

Hugo Manuel da Silva Maia

**Efeito da temperatura e do período do dia no
comportamento de *Chondrostoma oligolepis*
(PISCES, CYPRINIDAE) em cativeiro**



Departamento de Zoologia e Antropologia
Faculdade de Ciências da Universidade do Porto
Abril / 2006



FC

Biblioteca
Faculdade de Ciências
Universidade do Porto



D000051428

12-4/78

Hugo Manuel da Silva Maia

Porto, 21 de Setembro de 2006

A Presidente do júri

U. Fradego

**Efeito da temperatura e do período do dia no
comportamento de *Chondrostoma oligolepis*
(PISCES, CYPRINIDAE) em cativeiro**



DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA E ANTROPOLOGIA
45565
BIBLIOTECA

*Tese submetida à Faculdade de Ciências do Porto
para obtenção do grau de Mestre em Hidrobiologia*

Departamento de Zoologia e Antropologia
Faculdade de Ciências da Universidade do Porto
Abril / 2006

À minha família, a quem tudo devo.

Laranjinha – o peixe que queria alimentar o espírito

(Cordel de quadras em redondilha maior)

A senhora Titazinha
Dava jantares selectos
Que invadiam a cozinha
Com seus menus predilectos.

Preocupada com a moda
Para a sociedade high,
Fazia bom peixe de sobra,
Primando por pratos light.

Peixe comprado lá fora,
Da lota ou do congelado...
Que o aquário da senhora
Era muito preservado!

Pois era um enorme aquário
Que decorava a cozinha
Encaixado no armário
Da senhora Titazinha.

Lá dentro, um peixinho ágil
De seu nome Laranjinha,
Era triste, curto e frágil.
Chamavam-no de doninha,

Porque cheirava à revolta
Trazida de um sonho antigo
De viver com corda solta,
Como viajante ou mendigo.

(Os estatutos sociais...
Nada disso lhe importava,
Ao contrário dos demais
Peixes com que ele falava:

“És um grande comunista!”
Respondiam os outros todos.
Punham-no na negra lista
E atirando-lhe com lodos)!

Morava triste e sozinho
No buraco mais profundo
Que existia naquele ninho
De peixes de todo o mundo.

Laranjinha não sabia
O que deveria fazer,
Pois, no fundo, ele sentia
Falta de alguém para ter.

Para ter como um amigo,
Que pudesse querer bem,
Partilhar o sonho antigo
E ir um pouco mais além.

Infeliz na solidão
E tantas vezes chorando,
Olhava com compaixão
Os peixes que iam chegando...

Desde o robalo à sardinha,
Pousava de tudo um pouco
Nessa mesa de cozinha
Que o punha como um louco!

Ficava colado ao vidro,
Ar de carneiro mal morto,
Mesmo muito deprimido:
O olhar baixo, o rabo torto...

Por incrível que pareça
Invejava os falecidos
Pois tinha quase a certeza
Que não estavam deprimidos.

Consigo próprio dizia
Que a sua proveniência
Seria feliz e sadia
Lugar puro de inocência!...

Pensava na liberdade
De rios, de lagos ou mares,
Enchendo-se de vontade
De conhecer tais lugares,

O que instiga o Laranjinha
A veemente averiguar
Se alguma hipótese tinha
De um bom amigo encontrar.

Procurou os estrangeiros,
Peixes que vinham de fora,
E mesmo lhes deu dinheiros
Por uma conversa à hora!

Mas os pobres dos coitados
Viam-se em má situação
Alguns, “Céus sejam louvados!”
Diziam uma oração...

E eram levados em ombros
Para o jantar ou ceia...
Mas, entre os negros escombros,
Respirava uma lampreia!

Na procura incessante,
O peixe voltou-se a ela:
À lampreia agonizante
Que morria na panela.

Ansioso, ele explicou-lhe
O sonho que acalentara
E a lampreia, então, falou-lhe
Sobre o lugar que habitara:

- Numa nascente nascida,
Onde água doce brotava,
Fiz o princípio da vida
Num leito que se alargava.

- A água sabia a geleia
Era doce a liberdade!
Tinha uma vida bem cheia
De que hoje sinto saudade.

Laranjinha, intrigado,
Perguntou-lhe como tinha
A lampreia viajado
Até à panela mesquinha.

Ela disse: - Fui pescada
Por um bicho feio e gordo
Que me encaminhou, raptada,
Sem que eu desse o meu acordo.

- Fiquei muito desgostada
Pois, onde eu queria chegar
Era à água mais salgada
A que todos chamam Mar!

- Olha aqui, pela janela,
Consegues ver, de azulão,
Uma imagem muito bela:
O Mar! Tanta imensidão!

- Ali quisera morar,
Mas agora vou morrer.
Já não posso lá chegar...
Vai tu, que estás a viver!

- Salta do aquário fechado,
Ouve um pequeno conselho...
Antes morrer tresloucado
Que amargurado de velho!

Quase morta, na panela,
O arroz já quase a ferver,
Diz por fim: - Oh, como é bela
A água ao entardecer!

De barbatanas em prece
Encomendando a alminha,
O bom coração aquece
No peito do laranjinha.

E decide então saltar
Daquele aquário fechado
Para ir ver como é o Mar,
Um destino tão ansiado!

Num ímpeto deslumbrado,
Escapa-se da sua cela
Rumo ao exterior sonhado...
Não cuidando da panela!

Num ápice está cá fora
E verifica, à sua beira,
Um dente de alho que aloura
No óleo da frigideira!

O óleo vai aquecendo...
Laranjinha, pobre e triste,
Lentamente vai morrendo
No desastroso despiste.

Posto em travessa e enfeitado,
Seu destino se adivinha
No intestino delgado
Da senhora Titazinha.

De delgado se fez grosso,
De grosso virou castanho,
E, saindo com esforço,
Viu luz na casa de banho.

Na revolta do autoclismo,
O material, num abano,
Fez um passeio de turismo
Desde a retrete ao oceano.

Assim chegou a alcançar
De maneira diferente
A vastidão desse mar
Que era o seu desejo ardente.

Na abstracta eternidade,
O peixe vive no mar,
Imitando a liberdade
Onde ele queria morar.

Isabel Fernandes Pinto, 2003

Agradecimentos

Ao finalizar esta dissertação, gostaria de agradecer a algumas individualidades que possibilitaram a realização deste estudo.

Ao meu orientador, Prof. Doutor Alexandre Valente, por toda a disponibilidade e dedicação na direcção deste projecto, pelos seus comentários e sugestões a este manuscrito e pela sua colaboração na realização do trabalho experimental.

Ao Prof. Doutor Vítor Almada, pelas suas valiosas sugestões na elaboração do desenho das experiências e pelas válidas discussões que tive oportunidade de desfrutar acerca do tratamento e interpretação dos resultados.

Aos funcionários da Estação de Zoologia Marítima «Dr. Augusto Nobre», Sr. Pedro e Sr. Sá Pereira, pela ajuda nas campanhas de pesca e manutenção dos aquários.

Ao Prof. Doutor António Paulo Fontoura, pelo empréstimo do material necessário ao tratamento das filmagens.

A todos os meus colegas da Estação de Zoologia Marítima «Dr. Augusto Nobre» e do Laboratório de Ecologia, pelos momentos de descontração e amizade.

Aos meus amigos e amigas que, de muitas formas, me acompanharam e me incentivaram na realização desta dissertação.

À Isabel, pela amizade e pelo cordel que precede esta dissertação.

Resumo

O ruivaco (*Chondrostoma oligolepis*) é uma espécie dulciaquícola, endémica em Portugal Continental, que tem sido objecto de numerosos estudos, mas sobre a qual subsistem ainda muitas lacunas no conhecimento da sua biologia.

Com este trabalho pretende-se contribuir para o esclarecimento da importância de alguns parâmetros do meio, tais como a temperatura e o período do dia, para a ecologia comportamental da espécie, designadamente: a actividade locomotora, o nível de agregação e a distribuição vertical na coluna de água.

Cerca de 100 exemplares de *Chondrostoma oligolepis*, capturados em dois afluentes do rio Lima recorrendo à pesca com electricidade foram mantidos em aquários (100x30x45cm) num regime de fotoperíodo 12:12 LO (L = luminosidade; O = Obscuridade; lâmpadas dos aquários ligando às 09:00 e apagando às 21:00)

Para estudar os efeitos da temperatura e do período do dia no comportamento ecológico do ruivaco foram realizadas três experiências. Doze cardumes de sete indivíduos cada foram colocados a temperaturas diferentes (quatro réplicas para cada temperatura): 9,6 °C ($\pm 0,5$); 15,4 °C ($\pm 0,5$) e 21,9 °C ($\pm 1,8$) e a sua actividade e localização no aquário foram registadas em vídeo durante trinta minutos em quatro períodos do dia, manhã (09:30-11:00), princípio da tarde (14:30-16:00), fim da tarde (19:00-20:30) e à noite (21:30-00:30), durante cinco dias.

Os principais resultados revelam que os peixes são praticamente inactivos durante o dia a baixas temperaturas (9,6 °C) mas activos durante a noite. A temperaturas primaveris (15,4 °C) os peixes exibem uma actividade semelhante tanto de dia como de noite. Com temperaturas altas (21,9 °C) são mais activos durante o dia e menos activos durante a noite.

O facto desta espécie optar por uma actividade nocturna a baixas temperaturas parece estar de acordo com o observado em outros ciprinídeos europeus que, devido ao seu baixo metabolismo no Inverno, vêem reduzida a sua capacidade de fuga de predadores visuais diurnos, permanecendo inactivos durante o dia. O comportamento observado a altas temperaturas parece estar relacionado com o aumento do metabolismo muscular que permite

uma maior capacidade evasiva dos predadores e possibilita a procura de alimento durante o período diurno, onde a eficiência alimentar é maior.

Em relação ao nível de agregação, os resultados revelam que não há diferenças significativas entre as diferentes temperaturas mas o mesmo já não se verifica relativamente ao período do dia. Os peixes exibem um alto nível de agregação durante o dia e encontram-se bastante mais dispersos à noite independentemente da temperatura a que estão sujeitos.

A formação e a subsistência dos cardumes de ruivaco estarão dependentes da presença de luz, ao permitir a cada indivíduo visualizar os seus pares. A manutenção dos cardumes depende dos sistemas mecanosensoriais e visuais dos peixes e o seu desmembramento a baixas intensidades luminosas poderá estar associado a limitações visuais que ocorrem durante o período nocturno.

Os resultados relativos à distribuição vertical na coluna de água indicam que os peixes se localizam preferencialmente junto ao substrato durante o dia e que, durante a noite, distribuem-se por toda a coluna de água ocupando com mais frequência os níveis superiores, a meia água ou à superfície. A análise dos resultados, em relação ao efeito da temperatura, revela ainda que os peixes se situam mais junto ao substrato a altas temperaturas (21,9 °C) e que procuram com mais frequência os níveis superiores da coluna de água a temperaturas mais baixas (9,6 °C e 15,4 °C), especialmente durante o período nocturno.

O posicionamento dos peixes junto ao substrato durante o dia poderá estar relacionado com a defesa contra os predadores, visto a coloração do ruivaco se confundir com o substrato, ao permanecerem no nível mais profundo, evitando assim a predação por aves piscícolas.

A utilização dos níveis mais à superfície, durante o período nocturno, poderá reflectir um comportamento relativo a uma diminuição do risco de predação por predadores visuais que permite ao ruivaco explorar toda a coluna de água em busca de alimento, nomeadamente de organismos em deriva que geralmente atingem o seu ponto alto durante a noite.

Apesar de ser importante confirmar os resultados obtidos no meio natural, as observações efectuadas fazem salientar a importância de garantir a acessibilidade do ruivaco aos diferentes habitats existentes nos rios.

Os resultados obtidos neste trabalho sugerem ainda que os estudos das populações piscícolas dulciaquícolas não devem ser limitados somente ao dia mas também devem incluir estudos durante o período nocturno.

Abstract

The Portuguese nase (*Chondrostoma oligolepis*) is an endemic species from Portuguese continental freshwaters and has been object of numerous studies although several questions about its biology still remain to be answered.

With this work we intend to contribute for the enlightenment of the importance of some abiotic factors, such as temperature and time of the day, on its ecological behaviour, namely: the locomotor activity, the aggregation level and the vertical distribution in the water column.

About 100 specimens of *Chondrostoma oligolepis* were captured by electrofishing in two streams of the Lima River hidrographic basin, in Northern Portugal. The fish were kept in aquaria (100x30x45cm) in a photoperiod regime 12:12 LD (lights turns on at 09:00am and turns off at 09:00pm).

