal, barbatanas dorsais maiores e barbatanas peitorais mais longas, comparativamente aos animais provenientes de um rio de carácter temporário e caudais mais reduzidos. Estes padrões de alteração são os mais descritos na bibliografia, contudo esta relação não é semelhante para todas as espécies, uma vez que também existem animais com corpos mais estreitos e fusiformes em ambientes lênticos comparativamente com ambientes

lóticos (e.g., Hendry *et al.* 2002; McGuigan *et al.* 2003). Em termos evolutivos, e no que diz respeito ao processo de especiação do género *Pseudochondrostoma* sp. na Península Ibérica, as alterações morfológicas preponderantes parecem não estar evidentemente relacionadas com a promoção das capacidades locomotoras em habitats com características distintas, uma vez que, principalmente, as espécies *P. duriense* e *P. willkommii*, que têm características morfológicas mais dispareas não apresentam diferenças ao nível da sua capacidade natatória.

Os ciprinídeos caracterizam-se pelo modo de natação sub-carangiforme (Lindsey 1978) e propulsionam-se através de ondulações laterais da metade posterior do corpo, usando principalmente o pedúnculo caudal. Assim, barbatanas caudais com uma maior superfície permitem uma propulsão locomotora mais efectiva. Esta importância das barbatanas na natação e movimentação dos peixes tem sido muito estudada e discutida, sabendo-se que as barbatanas caudal e dorsal dos peixes actuam em conjunto na produção de energia para a natação e que é, principalmente, a barbatana dorsal que actua em manobras de viragem (Lauder & Drucker 2004). No presente estudo, foram identificadas diferenças ao nível do tamanho das barbatanas peitorais e dorsais, entre as espécies, nomeadamente no caso da *P. duriense* que tem barbatanas maiores que as restantes duas espécies. As barbatanas peitorais, de peixes teleósteos, podem actuar como lâminas flexíveis controladas de forma complexa que permitem que os animais manobrem e nadem a altas velocidades (Drucker & Jensen 1996). Assim, embora o maior comprimento das barbatanas de *P. duriense* não tenha um efeito evidente na velocidade crítica de natação, é provável que ofereça uma maior capacidade de manobra e de resistência ao caudal. Segundo Leavy & Bonner (2009) os peixes com barbatanas dorsais e peitorais longas, e com barbatanas caudais grandes tendem a atingir velocidades de natação mais elevadas, uma vez que, as barbatanas grandes são muito eficientes na manutenção da posição durante a natação (Riddell & Leggett 1981).

Alguns salmonídeos, que habitam em ambientes caudalosos, apresentam barbatanas peitorais maiores, barbatanas dorsais e caudais mais longas e corpos maiores, e mais robustos que os de ambientes com caudais reduzidos (Swain & Holtby 1989; Pakkasmaa & Piironen 2001; Keeley *et al.* 2005), tal como acontece com *P. duriense*. Os salmonídeos, tal como as bogas e outros ciprinídeos, utilizam as suas barbatanas peitorais para manterem a posição junto ao substrato (*station-holding*), sendo que a eficiência com que os peixes desempenham esta função é directamente proporcional à superfície das barbatanas (Webb 1975), pelo que barbatanas maiores são mais eficientes para criar atrito no substrato, aumentando o tempo e a probabilidade de persistência na posição (McLaughlin & Noakes 1998). Este comportamento é frequente em momentos de aumento do caudal e da turbulência, que ocorrem mais regularmente em rios permanentes e caudalosos (Arnold & Weihs 1978; Webb 1989).

A barbatana dorsal desempenha uma função importante na manutenção da estabilidade do corpo durante a propulsão, evitando as perturbações resultantes dos fluxos laterais e da turbulência (Lauder & Drucker 2004). Os peixes como as bogas, que tem um tipo de natação sub-carangiforme, quando se encontram em ambientes turbulentos, têm a necessidade de ajustar constantemente a posição do corpo, pelo que usam a barbatana dorsal, como um leme, para criarem uma força lateral que os coloque numa posição adequada (Wood & Bain 1995; Lauder & Drucker 2004). As bogas da espécie *P. duriense* têm uma barbatana dorsal um pouco maior, o que as torna mais capazes de ajustarem a sua posição enquanto nadam em ambientes turbulentos e contra caudais elevados.