With the purpose of studying the effects of the temperature and time of the day on the ecological behaviour of the Portuguese nase we designed three experiments. Twelve shoals of seven specimens each were submitted to different temperatures (four replicas for each temperature): 9.6 °C (± 0.5); 15.4 °C (± 0.5) and 21.9 °C (± 1.8) and their locomotor activity and positioning in the aquaria were registered in video during thirty minutes at four different times of the day: in the morning (09:30am-11:00am), in the midday (02:30pm-16:00pm), in the late afternoon (07:00pm-8:30pm) and in the night (09:30pm-00:30am), within a five days schedule.

The main results reveal that the fish are almost inactive during the day at low temperatures (9.6 °C) but became active at night. At spring temperatures (15.4 °C) the fish show similar locomotor activity either in the periods of daytime or at night. With high temperatures (21.9 °C) the fish are more active during the day than during the night.

The option for a nocturnal regime at low temperatures seems to be in accordance with the behaviour observed for other Europeans cyprinids because of its low metabolic capacity during the winter that reduces their capability of evasion from visual diurnal predators, remaining inactive during the day and active only during the night period.

The behaviour observed at high temperatures seems to be related with the increase of the metabolic capacities at these temperatures which allows a higher evasive capability from predators and the possibility of searching food during the day where the foraging efficiency is better.

In relation to the aggregation level, the results reveal that only exist major significant differences in the time of the day effect and no significant relationships were found for the different temperatures. The fish show a high degree of aggregation during the diurnal periods and they dispersed during the night independently at which temperature they were submitted.

The formation and maintenance of the shoals of the Portuguese nase depends of the presence of light which allows each member to see its peers. The shoal maintenance depends of the mecanosensorial and visual mechanisms of the fish and its dissociation could be related with visual limitations that occur in the night periods.

The results related with the vertical distribution in the water column show that the fish prefer the level near the substrate during the day and they choose the upper levels, midwater and surface, during the night period more frequently. The results analysis linked with the effect of temperature reveals also that the fish prefer the level near the substrate at higher temperatures (21.9 °C) and they search the upper levels more frequently at lower temperatures (9.6 °C and 15.4 °C), especially during the night period.

The fish positioning near the substrate during the day could be related with anti-predator behaviour, like remaining in the deepest level, as the body coloration of the Portuguese nase match the colours of the substrate, which allows avoiding visual diurnal predators.

The preference for more superficial levels during the night period could reflect behaviour related with a decrease in the predator pressure by visual predators which permit the Portuguese nase to explore the whole water column in search for food, namely the organisms in the invertebrate drift that generally reach a high level during the night in its natural habitat.

Even thought these results have to be confirmed in the natural environment, the observed behaviours draw attention to the necessity to assure the accessibility of the Portuguese nase to the different habitats existing in the rivers.

The results obtained in this research suggest as well that the study of the freshwater fish populations do not should be limited to the diurnal periods but must include nocturnal studies either.

Índice

Agradecimentos	5
Resumo	6
Abstract	8
1. Introdução	11
2. Material e Métodos	15
2.1. Animais e aclimação	15
2.2. Sistema experimental	16
2.3. Procedimento Experimental	17
2.4. Registo dos dados	17
2.5. Análise dos dados	19
3. Resultados	20
3.1. Padrões de actividade	20
3.1.1. Actividade locomotora	20
3.1.2. Número de peixes activos	24
3.2. Níveis de agregação	28
3.3. Distribuição vertical na coluna de água	31
4. Discussão	37
4.1. Padrões de actividade	37
4.2. Níveis de agregação	42
4.3. Distribuição vertical na coluna de água	44
5. Conclusões	46
6. Referências bibliográficas	50

1. Introdução

A natureza das respostas dos organismos às variáveis ambientais constitui um problema central na biologia (Wootton, 1990). Um peixe confrontado com uma mudança ambiental possui mecanismos de resposta bioquímicos, fisiológicos, morfológicos e comportamentais que lhe permite contrariar eventuais efeitos adversos provocados por essa alteração (Wootton, 1990). A temperatura e o período do dia são variáveis ecológicas que influenciam o comportamento dos peixes (Hynes, 1970; Helfman, 1986, Wootton, 1990).

A temperatura é considerada a variável ecológica mais importante na regulação da actividade dos peixes (Hynes, 1970; Wootton, 1990). Os peixes são animais ectotérmicos, o efeito da temperatura da água na sua taxa de metabolismo afecta, por exemplo: a locomoção, o crescimento e a taxa de digestão (Bennet, 1985; Wootton, 1990; Guderley, 2004). Mudanças ao nível da temperatura da água determinam também o início da reprodução ou desova e de movimentos migratórios (Nikolski, 1963).

Existem poucos estudos que se tenham debruçado especificamente sobre o efeito da temperatura nos ritmos de actividade. Geralmente, a temperatura é incluída como uma variável no estudo de mudanças sazonais (Reebs, 2002).

A maioria dos peixes pode ser classificada como diurna, nocturna ou crepuscular. Os padrões de actividade dos peixes são adaptados aos vários períodos do dia. O simples ciclo diário da alternância do dia e da noite impõe uma série de constrangimentos no comportamento e na actividade dos peixes (Helfman, 1986). As adaptações de uma espécie a um determinado período do dia tende a reduzir a eficiência no outro (Fraser *et al.*, 1993).

Quando estudados em conjunto, os efeitos da temperatura (na maioria dos estudos como variável sazonal) e do período do dia têm revelado resultados deveras interessantes. Os trabalhos realizados em ciprinídeos como *Phoxinus phoxinus* (Greenwood & Metcalfe, 1998), e em salmonídeos, *Salmo salar* e *S. trutta*, (Fraser *et al.*, 1993, 1995; Heggennes *et al.*, 1993, 1999; Valdimarsson, 1997; Valdimarsson & Metcalfe, 1998; Metcalfe *et al.*, 1999; Bremset, 2000), têm indicado que estas espécies piscícolas mostram uma tendência para se tornarem nocturnas no Inverno, a baixas temperaturas. A estas temperaturas os peixes são mais lentos, devido ao seu baixo metabolismo, e ficam mais vulneráveis aos predadores homeotérmicos

diurnos (aves e mamíferos), optando por uma actividade nocturna mesmo que esta decisão acarrete uma menor eficiência alimentar (Fraser & Metcalfe, 1997; Reebbs, 2002). À medida que a temperatura aumenta, os peixes tornam-se progressivamente mais diurnos, onde o elevado metabolismo permite a fuga e evasão dos predadores e assim puderem correr o risco de se alimentarem durante o período diurno (Fraser *et al.*, 1993, 1995; Reebbs, 2002) onde os peixes são mais eficientes a alimentarem-se (Fraser & Metcalfe, 1997).

O nível de agregação e a associação dos peixes em cardume têm sido apontados como comportamentos adaptados à defesa contra os predadores ao permitirem um aumento de vigilância e ao mesmo tempo possibilitarem a utilização de várias táticas de fuga e evasão desses mesmos predadores (Pitcher, 1986; Magurran, 1990, Fuiman & Magurran, 1994). Pitcher (1986) realça ainda a vantagem do comportamento em cardume ao conferir vantagens hidrodinâmicas e melhor eficiência na procura e obtenção de alimento.

Existem poucos estudos sobre o efeito da temperatura no comportamento gregário dos peixes (Weetman *et al.*, 1998). Tem sido sugerido que os peixes a temperaturas mais elevadas exibem um nível de agregação maior devido à necessidade de obtenção de alimento a temperaturas altas, que leva a um aumento de actividade dos peixes alargando, assim, a sua exposição face a potenciais predadores ectotérmicos que registam também um aumento de actividade (Weetman *et al.*, 1998).

O efeito do período do dia tem sido alvo de alguns estudos (Higgs & Fuiman, 1996; Milne *et al.*, 2005). Estes estudos revelam que os cardumes formam-se e mantêm-se durante o dia e o seu desmembramento ocorre a baixas intensidades luminosas que poderá estar associado a limitações visuais que ocorrem durante o período nocturno (Higgs & Fuiman, 1996; Milne *et al.*, 2005).

O ciclo nictemeral da distribuição vertical dos peixes na coluna de água tem sido pouco estudado em ecossistemas lóticos (Kubecka & Duncan, 1998). A maioria dos estudos reporta-se a ecossistemas lênticos (Emery, 1973; Piet & Guruge, 1997; Easton & Gophen, 2003; Goudswaard *et al.*, 2004).

O estudo de Kubecka & Duncan (1998), no rio Tamisa, mostra porém que os peixes (na sua maioria ciprinídeos) ocupam preferencialmente os estratos mais profundos junto ao substrato, durante o dia, e que durante a noite se deslocam para a superfície junto às margens do rio. Contudo, não encontrámos nenhuma referência relativa ao efeito da temperatura na distribuição vertical dos peixes em ecossistemas lóticos. Consideramos inadequado, ou pelo menos difícil, comparar a distribuição dos peixes na coluna de água em sistemas lênticos, sujeitos a estratificação térmica, com sistemas, que correspondem ao habitat da espécie em

estudo, onde a baixa profundidade e a existência de velocidade da corrente, possibilita uma maior homogeneização térmica dos diferentes estratos.

As espécies não migratórias como é o caso do ruivaco, *Chondrostoma oligolepis* (figura 1.1.), em Portugal, têm chamado a atenção das agências de conservação nacionais e internacionais devido ao rápido declínio que resulta de perturbações ambientais. Consequentemente, tem sido sugerido que se aprofunde, cada vez mais, o conhecimento da biologia e genética destas espécies (Economidis, 2002).



Figura 1.1. – Exemplar de ruivaco (*Chondrostoma oligolepis*) capturado no rio Estorãos, na bacia hidrográfica do rio Lima.

A Península Ibérica é bastante rica em espécies endémicas, designadamente as espécies ciprinícolas dulciaquícolas, o que confere, a esta região, um alto valor conservacionista e patrimonial.

O ruivaco, *Chondrostoma oligolepis*, espécie autóctone de Portugal continental, conhecido durante muito tempo como *Rutilus macrolepidotus* ou como *Chondrostoma macrolepidotus*, foi originalmente descrito como *Leuciscus macrolepidotus* Steindachner, 1866, mas devido à existência de um homónimo anterior – *Leuciscus macrolepidotus*, Ayres, 1854, aquele foi tornado inválido surgindo então uma combinação original proposta por Robalo *et al.* (2005a) – *Chondrostoma oligolepis* Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005.

A sua constituição genética tem sido extensivamente estudada, tendo-se concluído recentemente que forma um grupo monofilético com a maioria das populações de *C. arcasii* da Península Ibérica (Robalo *et al.*, 2006).

A sua biologia também tem sido estudada, nomeadamente em relação ao seu crescimento, estrutura etária, densidade e biomassa, período reprodutor e a influência de alguns parâmetros abióticos na mobilidade das populações (Maia & Valente, 2004).

O ruivaco é um pequeno ciprinídeo das águas continentais portuguesas, a sua distribuição geográfica estende-se desde o rio Lima até ao rio Tornada (Robalo *et al.*, 2005a, 2005b), que pode atingir teoricamente 16-17 cm de comprimento mas que raramente ultrapassa os 13-14 cm (Maia & Valente, 2004).

Geralmente atinge cerca de 5-6 anos de idade e a maturidade sexual é alcançada, normalmente, no seu segundo ano de vida. A reprodução ocorre a partir do início da Primavera, onde começam a surgir indivíduos com as gónadas plenamente desenvolvidas. A este período também está associado um aumento da actividade locomotora, coincidente com o aumento da temperatura da água, que sugere o aumento da procura de alimento e a pesquisa de locais apropriados de desova (Maia & Valente, 2004).

Não existem estudos exaustivos sobre a alimentação do ruivaco, mas apenas informações baseados na análise de conteúdos estomacais de exemplares obtidos no rio Âncora (Formigo, 1997; Penczak & Formigo, 2000) e que revelam que o ruivaco tem uma dieta predominantemente detritívora (73%), exibindo todavia também um consumo quer de insectos aquáticos quer de insectos terrestres (27%).

Atenção também tem sido dada à etologia da espécie, designadamente ao estudo do seu comportamento reprodutor (Joana Robalo, dados não publicados). A investigação sobre comportamentos agonísticos tem revelado que estes estão ausentes ou pelo menos serão bastante incomuns em *Chondrostoma oligolepis* (Robalo, *et al.*, 2003).

Nesta dissertação, não se procurou determinar os eventuais ritmos endógenos desta espécie, gerados por um relógio circadiano interno, mas sim analisar, simplesmente, o efeito exógeno da temperatura e do período do dia (presença ou ausência de luz) no comportamento de *Chondrostoma oligolepis*, nos seus padrões de actividade, no nível de agregação e na distribuição vertical na coluna de água.

O objectivo desta dissertação será o de pretender contribuir para o esclarecimento de alguns aspectos ecológicos e etológicos do ruivaco (*Chondrostoma oligolepis*), espécie endémica de Portugal Continental, pouco conhecidos até ao momento, nomeadamente, o efeito da temperatura e do período do dia nos seguintes comportamentos:

- (1) – Padrões de actividade;
- (2) – Nível de agregação;
- (3) – Distribuição vertical na coluna de água;

2. Material e Métodos

2.1. Animais e aclimação

Este estudo foi realizado em laboratório, numa sala climatizada e com acesso restrito, de forma a prevenir que os peixes fossem perturbados, quer na fase de aclimação quer na fase experimental.

Cerca de 100 exemplares de *Chondrostoma oligolepis* foram capturados em dois afluentes da Bacia Hidrográfica do rio Lima, respectivamente no rio Estorãos e no rio Vade, recorrendo à pesca com electricidade (600 V, corrente contínua). Os peixes foram transportados até ao laboratório, em recipientes fechados e com arejamento permanente da água, no mais curto espaço de tempo possível. À chegada foram colocados na sala climatizada, em aquários, com dimensões adequadas ao número de exemplares, com a água utilizada durante o transporte. Ao fim de, pelo menos, doze horas foram transferidos para o sistema de estabulação.

Após alguns problemas iniciais com a aclimação dos peixes ao sistema de estabulação, adoptou-se a implementação de um tratamento inicial, de prevenção de eventuais parasitoses e bacterioses, particularmente da ictioftiriose – doença-dos-pontos-brancos, provocada por *Ichthyophthirius multifiliis* (Eiras, 1994). Após algumas experiências resolveu-se adoptar, face aos melhores resultados, o produto comercial com a designação “Faunamor” (Aquarium Münster, Alemanha), tendo-se efectuado o tratamento de acordo com as indicações do fabricante.

O sistema de estabulação era constituído por aquários de 120 L de capacidade, localizados numa sala climatizada a 18 °C, com arejamento contínuo da água.

Os peixes foram colocados, desde a sua chegada ao laboratório, em regime de fotoperíodo 12:12 LO (L = luminosidade; O = Obscuridade) (lâmpadas dos aquários ligando às 09:00 e apagando às 21:00) com lâmpadas fluorescentes de 30 W, no topo de cada aquário, controladas por um temporizador.

A temperatura da água foi mantida a 15 °C (+/- 0,5 °C) com o auxílio de um refrigerador (marca Teco, Itália) e de um aquecedor (marca Scame, Itália).

Durante o período de estabulação foram alimentados com flocos (Astra Aquaria, Alemanha – vitamina C estabilizada), distribuídos diariamente.

Os exemplares disponíveis foram separados por classe de tamanho (<4; 4,0-5,9; 6,0-7,9; 8,0-9,9; ≥ 10 – comprimento furcal), de maneira a permitir constituir grupos (cardumes) homogêneos de sete indivíduos, com exemplares de várias classes de tamanho. Apenas foram rejeitados, para fins experimentais, peixes com menos de quatro centímetros.

Os cardumes foram de seguida transferidos para um sistema experimental, que abaixo se descreve, e mantidos no mesmo regime de fotoperíodo (12:12 LO) à temperatura de 15 °C durante sete dias. Nos cinco dias seguintes, manteve-se a temperatura ou então baixou-se ou aumentou-se a temperatura da água 1 °C por dia, permitindo aos peixes aclimatarem-se gradualmente à temperatura desejada para cada teste.

2.2. Sistema experimental

Para a realização das experiências foi concebido um sistema de quatro aquários, com 120 L de capacidade cada (100x40x30 cm), interligados entre si por um sistema de recirculação de água com um filtro biológico, regulação da temperatura e arejamento comuns em regime de fotoperíodo 12:12 LO. Em cada aquário foram colocados cerca de 3-5 cm de areão (substrato) e três pés de plantas aquáticas (dois pés de plantas naturais – *Sagittaria sp.* e um pé artificial) de forma a fornecer um ambiente natural mas que não proporcionassem abrigo ou sombra. No topo de cada aquário foi ainda colocado um alimentador automático (marca Eheim, modelo 3581 – Alemanha) que fornecia três vezes por dia (às 09:00; 14:00 e 18:00) uma pequena quantidade de alimento (Astra Aquaria Alemanha – vitamina C estabilizada). As paredes laterais e posterior de cada aquário foram tapadas com panos brancos não só para minimizar o contacto com os peixes e o destes com os aquários vizinhos, mas também para aumentar o contraste de forma a visualizar e discernir os peixes durante as observações. Os animais foram mantidos nestas condições e à temperatura experimental, pelo menos 72 horas antes do começo da experiência.

Após cada experiência/teste renovaram-se a água, substrato e plantas e substituíram-se os grupos de peixes por novos conjuntos conforme o procedimento acima descrito.

Para a obtenção dos resultados foram captados trinta minutos de imagens, em vídeo (câmaras de vídeo Sony – modelo DCR-TRV25 e gravadores de vídeo Panasonic), em quatro períodos do dia (Manhã, entre as 09:30-11:00; Princípio da Tarde, entre as 14:30-16:00; Fim da Tarde, entre as 19:00-20:30; Noite (entre as 21:30-00:30), e durante cinco dias consecutivos.

A temperatura era registada sistematicamente no início de cada período de recolha de imagens, e estas foram sempre realizadas pelo menos vinte a trinta minutos após um evento de alimentação dos peixes, de forma a evitar o aumento de actividade associado com o fornecimento de alimento – FAA (Food Anticipatory Activity) referido por Laguë & Reebbs (2000a; 2000b) e Reebbs (2002), o que poderia prejudicar a interpretação dos resultados. A recolha de imagens apenas foi iniciada após nos certificarmos de que os peixes já tinham consumido todo o alimento distribuído.

As duas câmaras permitiam a obtenção de imagens de duas réplicas em simultâneo, excepto durante a noite, devido ao facto de apenas uma das câmaras permitir a recolha de imagens com iluminação fornecida por dois focos de infravermelhos (marca Sony, modelo HVL-IRM), adquiridos, inicialmente, para cada câmara, para melhorar a resolução das imagens registadas. Durante os cinco dias de cada teste a ordem da recolha das imagens das quatro réplicas foi rotativa, para que cada réplica não fosse filmada sempre à mesma hora.

Durante o período de testes procurou-se minimizar o contacto com os peixes, interferindo somente na mudança de posição das câmaras e dos focos de infravermelhos, mesmo durante a noite, onde se utilizou uma pequena lanterna para ajudar ao reposicionamento e manuseamento do material de filmagem.

2.3. Procedimento Experimental

Para o estudo dos efeitos da temperatura e do período do dia no comportamento de *Chondrostoma oligolepis* foram realizadas três experiências a temperaturas diferentes, envolvendo quatro réplicas cada:

Experiência 1 – quatro réplicas a 9,6 °C ($\pm 0,5$);

Experiência 2 – quatro réplicas a 15,4 °C ($\pm 0,5$);

Experiência 3 – quatro réplicas a 21,9 °C ($\pm 1,8$).

2.4. Registo dos dados

No vidro frontal de cada aquário foi desenhada uma grelha de quadrículas (10x10cm) – figura 2.1. A grelha foi concebida de forma a dividir o aquário também em níveis de profundidade na coluna de água, o nível 1 – nível inferior associado ao fundo (substrato); níveis 2 e 3 – níveis intermédios associados à meia água; nível 4 – nível superior associado à superfície.

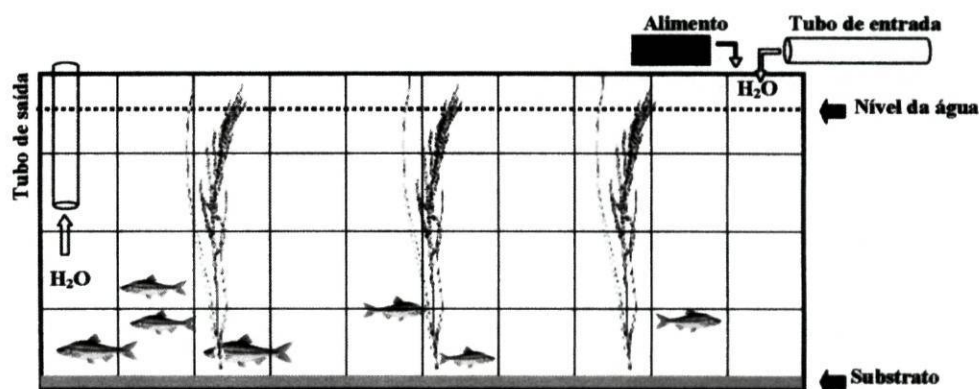


Figura 2.1. – Esquema representativo de uma das réplicas concebidas para estas experiências.

Para cada período de filmagem (30 minutos) realizaram-se scans visuais de 30 segundos aos 5', aos 15' e aos 25' minutos. No início de cada scan foi registada a posição dos peixes (1º critério – quadrícula ocupada; 2º critério – se um peixe estivesse entre duas quadrículas, registava-se a quadrícula onde se observava mais de metade do corpo; 3º critério – se o 2º critério não pudesse ser aplicado, registava-se a quadrícula onde se observava a cabeça) e adicionalmente o número de quadrículas ocupadas por todos os peixes.

Para o registo da actividade locomotora de cada peixe observou-se o número de mudanças de quadrícula realizado por cada um durante o scan visual (30 segundos), tendo em conta que uma mudança de quadrícula ocorre quando o peixe, definida a sua posição pelos critérios acima mencionados, nada para outra quadrícula. Em situações dúbias, registaram-se apenas as mudanças de quadrícula em que mais de metade do corpo do peixe tinha efectivamente mudado de quadrícula.

Para cada período obteve-se então uma média correspondente aos três scans visuais, e definiram-se as variáveis a ser estudadas, para cada regime de temperatura e período do dia, a saber:

- **Padrões de actividade**

Número de mudanças de quadrícula/peixe/minuto;

Percentagem ou número de peixes activos/período/dia;

- **Nível de agregação**

Número de quadrículas ocupadas por todos os peixes/período/dia;

- **Distribuição vertical na coluna de água**

Percentagem ou número de peixes associados ao substrato/período/dia;

Percentagem ou número de peixes associados à superfície/período/dia;

Percentagem ou número de peixes associados à meia água/período/dia;

2.5. Análise dos dados

Para o tratamento dos resultados utilizaram-se vários testes estatísticos recorrendo aos programas informáticos *SPSS* – versão 13.0 e *ACTUS* – Analysis of Contingency Tables Using Simulation (Eastbrook & Eastbrook, 1989). Para a análise do efeito da temperatura e do período do dia nos padrões de actividade locomotora, nível de agregação ou distribuição vertical utilizou-se o teste F (Anova mista de medidas repetidas). Antes de cada análise verificaram-se os pressupostos desta ANOVA recorrendo ao teste de Kolmogorov-Smirnov para avaliar a condição de normalidade e ao teste de Levene para verificar a homogeneidade das variâncias. Foi ainda utilizado o teste de Tukey (comparação múltipla de médias) para determinar onde se encontravam as diferenças significativas entre médias.

O Programa *ACTUS* utiliza uma técnica estatística não paramétrica (utilizada quando os pressupostos da ANOVA não estão cumpridos), baseada na distribuição do qui-quadrado (χ^2) para análise de tabelas de contingência. Este simula 1000 tabelas com linhas e colunas independentes e com valores esperados iguais aos valores originais observados. Cada tabela simulada tem o mesmo número de casos que a tabela original. A contagem de casos em cada célula da tabela simulada é comparada com a contagem de casos na célula correspondente da tabela original. Para cada célula, um baixo número de tabelas simuladas com contagens $\leq$ do que as contagens observadas, indica que a contagem observada nessa célula é baixa, e um baixo número de tabelas simuladas com contagens $\geq$ do que as contagens observadas indica que a contagem observada nessa célula é alta. Então, o programa *ACTUS* determina se cada valor observado é significativamente mais ou menos frequente do que seria de esperar ao acaso. O programa calcula também o valor de χ^2 para cada tabela simulada e compara-o com a tabela original, produzindo o nível de significância do χ^2 original.

3. Resultados

3.1. Padrões de actividade

Para uma compreensão adequada da actividade de *Chondrostoma oligolepis*, não só a nível individual mas também enquanto cardume (ou sub-população), ao longo dos diferentes períodos do dia e também a diferentes temperaturas, analisamos duas medidas de actividade: a actividade locomotora individual e o número de peixes activos.

3.1.1. Actividade locomotora

Para analisar os resultados das experiências destinadas a testar os efeitos da temperatura e do período do dia na actividade locomotora do ruivaco (figura 3.1.) utilizou-se primeiramente uma ANOVA mista de medidas repetidas, visto que se efectuaram medidas nos mesmos sujeitos experimentais, agrupada em 5 níveis correspondentes aos cinco dias da experiência, segundo o seguinte modelo: 3 temperaturas¹ × 4 períodos² × 4 réplicas³ × Variável dependente de medidas repetidas⁴. Os resultados estão expressos na tabela 3.1. para $\alpha = 0,05$.