O corpo robusto (maior índice de condição corporal) da espécie *P. duriense* pode representar uma desvantagem hidrodinâmica perante os caudais registados no Rio Lima, contudo alguns estudos sugerem que os peixes conseguem compensar esta desvantagem através do ajuste da sua taxa metabólica (Pettersson & Brönmark 1999; Pakkasmaa & Piironen 2001). A redução da taxa metabólica permite que peixes que sofrem maior resistência do caudal tenham custos energéticos da natação semelhantes a peixes mais hidrodinâmicos (Pettersson & Hedenström 2000). Geralmente peixes com corpos mais robustos têm uma taxa metabólica mais baixa (Pettersson & Brönmark 1999). No entanto, não foi possível neste trabalho confirmar diferenças concretas nas taxas metabólicas das três espécies estudadas, uma vez que, para esse efeito seria necessário desenvolver um trabalho de respirometria. A ferramenta utilizada no presente estudo para medir a capacidade natatória das espécies (velocidade crítica de natação) indica um valor próximo da capacidade máxima aeróbia dos indivíduos testados (Hammer 1995).

O índice de condição corporal é influenciado pela alimentação dos animais e está intimamente relacionado com a forma do corpo dos peixes. Esta variável, geralmente, representa a relação entre duas forças selectivas distintas. Por um lado, grandes reservas energéticas podem levar a um aumento do investimento na reprodução (Moyle & Cech 1996), por outro esta acumulação de reservas energéticas tende a resultar num corpo mais robusto que vai sofrer maior força de arrasto provocada pelo caudal, podendo levar a custos energéticos superiores durante a natação (Boily & Magnan 2002). As diferenças encontradas no índice de condição corporal das três espécies também podem estar relacionadas com a disponibilidade alimentar de cada um dos rios, uma vez que os rios com ambiente mais turbulento têm, tendencialmente, maior quantidade de invertebrados e matéria orgânica em suspensão dispersos ao longo da coluna de água, o que leva a que os animais que habitam nestes ambientes tenham uma alimentação mais diversa e energética que os de rios menos turbulentos e carácter mediterrânico que terão, de forma geral, uma alimentação mais baseada em matéria vegetal (Kraiem 1980; Balcombe *et al.* 2005; Balcombe & Humphries 2006; Agostinho *et al.* 2008).

Em suma, este estudo indica que, de uma forma geral, a espécie *P. duriense* têm um corpo mais robusto e barbatanas maiores que lhes conferem maior poder de propulsão e capacidade para manobrar em ambientes turbulentos, embora a maior robustez do corpo represente mais atrito e possível aumento de custos energéticos. Por outro lado, as espécies *P. polylepis* e *P. willkommii* têm um corpo menos robusto e barbatanas mais pequenas. Neste estudo, e já considerando que os resultados de U_{crit} obtidos para a espécie *P. polylepis* são pouco fiáveis, pelos motivos já expostos, tanto *P. duriense* como *P. willkommii* têm uma velocidade crítica de natação muito semelhante, o que sugere que as diferenças morfométricas desenvolvidas em função das características hidrológicas dos rios parecem não ser suficientemente marcadas para influenciarem de forma clara a sua performance natatória. Ainda assim, estas diferenças morfométricas, principalmente ao nível da dimensão das barbatanas, influenciam a capacidade de manobra das espécies e, provavelmente, a forma como estas resistem ao caudal.