Embora a potência observada do teste fosse boa ($\cong 0,08$; Maroco, 2003), os pressupostos da ANOVA relativamente à homogeneidade das variâncias, não estavam cumpridos (Teste de Levene; $p < 0,05$). Após tentarmos homogeneizar as variâncias e normalizar as variáveis através de algumas transformações matemáticas, processo no qual não obtivemos sucesso, resolvemos então realizar um conjunto de ANOVA parciais, segundo o modelo: 4 períodos × 4 réplicas × a variável dependente de medidas repetidas para as três temperaturas experimentais, de forma a avaliarmos o efeito do período em cada experiência (tabela 3.2.A) e um outro conjunto de ANOVA parciais, para avaliar o efeito da temperatura

¹ 9,6°C; 15,4°C; 21,9°C

² manhã; princípio da tarde; fim de tarde; noite

³ 1; 2; 3; 4

⁴ nº médio de mudanças de quadrícula/peixe/minuto em cada período de filmagem

(tabela 3.2.B), segundo o modelo: 3 temperaturas $\times$ 4 réplicas $\times$ a variável dependente de medidas repetidas

Tabela 3.1. – Resultados da Anova relativos à influência dos factores independentes.

Factor Fixo	Graus de liberdade	F	Significância	Potência Observada
Temperatura	2	16,157	0,001	0,999
Período do dia	3	1,076	0,371	0,266
Intercepção (Temperatura $\times$ Período do dia)	6	2,681	0,030	0,798

Tabela 3.2. A – Efeito do período do dia na actividade locomotora de *Chondrostoma oligolepis*. Resultados da análise estatística (ANOVA mista de medidas repetidas e teste de Tukey) para as três temperaturas experimentais. $\alpha = 0,05$, g.l. = 3. **B** – Efeito da temperatura na actividade locomotora de *Chondrostoma oligolepis*. Resultados da análise estatística (ANOVA mista de medidas repetidas e teste de Tukey) para os quatro períodos do dia. $\alpha = 0,05$, g.l. = 3. Médias expressas em número de mudanças de quadrícula/peixe/min por período de filmagem. Legenda: MA – manhã; PT – princípio da tarde; FT – fim de tarde; NO – noite; F – Teste F; S – significância.

<i>A</i>		Média ($\bar{X}$)				Resultados ANOVA		Teste de TUKEY				
T (° C)	MA	PT	FT	NO	F	S	MA × PT	MA × FT	MA × NO	PT × FT	PT × NO	FT × NO
9,6 °C	0,87	1,07	1,46	7,87	78,222	0,0001	0,983	0,705	0,0001	0,886	0,0001	0,0001
15,4 °C	4,63	9,61	7,32	12,49	1,902	0,183	0,493	0,860	0,154	0,907	0,834	0,462
21,9 °C	14,51	18,71	12,46	7,56	1,484	0,269	0,862	0,980	0,584	0,660	0,217	0,800

<i>B</i>		Média ($\bar{X}$)			Resultados ANOVA		Teste de TUKEY		
Período do dia	9,6 °C	15,4 °C	21,9 °C	F	S	9,6 °C × 15,4 °C	9,6 °C × 21,9 °C	15,4 °C × 21,9 °C	
Manhã	0,87	4,63	14,51	8,246	0,009	0,548	0,009	0,046	
Principio de Tarde	1,07	9,61	18,71	6,724	0,016	0,232	0,013	0,196	
Fim de Tarde	1,46	7,32	12,46	4,091	0,054	0,326	0,045	0,412	
Noite	7,87	12,49	7,56	3,270	0,086	0,136	0,989	0,110	

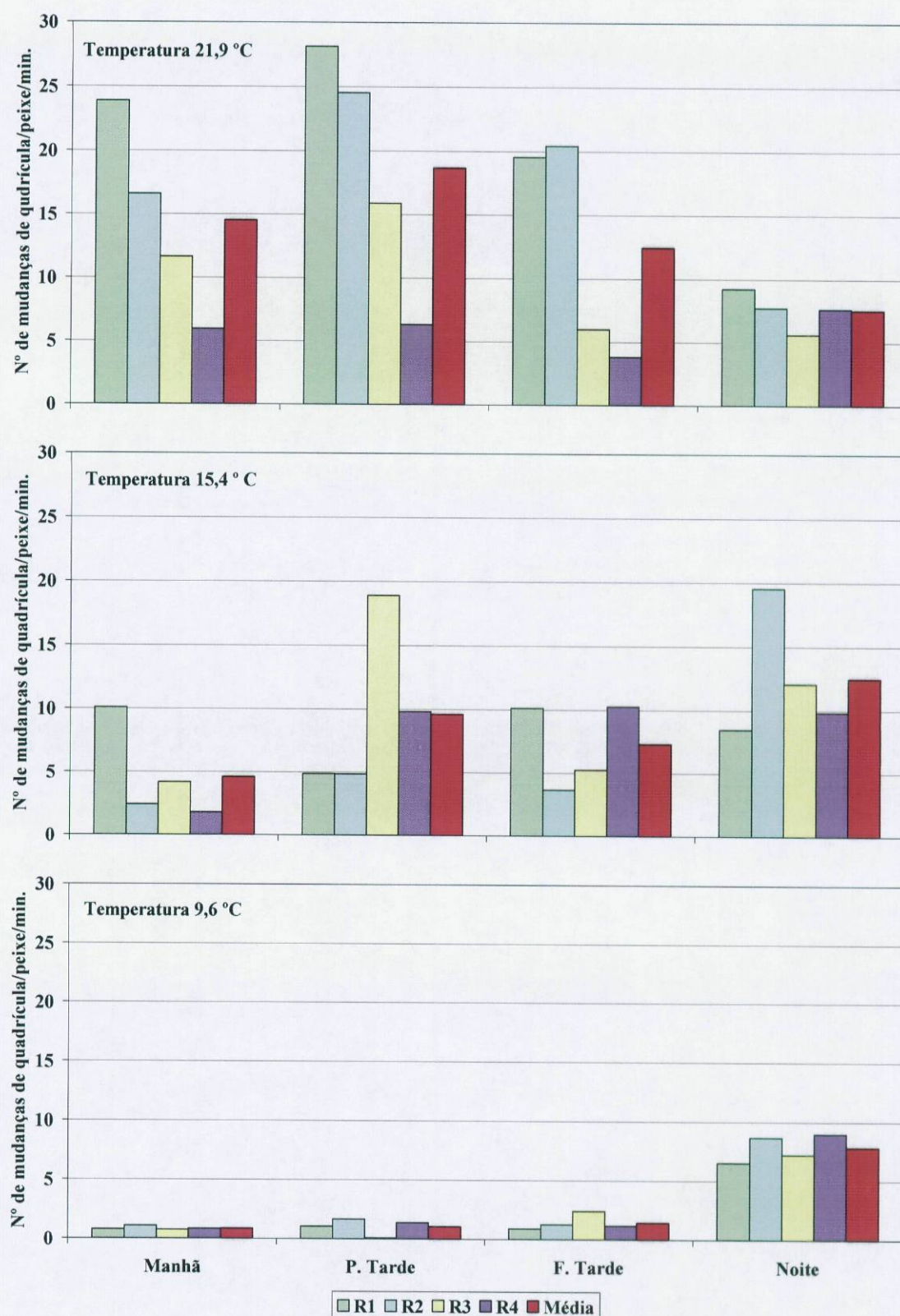


Figura 3.1. – Número de mudanças de quadrícula/minuto para as diferentes temperaturas e períodos do dia. As colunas correspondem, para cada réplica, ao valor médio dos cinco dias de experiência. As colunas vermelhas correspondem ao valor médio das réplicas para cada período.

Aliado ao facto de os resultados obtidos sugerirem uma interacção entre os dois factores independentes (temperatura $\times$ período do dia), optou-se ainda por utilizar um teste não paramétrico baseado na distribuição do qui-quadrado (χ^2) para análise de tabelas de contingência com o programa ACTUS. Como este programa funciona com números inteiros, decidiu-se converter as médias em números absolutos (tabela 3.3.). Para este procedimento propôs-se então construir uma tabela de contingência (tabela 3.4.) com três linhas (correspondentes às temperaturas: 9,6 °C; 15,4 °C e 21,9 °C) e quatro colunas (correspondentes aos períodos do dia: manhã, princípio da tarde; fim da tarde e noite).

Tabela 3.3. – Número médio de mudanças de quadrícula por réplica observado no decorrer dos cinco dias da experiência, nas diferentes temperaturas e períodos do dia.

A	Manhã	Princípio da Tarde	Fim da Tarde	Noite
T = 9,6 °C	46	56	76	413
T = 15,4 °C	243	504	384	656
T = 21,9 °C	762	982	654	397

Tabela 3.4. – Análise estatística utilizando o ACTUS. Em cada célula a significância das contagens altas está representada acima da significância das contagens baixas. Contagens altas significativas e contagens baixas significativas estão indicadas pelos números <50 ($p < 0,05$). Legenda: MA – Manhã; PT – Princípio da tarde; FT – Fim de tarde; NO – Noite.

Temperatura	MA	PT	FT	NO
9,6 °C	1000	1000	1000	0
	0	0	0	1000
15,4 °C	1000	864	621	0
	0	146	402	1000
21,9 °C	0	0	10	1000
	1000	1000	991	0
Significância do teste	$\chi^2 = 888,184$, g.l. = 6, $p < 0,001$			

A análise das tabelas 3.2. e 3.4. revela que a actividade locomotora do ruivaco a baixas temperaturas (9,6 °C) é significativamente maior à noite do que nos restantes períodos do dia ($p < 0,001$, ACTUS e ANOVA). Os peixes permaneceram praticamente inactivos durante o dia, nos cinco dias da experiência, e revelaram-se bastante activos durante o período da noite. A temperaturas primaveris (15,4 °C) os peixes exibem uma actividade locomotora maior durante o dia mas manifestam também um alto nível de actividade durante a noite ($p < 0,001$,

ACTUS). Com temperaturas altas (21,9 °C) os peixes são significativamente mais activos durante o dia ($p \leq 0,01$, ACTUS) e significativamente menos activos ($p < 0,001$, ACTUS) durante a noite.

Pela análise da tabela 3.4. podemos constatar ainda que os valores mais baixos de actividade locomotora (diferença significativa; $p \leq 0,01$, ACTUS) ocorrem durante o dia a baixas temperaturas (9,6 °C) e os mais altos ocorrem, durante o dia, a altas temperaturas (21,9 °C) e, durante a noite, a temperaturas primaveris (15,4 °C).

Os resultados revelam ainda que existe uma inversão de comportamento a altas temperaturas (21,9 °C), passando estes peixes a exibir uma actividade locomotora durante o dia superior ao observado durante a noite. Parece-nos então que o ruivaco é essencialmente nocturno a baixas temperaturas e torna-se cada vez mais diurno à medida que a temperatura aumenta.

3.1.2. Número de peixes activos

Para testar os efeitos da temperatura e do período do dia no número de peixes activos (figura 3.2.) resolveu-se utilizar, igualmente, uma ANOVA mista de medidas repetidas, obedecendo ao modelo apresentado anteriormente, com as devidas alterações, nomeadamente, quanto à variável dependente que agora está relacionada com a percentagem de peixes activos em cada período de filmagem agrupada em 5 níveis correspondentes aos cinco dias da experiência. Os resultados estão expressos na tabela 3.5. para $\alpha = 0,05$.

Tabela 3.5. – Resultados da Anova relativos à influência dos factores independentes.

Factor Fixo	Graus de liberdade	F	Significância	Potência Observada
Temperatura	2	23,248	0,001	1,000
Período do dia	3	12,519	0,001	0,999
Intercepção (Temperatura × Período do dia)	6	3,739	0,005	0,925

Contudo, neste caso também a potência observada foi boa (0,925; Maroco, 2003) mas os pressupostos da ANOVA relativamente à homogeneidade das variâncias, não estavam cumpridos (Teste de Levene; $p < 0,05$). Também não tivemos sucesso em homogeneizar, através de transformações matemáticas, as variâncias e normalizar as variáveis. Consequentemente, e considerando que os resultados obtidos sugeriam uma interacção entre

os dois factores independentes (temperatura $\times$ período do dia), resolvemos utilizar o mesmo procedimento estatístico adoptado para a actividade locomotora, com as adaptações necessárias relativas à variável em estudo. Os resultados das ANOVA parciais e da análise estatística utilizando o ACTUS estão expressos, respectivamente, nas tabelas 3.6. e 3.8. De igual modo, como o programa ACTUS funciona com números inteiros, decidiu-se converter as médias percentuais em números absolutos (tabela 3.7.).

Tabela 3.6. A – Efeito do período do dia no número de peixes activos de *Chondrostoma oligolepis*. Resultados da análise estatística (ANOVA mista de medidas repetidas e teste de Tukey) para as três temperaturas experimentais. $\alpha = 0,05$, g.l. = 3. **B** – Efeito da temperatura no número de peixes activos de *Chondrostoma oligolepis*. Resultados da análise estatística (ANOVA mista de medidas repetidas e teste de Tukey) para os quatro períodos do dia. $\alpha = 0,05$, g.l. = 3. Médias expressas em percentagem de peixes activos por cada período de filmagem. Legenda: MA – manhã; PT – princípio da tarde; FT – fim de tarde; NO –noite; F – Teste F; S – significância.

A		Média ($\bar{X}$)					Resultados ANOVA		Teste de TUKEY				
T (° C)	MA	PT	FT	NO	F	S	MA × PT	MA × FT	MA × NO	PT × FT	PT × NO	FT × NO	
9,6 °C	14,52	15,71	20,24	86,67	90,768	0,0001	0,996	0,696	0,0001	0,820	0,0001	0,0001	
15,4 °C	50,24	61,67	60,95	87,86	3,444	0,052	0,786	0,816	0,041	1,000	0,193	0,176	
21,9 °C	71,19	78,81	68,81	77,86	0,1760	0,911	0,967	0,999	0,977	0,930	1,000	0,946	

B		Média ($\bar{X}$)			Resultados ANOVA		Teste de TUKEY (significância)		
Período do dia		9,6 °C	15,4 °C	21,9 °C	F	S	9,6 °C × 15,4 °C	9,6 °C × 21,9 °C	15,4 °C × 21,9 °C
Manhã		14,52	50,24	71,19	7,049	0,014	0,101	0,012	0,394
Princípio de Tarde		15,71	61,67	78,81	15,371	0,001	0,009	0,001	0,355
Fim de Tarde		20,24	60,95	68,81	6,533	0,018	0,048	0,020	0,852
Noite		86,67	87,86	77,86	2,611	0,128	0,967	0,211	0,147

Ao analisarmos as tabelas 3.6. e 3.8. podemos constatar que o número de peixes activos é significativamente baixo durante o dia e significativamente alto durante a noite ($p < 0,001$, ACTUS e ANOVA) a temperaturas baixas (9,6 °C). Esta análise permite verificar também que o número de peixes activos a baixas temperaturas, durante o dia, é significativamente baixo ($p \leq 0,001$, ACTUS) em relação ao número de peixes activos sob a

influência das outras temperaturas em estudo (15,4 °C e 21,9 °C) durante o dia. De igual modo podemos afirmar que os valores significativamente mais altos ($p \leq 0,001$, ACTUS) ocorrem durante a noite a 9,6 °C e durante a manhã e o princípio da tarde à temperatura de 21,9 °C.

Outro aspecto que podemos apurar é o facto de o número de peixes activos durante a noite ser significativamente mais alto ($p \leq 0,001$, ACTUS) a baixas temperaturas (9,6 °C) e significativamente mais baixo ($p \leq 0,001$, ACTUS) a altas temperaturas (21,9 °C) do que seria de esperar ao acaso, embora não existam diferenças significativas se analisarmos, isoladamente, o efeito da temperatura no número de peixes activos durante a noite ($p = 0,128$, Anova), o que prova de facto a existência de uma interacção entre os dois factores em estudo já patenteada na tabela 3.5..

Tabela 3.7. – Número total de contagens de peixes activos observados no decorrer dos cinco dias da experiência, nas diferentes temperaturas e períodos do dia.

A	manhã	princípio da tarde	fim da tarde	noite
T = 9,6 °C	61	66	85	364
T = 15,4 °C	211	259	255	369
T = 21,9 °C	299	331	289	327

Tabela 3.8. – Análise estatística utilizando o ACTUS. Em cada célula a significância das contagens altas está representada acima da significância das contagens baixas. Contagens altas significativas e contagens baixas significativas estão indicadas pelos números <50 ($p < 0,05$). Legenda: MA – manhã; PT – princípio da tarde; FT – fim de tarde; NO – noite.

Temperatura	MA	PT	FT	NO
9,6 °C	1000	1000	1000	0
	0	0	0	1000
15,4 °C	679	185	66	941
	343	839	943	66
21,9 °C	0	1	128	1000
	1000	999	889	0
Significância do teste	$\chi^2 = 243,985$, g.l. = 6, $p < 0,001$			

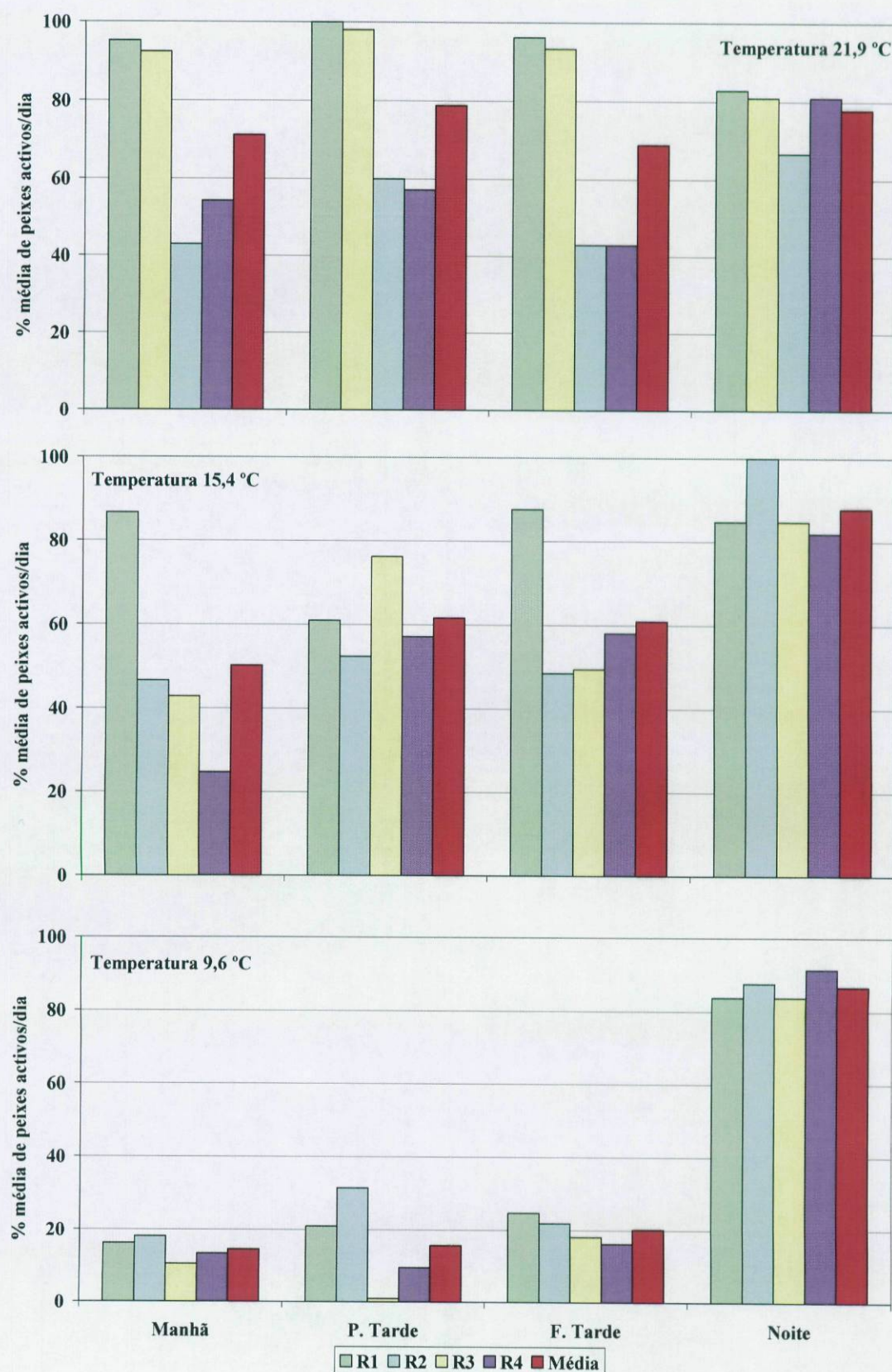


Figura 3.2. – Percentagem de peixes activos para as diferentes temperaturas e períodos do dia. As colunas correspondem, para cada réplica, ao valor médio dos cinco dias de experiência. As colunas vermelhas correspondem ao valor médio das réplicas para cada período.

Tal como os resultados anteriores mostraram, em relação ao estudo da actividade locomotora, a existência de uma inversão no comportamento nictemeral do ruivaco, neste caso parece-nos também que o número de peixes activos é maior durante a noite a baixas temperaturas (9,6 °C) e que à medida que a temperatura aumenta, o número de peixes activos aumenta durante o dia e o número de peixes activos durante a noite diminui a altas temperaturas (21,9 °C).

As variáveis estudadas neste capítulo, referente aos padrões de actividade, parecem estar interrelacionadas visto apresentarem um comportamento semelhante. A um aumento da actividade locomotora do ruivaco corresponde também um aumento no número de peixes activos e vice-versa.

3.2. Níveis de agregação

Os efeitos da temperatura e do período do dia no nível de agregação de *Chondrostoma oligolepis* (figura 3.3.) foram medidos recorrendo também a uma ANOVA mista de medidas repetidas utilizando agora, como variável dependente de medidas repetidas, o número médio de quadrículas ocupadas pelos peixes em cada período de filmagens. A tabela 3.9. mostra os resultados obtidos e a respectiva estatística descritiva. Recordemos que os cardumes eram formados por sete indivíduos, portanto um número de quadrículas ocupadas igual a sete corresponderá ao máximo nível de dispersão dos peixes, e um número igual a 1 corresponderá ao máximo nível de agregação.

Tabela 3.9. – Estatística descritiva relativa ao número médio de quadrículas ocupadas observado no decorrer dos cinco dias da experiência, nas diferentes temperaturas e períodos do dia.

Temperatura	Período do dia	Média ($\bar{x}$)	Desvio Padrão	Mínimo	Máximo
9,6 °C	Manhã	2,80	0,90	1,67	4,67
15,4 °C	Manhã	2,47	0,66	1,00	4,00
21,9 °C	Manhã	3,25	1,60	1,00	5,67
9,6 °C	Princípio da Tarde	3,05	0,92	2,00	5,00
15,4 °C	Princípio da Tarde	3,18	1,40	1,00	6,33
21,9 °C	Princípio da Tarde	3,75	1,70	1,00	6,00
9,6 °C	Fim de Tarde	2,87	0,85	2,00	5,00
15,4 °C	Fim de Tarde	2,98	1,02	1,00	4,67
21,9 °C	Fim de Tarde	3,17	1,68	1,00	6,00
9,6 °C	Noite	5,93	0,72	4,33	7,00
15,4 °C	Noite	5,95	1,00	3,67	7,00
21,9 °C	Noite	6,12	0,56	5,00	7,00