Uma vez que na península Ibérica existe um grande número de espécies da família Cyprinidae que habitam em ambientes muito diferentes, com diferentes características e que sofrem vários tipos de pressões externas, sendo frequentemente alvo de acções de conservação e restauro, o conhecimento das velocidades críticas de natação, da morfologia dos animais, e da relação que estes factores têm com as características hidrológicas dos rios, oferece uma melhor compreensão das necessidades das espécies, possibilitando a regionalização de medidas de gestão e uma projecção mais adequada dos perfis hidráulicos de passagens para peixes (Peake *et al.* 1997b; Peake 2008). Um dos aspectos mais importantes na construção de passagens para peixes é a criação de caudais de atracção na entrada da passagem (Beamish 1978), no entanto os estudos sobre a eficiência de passagens para peixes revelam que, na maioria dos casos, a baixa eficiência dos dispositivos está relacionada com a excessiva velocidade de corrente e turbulência na entrada da passagem (Peake 2008). As velocidades críticas resultantes deste estudo não devem ser extrapoladas de forma directa para a velocidade de corrente nas passagens para peixes, mas sim serem consideradas valores de referência que permitem fazer uma estimativa das velocidades de corrente aceitáveis para as espécies que se espera que usem o dispositivo (Tudorache *et al.* 2008). Neste caso, e aplicando a informação resultante do estudo em relação às velocidades críticas de natação, a construção de passagens para peixes dirigidas, entre outras espécies, a bogas podem ser projectadas para um perfil de velocidades de corrente que não ultrapassem, em média, a velocidade crítica determinada para estas espécies, aproximadamente 0,5-0,6 m/s.

Futuramente, e considerando o vasto número de endemismos ibéricos pertencentes à família Cyprinidae, considera-se importante continuar a realizar estudos que determinem a capacidade natatória para um grupo mais alargado de espécies pertencentes a esta família e que, pela sua ecologia, comportamento e distribuição ao

longo das bacias hidrográficas, possam ser consideradas espécies alvo de passagens para peixes associadas a infraestruturas que bloqueiam a continuidade longitudinal dos sistemas fluviais.

5 - Bibliografia

- 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.
- Agostinho, K.D.G., Agostinho, A.A., Gomes, L.C. & Julio, H.Jr. (2008) Influence of flood pulses on diet composition among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, **607**, 187-198.
- 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.
- Arnold, G.P. & Weihs, D. (1978) The Hydrodynamics of rheotaxis in the plaice (*Pleuronectes platessa*). *Journal of Experimental Biology*, **75**, 147–169.
- Bagenal, T.B. & Tesch, F.W. (1978) Age and growth. In *Methods for Assessment of Fish Production in Freshwaters*, pp. 101–136. Oxford: Blackwell.
- Balcombe, S.R. & Humphries, P. (2006) Diet of the western carp gudgeon (*Hypseleotris klunzingeri* Ogilby) in an Australian floodplain lake: the role of water level stability. *Journal of Fish Biology*, **68**, 1484-1493.
- Balcombe, S.R., Bunn, S.E., McKenzie-Smith, F.J. & Davies, P.M. (2005) Variability of fish diets between dry and flood periods in an arid zone floodplain river. *Journal of Fish Biology*, **67**, 1552-1567.
- Bannon, H.J. (2006) *Effects of Water Quality Parameters on Prolonged Swimming Ability of Freshwater Fishes*. Ph.D. thesis, University of Waikato.
- Beamish, F.W.H. (1978) Swimming Capacity. In *Fish Physiology*, Vol. VII pp. 101–187. New York: Academic Press.
- Beck, U., Blair, A., Schröder, G., Bressers, H., O’Toole, L. J., Richardson, J & Leopold, A. (1998) “El libro Blanco del Agua en España”. Borrador provisional. Dic. MIMAM, Madrid.
- Bell, W.H. & Terhune, L.D.B. (1970) Water tunnel designs for fisheries research. *Fisheries Research Board of Canada*, Technical.
- Bernardo, J.M., Ilhéu, M., Matono, P. & Costa, A.M. (2003) Interannual variation of fish assemblage structure in a Mediterranean river: implications of streamflow on the dominance of native or exotic species. *River Research and Applications*, **19**, 521–532.

- 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.
- Booth, R.K., Mckinley, R.S., Økland, F. & Sisak, M.M. (1997) In situ measurement of swimming performance of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) using radio transmitted electromyogram signals. *Aquatic Living Resources*, **10**, 213–219.
- Branco, P., Segurado, P., Santos, J.M., Pinheiro, P. & Ferreira, M.T. (2011) Does longitudinal connectivity loss affect the distribution of freshwater fish? *Ecological Engineering*, **48**, 70–78.
- Brett, J.R. (1964) The Respiratory Metabolism and Swimming Performance of Young Sockeye Salmon. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, **21**, 1183–1225.
- Brizga, S., Arthington, A., Choy, S., Craigie, N., Mackay, S., Poplawski, W., Pusey, B. & Werren, G. (2001) *Environmental Flow Report: Pioneer Valley. Water Resource Plan. Natural Resources and Mines. Queensland Government.*
- 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.
- Cowx, I.G. & Welcomme, R.L. (1998) *Rehabilitation of Rivers for Fish*. Fishing News Books: Oxford.
- DeWitt, T.J., Sih, A. & Wilson, D.S. (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 77–81.
- Doadrio, I. (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.
- Drucker, E. & Jensen, J. (1996) Pectoral fin locomotion in the striped surfperch. I. Kinematic effects of swimming speed and body size. *The Journal of Experimental Biology*, **199**, 2235–2242.
- Ferreira, M.T. (2011) QUALIDADE ECOLÓGICA NA BACIA HIDROGRÁFICA DO TEJO : UMA PERSPECTIVA INTEGRADA. *VII Congreso Ibérico sobre Gestión y Planificación*

del Agua “Ríos Ibéricos +10. Mirando al futuro tras 10 años de DMA”, Talavera de la Reina.

Franssen, N.R. (2011) Anthropogenic habitat alteration induces rapid morphological divergences in a native stream fish. *Evolutionary applications*, **4**, 791–804.

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), 20122715.

Gasith, A. & Resh, V.H. (1999) STREAMS IN MEDITERRANEAN CLIMATE REGIONS: Abiotic Influences and Biotic Responses to Predictable Seasonal Events. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**, 51–81.

Gatz, A.J. (1979) Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, **21**, 91–124.

Hammer, C. (1995) Fatigue and exercise tests with fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, **112**, 1–20.

Hawkins, D.K. & Quinn, T.P. (1996) Critical swimming velocity and associated morphology of juvenile coastal cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki clarki*), steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*), and their hybrids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**, 1487–1496.

Hendry, A.P., Taylor, E.B. & McPhail, J.D. (2002) Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the Misty system. *Evolution*, **56**, 1199–1216.

Hickey, J.T. & Salas, J.D. (1995) Environmental effects of extreme floods. Perugia, Italy: U.S. Italy Research Workshop on the Hydrometeorology, Impacts and Management of Extreme Floods.

INAG, I.P. (2008) TIPOLOGIA DE RIOS EM PORTUGAL CONTINENTAL NO ÂMBITO DA IMPLEMENTAÇÃO DA DIRECTIVA QUADRO DA ÁGUA. I - Caracterização abiótica. *Ministério do Ambiente, do Ordenamento do Território e do Desenvolvimento Regional, Instituto da Água, IP*.

Keeley, E.R., Parkinson, E.A. & Taylor, E.B. (2005) Ecotypic differentiation of native rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) populations from British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **62**, 1523–1539.

Kieffer, J.D. (2000) Limits to exhaustive exercise in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*, **126**, 161–179.

Kieffer, J.D. (2010) Perspective--Exercise in fish: 50+years and going strong. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*, **156**, 163–168.