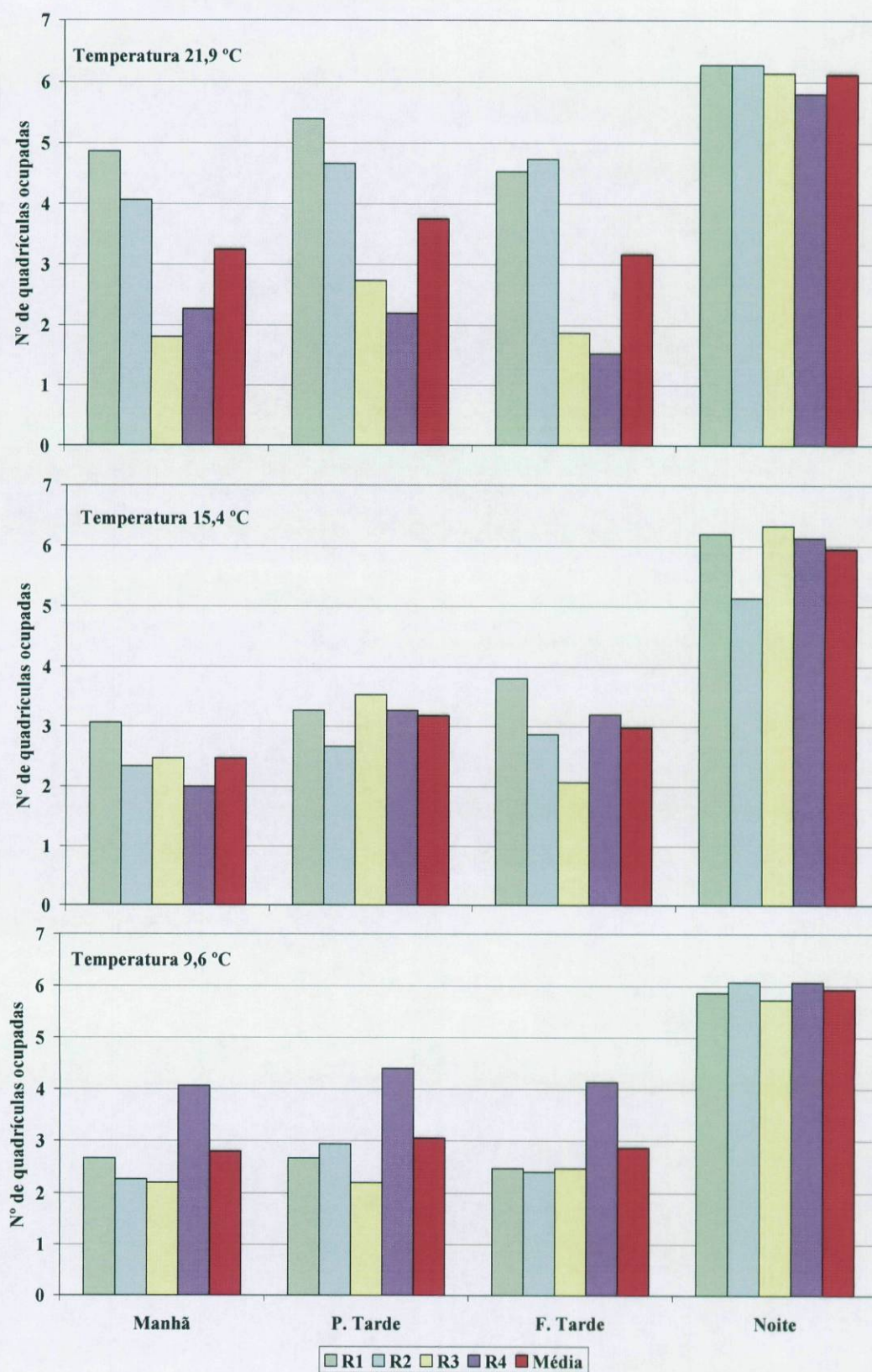


Figura 3.3. – Número de quadrículas ocupadas para as diferentes temperaturas e períodos do dia. As colunas correspondem, para cada réplica, ao valor médio dos cinco dias de experiência. As colunas vermelhas correspondem ao valor médio das réplicas para cada período.

Os resultados provenientes da ANOVA mista de medidas repetidas encontram-se representados na tabela 3.10. para $\alpha = 0,05$. Realizou-se ainda os testes de Levene para testar a homogeneidade das variâncias e o teste de Kolmogorov-Smirnov para testar a distribuição normal dos dados que revelaram um $p > 0,05$ para todas as amostras, confirmando assim os pressupostos da ANOVA.

Tabela 3.10. – Resultados da Anova relativos à influência dos factores independentes.

Factor Fixo	Graus de liberdade	F	Significância	Potência Observada
Temperatura	2	1,016	0,372	0,213
Período do dia	3	29,013	0,0001	1,000
Intercepção (Temperatura × Período do dia)	6	0,137	0,990	0,079

A análise da tabela 3.10. exclui, claramente, a temperatura como factor determinante no número de quadrículas ocupadas pelos peixes ($p=0,372$) e revela com um nível bastante alto de significância ($p=0,0001$) que o período do dia é o factor principal que influencia o nível de agregação dos peixes. Para determinar onde estão as diferenças significativas entre os diferentes períodos do dia recorreu-se, então, ao teste de Tukey para a comparação múltipla das médias de cada período (tabela 3.11.).

Tabela 3.11. – Comparação múltipla das médias para cada período do dia e seu significado estatístico (Teste de Tukey). Médias expressas em número de quadrículas ocupadas.

Período do dia	Média ($\bar{x}$)	Teste de TUKEY (significância)			
		Manhã	Princípio da Tarde	Fim de Tarde	Noite
Manhã	2,839	-----	1,000	1,000	0,0001
Princípio da Tarde	3,328	1,000	-----	1,000	0,0001
Fim de Tarde	3,006	1,000	1,000	-----	0,0001
Noite	6,000	0,0001	0,0001	0,0001	-----

Pela análise da tabela 3.10. podemos constatar que a temperatura não influencia significativamente ($p=0,372$) o nível de agregação dos peixes, o mesmo já não se verificando quanto ao efeito do período do dia que influencia significativamente ($p=0,0001$) a associação entre os peixes. Na tabela 3.11. podemos verificar que existem diferenças significativas ($p=0,0001$) entre os níveis de agregação nos períodos diurnos e o período noturno. De facto,

os dados revelam que os peixes durante o dia se encontram mais agregados, não havendo diferenças significativas entre os diferentes períodos do dia (manhã, princípio de tarde e fim de Tarde; $p=1,000$), e durante a noite se encontram bastante mais dispersos.

3.3. Distribuição vertical na coluna de água

Com o objectivo de averiguar o efeito da temperatura e do período do dia na distribuição vertical de *Chondrostoma oligolepis* (figuras 3.4., 3.5. e 3.6.) resolveu-se contabilizar, para cada temperatura e período de filmagem, o número de peixes associados, respectivamente, ao substrato, à meia água e à superfície. Cada contagem indicada na tabela 3.12. exprime o somatório das contagens efectuadas nas quatro réplicas durante os cinco dias da experiência para cada período e respectiva temperatura.

Para testar o efeito da temperatura e do período do dia na distribuição vertical de *Chondrostoma oligolepis* decidiu-se construir uma série de tabelas de contingência e recorreu-se ao programa ACTUS (tabelas 3.13. e 3.14.) para averiguar a existência de diferenças significativas, na distribuição vertical dos indivíduos, para as diferentes temperaturas e períodos do dia.

Tabela 3.12. – Número de indivíduos associados ao substrato, à meia água e à superfície, para as diferentes temperaturas e períodos do dia.

Temperatura	Período do dia	Substrato	Meia água	Superfície
9,6 °C	Manhã	327	92	1
15,4 °C	Manhã	380	40	0
21,9 °C	Manhã	393	25	2
9,6 °C	Princípio da Tarde	320	100	0
15,4 °C	Princípio da Tarde	336	80	4
21,9 °C	Princípio da Tarde	375	45	0
9,6 °C	Fim de Tarde	335	84	1
15,4 °C	Fim de Tarde	372	48	0
21,9 °C	Fim de Tarde	385	35	0
9,6 °C	Noite	151	178	91
15,4 °C	Noite	144	204	72
21,9 °C	Noite	251	125	44

Pela análise das tabelas 3.12. e 3.13. podemos constatar que, nos períodos diurnos (manhã, princípio de tarde e fim de tarde), os peixes se localizam preferencialmente junto ao

substrato, existindo diferenças significativas ($p \leq 0,025$), excepto ao princípio da tarde para as temperaturas de 15,4 °C e 21,9 °C, relativamente ao número de peixes localizados junto ao substrato no período nocturno. Por outro lado, existe um maior número de peixes associados à meia água e à superfície durante o período nocturno em comparação com os períodos diurnos, havendo diferenças significativas ($p \leq 0,026$) entre o número de peixes associados à meia água e à superfície, excepto ao princípio da tarde para o número de peixes associados à meia água, entre o período nocturno e os restantes períodos diurnos. Se compararmos isoladamente o número de peixes localizados à superfície podemos apurar, facilmente, com uma significância de $p < 0,001$ que os peixes praticamente só se dispõem à superfície durante o período nocturno.

Tabela 3.13. – Análise estatística, utilizando o programa ACTUS, do efeito do período do dia na distribuição vertical dos peixes nas três temperaturas experimentais. Em cada célula a significância das contagens altas está representada acima da significância das contagens baixas. Contagens altas significativas e contagens baixas significativas estão indicadas pelos números <50 ($p < 0,05$).
Legenda: SUB – Substrato; MEA – Meia água; SUP – Superfície.

Período do dia	Temperatura 9,6 °C			Temperatura 15,4 °C			Temperatura 21,9 °C		
	SUB	MEA	SUP	SUB	MEA	SUP	SUB	MEA	SUP
Manhã	4	981	1000	0	1000	1000	1	1000	1000
	997	26	0	1000	0	0	1000	0	0
Princípio da Tarde	10	891	1000	51	884	1000	92	921	1000
	992	123	0	956	126	0	921	93	0
Fim de Tarde	0	1000	1000	0	1000	1000	25	999	1000
	1000	0	0	1000	0	0	978	1	0
Noite	1000	0	0	1000	0	0	1000	0	0
	0	1000	1000	0	1000	1000	0	1000	1000
Significância do teste	$\chi^2 = 395,986$, g.l. = 6 $p < 0,001$			$\chi^2 = 503,964$, g.l. = 6 $p < 0,001$			$\chi^2 = 270,276$, g.l. = 6 $p < 0,001$		

A análise conjunta das tabelas 3.12 e 3.14. permite averiguar que o número de peixes associados ao substrato é maior em todos os períodos do dia à temperatura de 21,9 °C, apresentando diferenças significativas ($p < 0,05$), excepto ao fim da tarde. De igual modo o número de peixes associados à meia água é menor em todos os períodos do dia à temperatura de 21,9 °C, apresentando diferenças significativas ($p \leq 0,003$), bem como o número de peixes associados à superfície é menor à mesma temperatura, durante a noite ($p = 0,001$). Por outro

lado, podemos ainda verificar que o número de peixes associados à meia água é maior, nos períodos diurnos, à temperatura de 9,6 °C comparativamente às temperaturas de 15,4 °C e 21,9 °C. Em relação ao número de peixes associados à superfície, não nos parece ser relevante as diferenças significativas encontradas, nos períodos diurnos, pois as contagens são bastante baixas. Ao estudarmos isoladamente o período noturno, podemos verificar que o número de peixes associados ao substrato é significativamente maior à temperatura de 21,9 °C ($p < 0,001$) e significativamente menor às temperaturas de 9,6 °C e 15,4 °C ($p \leq 0,005$). O número de peixes associados à meia água e superfície é significativamente menor ($p \leq 0,001$) à temperatura de 21,9 °C e significativamente maior ($p = 0,004$) à meia água à temperatura de 15,4 °C, e ainda o número de peixes associados à superfície é significativamente maior ($p = 0,008$) à temperatura de 9,6 °C.

Tabela 3.14. – Análise estatística, utilizando o programa ACTUS, do efeito da temperatura na distribuição vertical dos peixes nos quatro períodos do dia em estudo. Em cada célula a significância das contagens altas está representada acima da significância das contagens baixas. Contagens altas significativas e contagens baixas significativas estão indicadas pelos números <50 ($p < 0,05$). Legenda: SUB – Substrato; MEA – Meia água; SUP – Superfície.

Temperatura	Manhã			Princípio de tarde			Fim de tarde			Noite		
	SUB	MEA	SUP	SUB	MEA	SUP	SUB	MEA	SUP	SUB	MEA	SUP
9,6 °C	997	0	749	933	3	1000	964	0	609	995	214	8
	5	1000	608	71	988	200	41	1000	766	5	815	994
15,4 °C	237	961	1000	727	304	0	326	852	1000	1000	4	326
	783	51	1000	297	743	1000	693	175	1000	1	997	705
21,9 °C	49	1000	488	18	1000	1000	94	999	1000	0	1000	1000
	954	0	795	986	0	89	913	3	1000	1000	0	1
Significância do teste	$\chi^2 = 108,230$ g.l. = 4, $p < 0,001$			$\chi^2 = 55,916$ g.l. = 4, $p < 0,001$			$\chi^2 = 28,848$ g.l. = 4, $p < 0,001$			$\chi^2 = 74,760$ g.l. = 4, $p < 0,001$		

Em sùmula, parece-nos que os peixes se localizam preferencialmente junto ao substrato durante o dia e que, durante noite, dispõem-se por toda a coluna de água ocupando com mais frequência os níveis superiores, sendo de realçar a sua localização à superfície, o que raramente acontece durante os períodos diurnos. A análise conjunta sugere ainda que os peixes se situam mais junto ao substrato a altas temperaturas (21,9 °C) e procuram com mais frequência os níveis superiores da coluna de água a temperaturas mais baixas (9,6 °C e 15,4 °C), especialmente durante o período noturno.