- Kolok, A.S. (1999) Interindividual variation in the prolonged locomotor performance of ectothermic vertebrates: a comparison of fish and herpetofaunal methodologies and a brief review of the recent fish literature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**, 700–710.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. (2007) *Handbook of European Freshwater Fishes*. Berlin, Germany.
- Kraiem, M.M. (1980) Contribution a l'étude du régime alimentaire de *Barbus barbus* (L. 1758) (Poisson, Cyprinidae). *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture*, **278**, 1-10.
- Langerhans, R.B. (2008) Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes. *Integrative and Comparative Biology*, **48**, 750–768.
- Langerhans, R.B. (2009) Trade-off between steady and unsteady swimming underlies predator-driven divergence in *Gambusia affinis*. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 1057–1075.
- Langerhans, R.B., Layman, C.A., Langerhans, A.K. & Dewitt, T.J. (2003) Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*, **80**, 689–698.
- Larinier, M. (2000) Dams and Fish Migration. Contributing Paper. Prepared for Thematic Review II.1: Dams, ecosystem functions and environmental restoration. World Commission on Dams, 26.
- Lauder, G.V. & Drucker, E.G. (2004) Morphology and Experimental Hydrodynamics of Fish Fin Control Surfaces. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, **29**, 556–571.
- 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.
- Lighthill, M.J. (1969) HYDROMECHANICS OF AQUATIC ANIMAL PROPULSION. *Annual Review on Fluid Mechanics*, **1**, 413–466.
- Lindsey, C.C. (1978) Form, function, and locomotory habits in fish. *Fish Physiology*, **7**, pp. 1–100, New York: Academic Press.
- Mateus, C.S., Quintella, B.R. & Almeida, P.R. (2008) The critical swimming speed of Iberian barbel *Barbus bocagei* in relation to size and sex. *Journal of Fish Biology*, **73**, 1783–1789.
- McGuigan, K., Franklin, C.E., Moritz, C. & Blows, M.W. (2003) Adaptation of rainbow fish to lake and stream habitats. *Evolution*, **57**, 104–118.

- McLaughlin, R.L. & Noakes, D.L. (1998) Going against the flow: an examination of the propulsive movements made by young brook trout in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 853–860.
- Minckley, W.L. & Meffre, G.K. (1987) Differential Selection by Flooding in Stream-Fish Communities of the Arid American Southwest. *Community and evolutionary ecology of North American stream fishes*, pp. 93–104, Norman: University of Oklahoma Press.
- Moyle, P.B. & Cech, J.J. (1996) *Fishes: an introduction to ichthyology*. New Jersey: Prentice Hall.
- Müller, U.K., Stamhuis, E.J. & Videler, J.J. (2000) Hydrodynamics of unsteady fish swimming and the effects of body size: comparing the flow fields of fish larvae and adults. *The Journal of Experimental Biology*, **203**, 193–206.
- Nelson, J.S. (1994) *Fishes of the World*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Ojanguren, A.F. & Braña, F. (2003) Effects of size and morphology on swimming performance in juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 241–246.
- Oliveira, J.M. (2007) Ecologia dos peixes continentais da bacia hidrográfica do rio Tejo: uma síntese. Instituto Superior de Agronomia.
- Pakkasmaa, S. & Piironen, J. (2001) Water velocity shapes juvenile salmonids. *Evolutionary Ecology*, **14**, 721–730.
- Peake, S.J. (2008) Swimming performance and behavior of fish species endemic to Newfoundland and Labrador: A literature review for the purpose of establishing design and water velocity criteria for fishways and culverts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **2843**, v + 52p.
- Peake, S., Barth, C. & Mckinley, R.S. (1997a) Effect of recovery parameters on critical swimming speed of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 1724–1727.
- Peake, S., Mckinley, R.S. & Scruton, D.A. (1997b) Swimming performance of various freshwater Newfoundland salmonids relative to habitat selection and fishway design. *Journal of Fish Biology*, **51**, 710–723.
- Pettersson, L.B. & Brönmark, C. (1999) Energetic consequences of an inducible morphological defence in crucian carp. *Oecologia*, **121**, 12–18.
- Pettersson, L.B. & Hedenström, A. (2000) Energetics, cost reduction and functional consequences of fish morphology. *Proceedings of The Royal Society of London B*, **267**, 759–764.

- Plaut, I. (2001) Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, **131**, 41–50.
- Plaut, I. (2002) Does pregnancy affect swimming performance of female Mosquitofish, *Gambusia affinis*? *Functional Ecology*, **16**, 290–295.
- Poff, N.L. & Allan, J.D. (1995) Functional Organization of Stream Fish Assemblages in Relation to Hydrological Variability. *Ecology*, **76**, 606–627.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.M.B., Karr, J.J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E. & Stromberg, J.C. (1997) The Natural Flow Regime. *BioScience*, **47**, 769–784.
- Poff, N.L. & Ward, J. V. (1989) Implications of Streamflow Variability and Predictability for Lotic Community Structure: A Regional Analysis of Streamflow Patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 1805–1818.
- Priede, I.G. (1985) Metabolic scope in fishes. In *Fish Energetics* pp. 33–64, Springer Netherlands.
- 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.
- Reidy, S.P., Kerr, S.R. & Nelson, J. A. (2000) Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod. *The Journal of Experimental Biology*, **203**, 347–357.
- Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. (2007) Carta Piscícola Nacional. Direção-Geral dos Recursos Florestais - Fluviatilis, Lda. Publicação Eletrónica (versão 01/2007).
- Riddell, B.E. & Leggett, W.C. (1981) Evidence of an Adaptive Basis for Geographic Variation in Body Morphology and Time of Downstream Migration of Juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **38**, 308–320.
- Robalo, J.I., Almada, V.C. & Faria, C. (2003) First description of agonistic behaviour in *Chondrostoma polylepis* (Pisces : Cyprinidae) with notes on the behaviour of other *Chondrostoma* species. *Etología*, **11**, 9–13.
- Rohlf, F.J. (1993) Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In *Contributions to morphometrics*, pp. 131–159, Madrid: Monografias del Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- 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.*
- Rohlf, F.J. & Slice, D. (1990) Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology*, **39**, 40–51.
- 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.
- Santos, J.M., Ferreira, M.T., Pinheiro, A.N. & Bochechas, J.H. (2006) Effects of small hydropower plants on fish assemblages in medium-sized streams in central and northern Portugal. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **16**, 373–388.
- Stearns, S.C. (2012) The Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity. *Biological Science*, **39**, 436–445.
- Svanback, R. & Eklov, P. (2004) Morphology in perch affects habitat specific feeding efficiency. *Functional Ecology*, **18**, 503–510.
- Swain, D.P. & Holtby, L.B. (1989) Differences in Morphology and Behavior between Juvenile Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Rearing in a Lake and in its Tributary Stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **46**, 1406–1414.
- Torralva, M.M. & Oliva-Paterna, F.J. (1997) Primera cita de *Chondrostoma polylepis* Steindachner, 1865 (Ostariophysi, Cyprinidae) en la cuenca del río Segura, S.E. De España. *Limnetica*, **13**, 1–3.
- Trigo, R.M., Pozo-Vázquez, D., Osborn, T.J., Castro-Díez, Y., Gámiz-Fortis, S. & Esteban-Parra, M.J. (2004) North Atlantic oscillation influence on precipitation, river flow and water resources in the Iberian Peninsula. *International Journal of Climatology*, **24**, 925–944.
- 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.
- Videler, J.J. (1993) *Fish Swimming*. *Chapman and Hall*, **10**, London.

- Wainwright, P.C., Bellwood, D.R. & Westneat, M.W. (2002) Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 47–62.
- Ward, D.L., Schultz, A.A. & Matson, P.G. (2003) Differences in swimming ability and behavior in response to high water velocities among native and nonnative fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **68**, 87–92.
- Webb, P.W. (1975) Hydrodynamics and Energetics of Fish Propulsion. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, **190**, 1–156.
- Webb, P.W. (1989) STATION-HOLDING BY THREE SPECIES OF BENTHIC FISHES. *Journal of Experimental Biology*, **145**, 303–320.
- Williams, I. V & Brett, J.R. (1987) Critical Swimming Speed of Fraser and Thompson River Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **44**, 348–356.
- Wood, B.M. & Bain, M.B. (1995) Morphology and microhabitat use in stream fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **52**, 1487–1498.