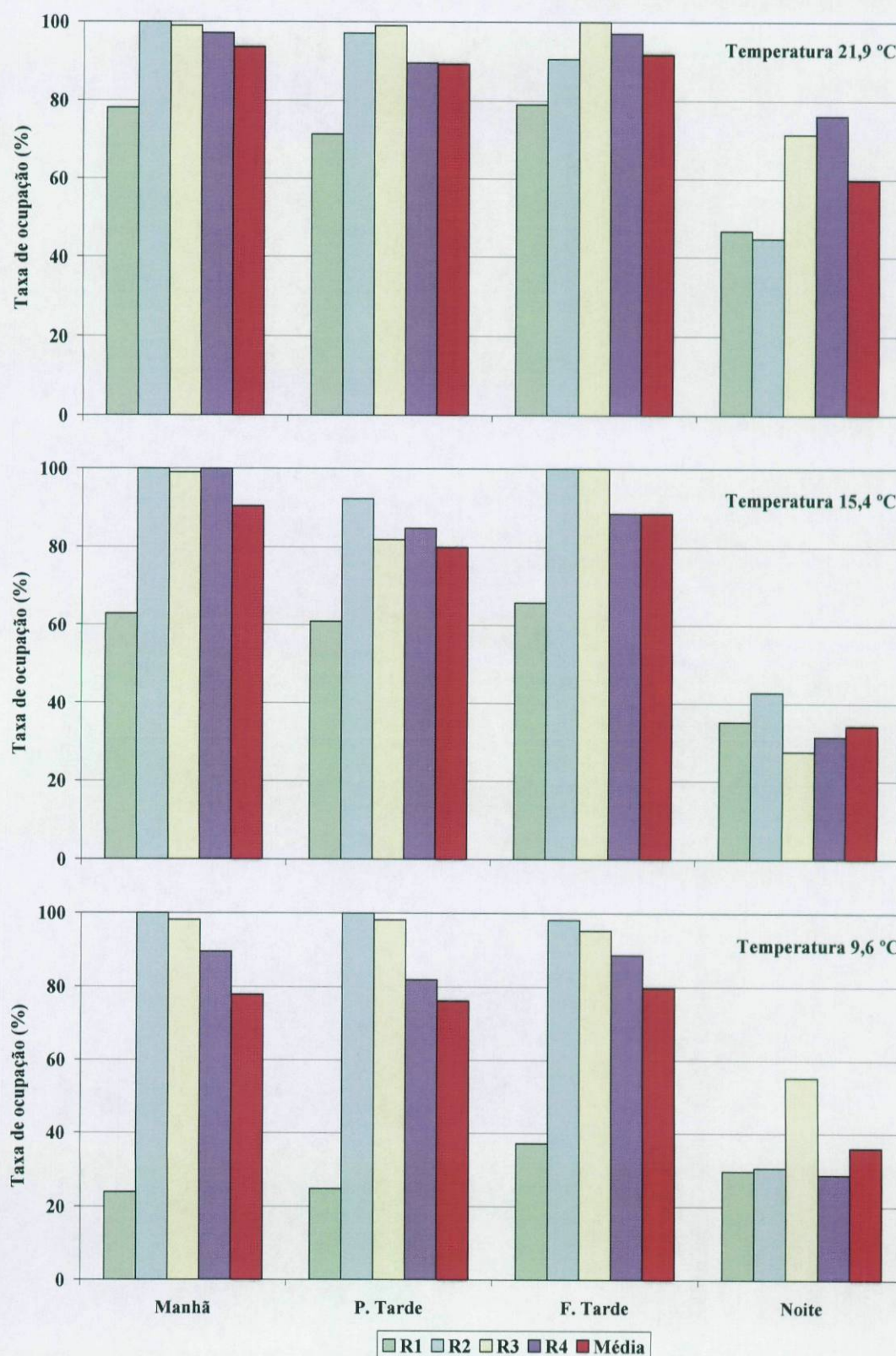


Figura 3.4. – Taxa de ocupação do substrato (%) para as diferentes temperaturas e períodos do dia. As colunas correspondem, para cada réplica, ao valor médio dos cinco dias de experiência. As colunas vermelhas correspondem ao valor médio das réplicas para cada período.

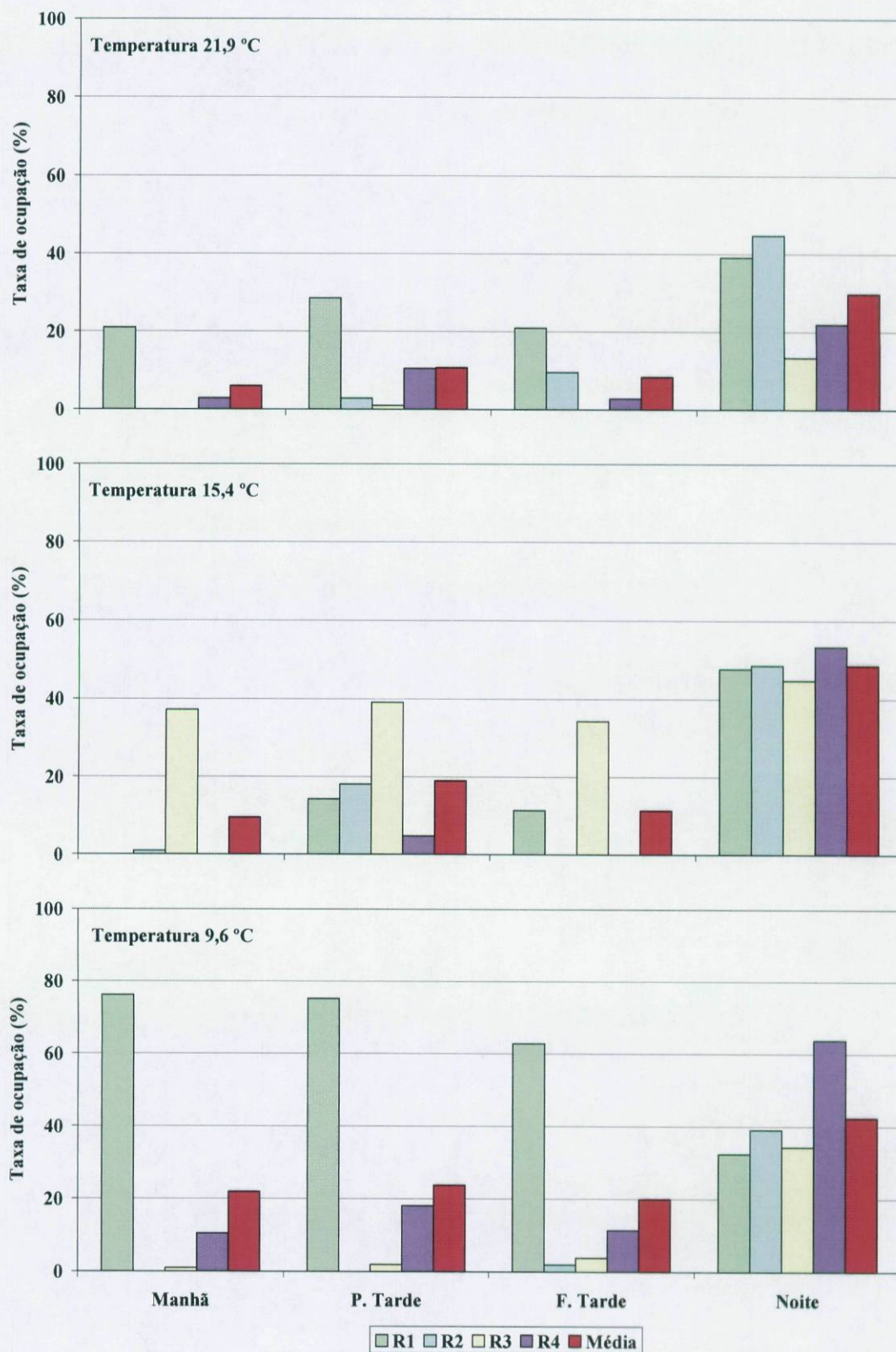


Figura 3.5. – Taxa de ocupação dos níveis correspondentes à meia água (%) para as diferentes temperaturas e períodos do dia. As colunas correspondem, para cada réplica, ao valor médio dos cinco dias de experiência. As colunas vermelhas correspondem ao valor médio das réplicas para cada período.

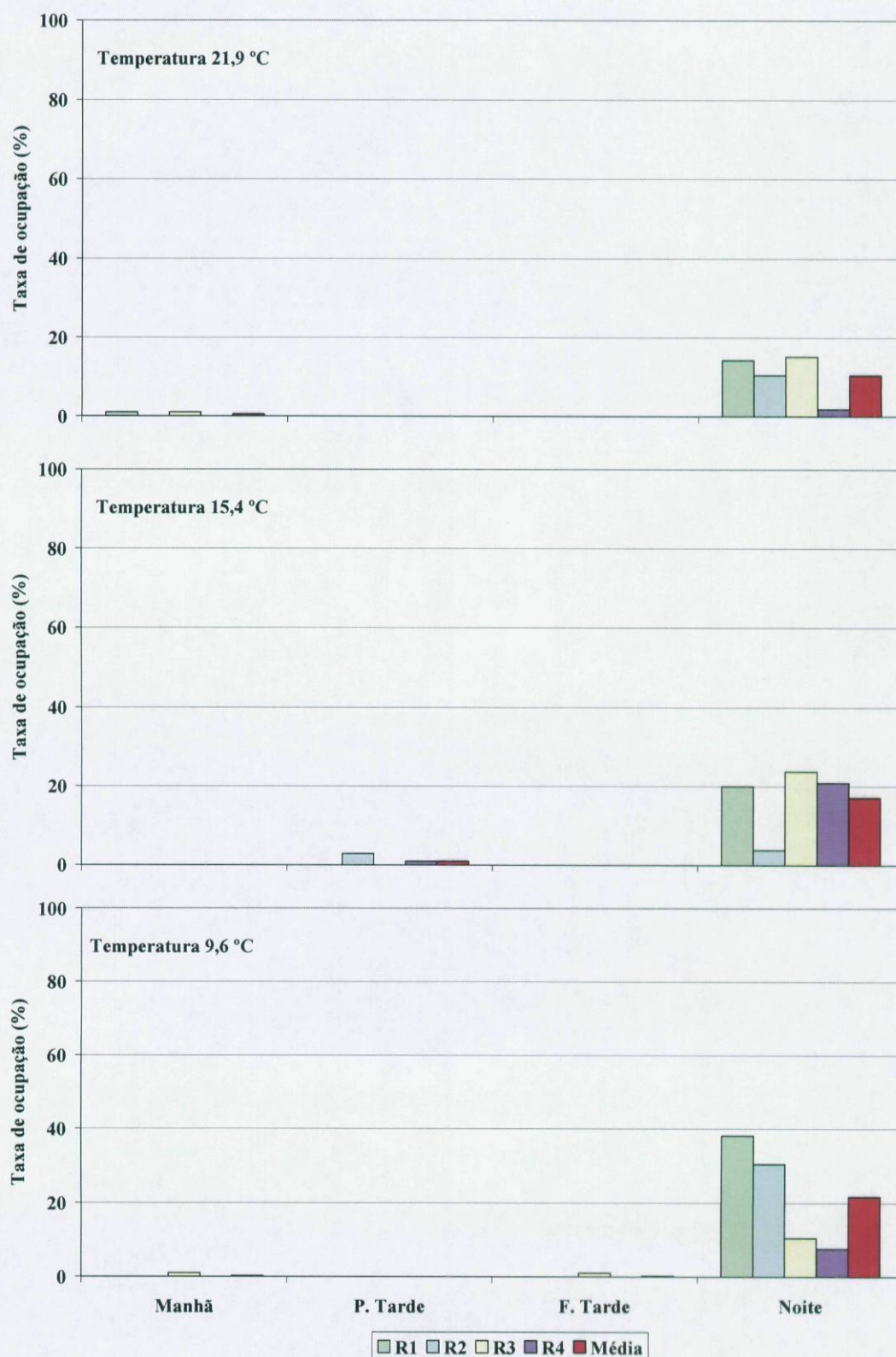


Figura 3.6. – Taxa de ocupação à superfície (%) para as diferentes temperaturas e períodos do dia. As colunas correspondem, para cada réplica, ao valor médio dos cinco dias de experiência. As colunas vermelhas correspondem ao valor médio das réplicas para cada período.

4. Discussão

4.1. Padrões de actividade

O conjunto das experiências revelou que o ruivaco, *Chondrostoma oligolepis*, é uma espécie cujo comportamento se altera sob o efeito das variáveis ambientais em estudo, a temperatura e os diferentes períodos do dia.

O ruivaco permanece praticamente inactivo durante os períodos diurnos, na presença de luz, a baixas temperaturas (9,6 °C) e exhibe um alto nível de actividade durante a noite. A temperaturas intermédias (15,4 °C) o ruivaco apresenta ainda uma significativa preferência pela actividade nocturna, sendo, contudo, muito activo durante os períodos diurnos. Pelo contrário, o ruivaco apresenta uma elevada actividade locomotora a temperaturas altas (21,9 °C) durante os períodos diurnos e uma significativa redução dessa actividade durante a noite.

Os resultados mostram ainda que existe uma forte ligação entre a actividade locomotora e o número de peixes activos. A um aumento da actividade locomotora do ruivaco corresponde também um aumento do número de peixes activos e vice-versa.

A inversão, ou mudança comportamental, de uma actividade locomotora essencialmente nocturna, a baixas temperaturas, para uma actividade sobretudo diurna, a temperaturas superiores, verifica-se também em outras espécies dulciaquícolas, tais como no pequeno ciprinídeo europeu, *Phoxinus phoxinus* (Greenwood & Metcalfe, 1998), e em salmonídeos, *Salmo salar* e *S. trutta*, (Fraser *et al.*, 1993, 1995; Heggennes *et al.*, 1993, 1999; Valdimarsson, 1997; Valdimarsson & Metcalfe, 1998; Metcalfe *et al.*, 1999; Bremset, 2000). Contudo, estudos análogos referem também que, por exemplo, a truta-de-rio (*Salmo trutta*) pode apresentar diferentes padrões de actividade, sendo predominantemente diurna, nocturna ou crepuscular durante todo o ano, o que poderá estar relacionado com características específicas dos rios, dos habitats disponíveis, da existência de predadores piscívoros ou com a hora da deriva dos macroinvertebrados (Ovidio *et al.*, 2002). Em relação a *Barbus barbus*, a actividade locomotora varia também consoante a época do ano (Baras, 1995). No Verão a sua actividade é essencialmente crepuscular, mas muda para predominantemente diurna no Outono, e entra num período de dormência no Inverno, a temperaturas inferiores a 4 °C. No

final do Inverno, observa-se o oposto com a emergência de uma actividade diurna e depois crepuscular à medida que a temperatura da água aumenta (Baras, 1995).

Outro aspecto que nos parece importante de realçar é o facto da medição da actividade locomotora não incidir, na maioria dos estudos, no movimento (frequência ou velocidade dos movimentos) dos peixes mas sim nas contagens do número de peixes fora ou dentro de um refúgio/abrigo. Lima (1998) refere que ambos os tipos de medição são aceitáveis, íntegros, e que estão geralmente inversamente relacionados. A maioria das espécies estudadas exhibe uma diminuição no seu movimento ou um aumento na utilização dos refúgios (quando ambos os tipos de comportamento são analisados) e vice-versa (Lima, 1998).

Várias hipóteses têm sido levantadas na tentativa de explicar esta inversão de comportamento, para uma actividade locomotora essencialmente nocturna a baixas temperaturas (Fraser *et al.*, 1993, 1995; Heggennes *et al.*, 1993, 1999; Valdimarsson, 1997; Greenwood & Metcalfe, 1998; Valdimarsson & Metcalfe, 1998; Metcalfe *et al.*, 1999; Bremset, 2000).

Uma das hipóteses para os peixes se tornarem particularmente inactivos ou procurarem refúgio durante o dia, a temperaturas baixas, é devido a condições físico-químicas do meio adversas (aumento da velocidade da corrente ou formação de gelo), que normalmente ocorrem conjuntamente com temperaturas baixas no meio natural (Greenwood & Metcalfe, 1998; Valdimarsson & Metcalfe, 1998; Bremset, 2000). A existência de gelo encontra-se naturalmente excluída no caso do presente estudo e Valdimarsson & Metcalfe (1998) acabam por refutar o aumento da velocidade da corrente, como factor determinante para a inversão do comportamento nictemeral, ao revelarem que os juvenis de *Salmo salar* preferem abrigos que lhes permitam um verdadeiro refúgio (isolamento visual), durante os períodos diurnos, ao optarem por abrigos opacos em vez de abrigos transparentes, que proporcionavam o mesmo resguardo em relação à velocidade da corrente, mesmo quando os abrigos opacos estavam perfeitamente alinhados com a direcção da velocidade da corrente. Bremset (2000) refuta também esta hipótese ao acentuar o facto de a velocidade da corrente não se alterar, necessariamente, do dia para a noite.

Outra das hipóteses, que tem sido apontada para explicar esta inversão na actividade locomotora, é a de procurar refúgio dos predadores (Fraser *et al.*, 1993, 1995; Heggennes *et al.*, 1993, 1999; Reeb *et al.*, 1995; Valdimarsson, 1997; Greenwood & Metcalfe, 1998; Valdimarsson & Metcalfe, 1998; Metcalfe *et al.*, 1999; Bremset, 2000), durante o período diurno, a baixas temperaturas, quer pelo aumento da utilização de abrigos quer por uma

redução da actividade locomotora, sendo que ambos os comportamentos permitem evitar ou diminuir o efeito da predação (Milinski, 1986; Lima & Dill, 1990; Smith, 1997; Lima, 1998).

Os peixes, sendo animais ectotérmicos, estão condicionados pela temperatura da água, que é factor regulador de enorme importância através dos seus efeitos nos processos metabólicos (Wootton, 1990). As capacidades metabólicas dos músculos são fortemente afectadas por factores exógenos, principalmente pela temperatura e disponibilidade de alimento (Bennet, 1985; Guderley, 2004). A natação dos peixes fica bastante prejudicada devido ao seu baixo metabolismo a baixas temperaturas, durante as estações frias, especialmente a capacidade de aceleração e fuga dos predadores (Webb, 1978). Em consequência tem sido sugerido que os peixes devem reduzir o seu risco de predação no Inverno, ou neste caso a baixas temperaturas, ao esconderem-se em refúgios ou ao reduzirem fortemente a sua actividade durante o período diurno (Fraser *et al.*, 1993, 1995; Heggennes *et al.*, 1993, 1999; Reebs *et al.*, 1995; Valdimarsson, 1997; Greenwood & Metcalfe, 1998; Valdimarsson & Metcalfe, 1998; Metcalfe *et al.*, 1999; Bremset, 2000).

Por outro lado, o aumento da temperatura obriga os peixes a procurarem alimento com mais frequência, visto que a taxa de digestão é mais rápida, e o aumento da taxa metabólica muscular permite também uma maior capacidade de fuga dos predadores, e assim puderem correr o risco de se alimentarem durante o período diurno (Fraser *et al.*, 1993, 1995; Reebs, 2002) onde os peixes são mais eficientes a alimentarem-se (Fraser & Metcalfe, 1997).

A existência de predadores endotérmicos (Hugo Maia, observação pessoal) nomeadamente de aves piscívoras, como o guarda-rios (*Alcedo atthis*) ou a garça-real (*Ardea cinerea*) que são diurnos (Cramp, 1977, 1985), nos rios onde foram capturados os animais, sugere que os peixes, em geral, e o ruivaco, *Chondrostoma oligolepis*, em particular, poderão reduzir o risco de serem detectados por estes predadores ao permanecerem praticamente inactivos durante o dia e só manifestarem actividade durante a noite.

Winfield (1990) menciona que a actividade predatória das aves piscívoras pode ser extremamente alta, devido às suas necessidades metabólicas, consequência de serem animais homeotérmicos. A actividade predatória não poderá assim ser considerada negligenciável. Allouche & Gaudin (2001) referem que os peixes sob ameaça de predação por aves piscícolas, refugiam-se em abrigos, saem menos à procura de alimento e crescem mais lentamente. Allouche & Gaudin (2001) mencionam ainda que *Leuciscus cephalus*, na ausência de abrigos, prefere zonas de corrente rápida que, devido à turbulência da água, lhes fornece isolamento visual em relação às aves predadoras.

Juntamente com a presença destes predadores endotérmicos diurnos, surge também um aumento da actividade locomotora de *Salmo trutta*, devido ao seu comportamento migratório e reprodutor, que ocorre no final do Outono e princípio do Inverno, na bacia hidrográfica do rio Lima, onde geralmente se registam temperaturas médias à volta dos 10 °C (Maia, 2003; Pires, 2003). Contudo, a maior parte das deslocações efectuadas por *Salmo trutta* são nocturnas (Maia, 2003), o que revela também um comportamento que poderá estar relacionado com o melhor período do dia para evitar predadores (Fraser *et al.*, 1993, 1995; Heggennes *et al.*, 1993, 1999; Valdimarsson, 1997; Valdimarsson & Metcalfe, 1998; Metcalfe *et al.*, 1999; Bremset, 2000) ou com a disponibilidade de alimento, principalmente de organismos invertebrados em deriva (Waters, 1962; Müller, 1974; Brittain & Eikeland, 1988; Giroux *et al.*, 2000). Todavia, a actividade locomotora desenvolvida por *Salmo trutta* no período reprodutivo poderá condicionar a actividade do ruivaco e a sua preferência por um comportamento essencialmente nocturno, onde poderá evitar mais eficazmente encontros com esta espécie.

Os estudos efectuados por Maia & Valente (2004) no rio Estorãos da bacia hidrográfica do rio Lima, revelaram uma pequeníssima actividade locomotora do ruivaco durante os meses de Novembro a Fevereiro. Os mesmos dados indicam ainda que a quase totalidade dos movimentos (24 em 28 capturas) detectados durante os meses de Novembro a Fevereiro, através de um sistema de controlo de movimentos (ver Maia & Valente, 2004), se efectuaram durante a noite ou durante os períodos crepusculares (controlo às 9:00 e 22:00). Estes resultados estão de acordo com os dados obtidos no estudo presente que revelam que a actividade locomotora do ruivaco, a baixas temperaturas (9,6 °C), coincidentes ou superiores às temperaturas médias observadas no final do Outono e princípio de Inverno, ocorre essencialmente na ausência de luz.

Uma terceira hipótese que tem sido ponderada para explicar a actividade locomotora predominantemente nocturna é o da disponibilidade de alimento (Metcalf *et al.*, 1999). Não existem estudos concretos sobre a alimentação do ruivaco, mas uma análise dos conteúdos estomacais, ainda que pontual, revelam que no rio Âncora o ruivaco tem uma dieta predominantemente detritívora (73%) com uma componente de insectos (aquáticos e em deriva) de 27% (Formigo, 1997; Penczak & Formigo, 2000). Lobón-Cerviá & Rincón (1994) classificam a estratégia trófica de *Chondrostoma arcasii*, espécie irmã de *C. oligolepis*, de oportunista, embora consuma predominantemente detritos; contudo, a importância dos detritos na dieta decresce com o aumento da disponibilidade de invertebrados de deriva, existindo mesmo uma relação entre a composição da deriva e a dieta da espécie.

Estes autores referem também que o consumo de invertebrados de deriva durante o mês de Abril, com temperaturas entre 8 e 11 °C, é essencialmente nocturno para os espécimes adultos (classe de idade > 1⁺). No entanto, a inclusão dos animais de deriva na dieta estava dependente das condições do meio. As baixas temperaturas e uma velocidade da corrente elevada poderiam afectar o posicionamento dos peixes na coluna de água inviabilizando assim o acesso às presas em deriva (Lobón-Cerviá & Rincón, 1994).

Inúmeros estudos têm demonstrado que a deriva dos macroinvertebrados aumenta durante a noite (Waters, 1962; Müller, 1974; Brittain & Eikeland, 1988). Valente (1993) refere um aumento dos organismos invertebrados em deriva durante a noite para o rio Estorãos. Embora estes resultados correspondam somente ao Verão, pensamos que o mesmo ocorra também em outras épocas do ano. As necessidades metabólicas e alimentares do ruivaco estão bastante reduzidas a baixas temperaturas, portanto a actividade nocturna revelada neste estudo, associada presumivelmente à procura de alimento e apesar de ter sido fornecido alimento, durante as experiências, no período diurno, poderá ser suficiente no meio natural para colmatar as carências nutritivas.

Muitos animais experimentam variações diárias na disponibilidade de alimento e no risco de predação e, naturalmente, estão sempre a tomar decisões de qual será a melhor altura para se alimentarem sem sofrerem predação (Metcalf *et al.*, 1999). A actividade locomotora do ruivaco, a baixas temperaturas, estará relacionada com a decisão em manter uma actividade diurna onde a capacidade e eficiência de alimentação é maior mas também o risco de predação é maior ou em manter uma actividade nocturna onde possam evitar um encontro com predadores mas também onde a eficiência alimentar é menor (Fraser & Metcalfe, 1997; Lima, 1998; Metcalfe *et al.*, 1999; Metcalfe & Steele, 2001).

O ruivaco (*Chondrostoma oligolepis*) parece então optar por uma actividade essencialmente nocturna, a baixas temperaturas, uma estratégia onde, de acordo com Fraser & Metcalfe (1997), a alimentação é reduzida ao mínimo de forma a assegurar a sua continuidade, tendo em conta que as suas necessidades alimentares são baixas, mas que lhe permite evitar ou minimizar o confronto com predadores assegurando assim a sua sobrevivência. À medida que a temperatura aumenta, a sua capacidade de fuga e evasão dos predadores aumenta também o que lhe possibilita procurar alimento durante o dia, de forma eficaz, e assim satisfazer as suas necessidades alimentares, necessárias ao seu crescimento e manutenção corporal e ainda à maturação das gónadas, tendo em vista o período reprodutivo.

O aumento da actividade locomotora, durante o período diurno, à temperatura de 21,9 °C e a sua significativa redução durante a noite poderá atribuir-se, simplesmente, à elevada

actividade locomotora desenvolvida pelo ruivaco durante os períodos diurnos e uma necessidade fisiológica de abrandamento e repouso dessa mesma actividade durante o período nocturno. Eventualmente, o esforço desenvolvido durante o período diurno será suficiente, no meio natural, para satisfazer em grande parte as necessidades alimentares do ruivaco, contudo devido à taxa de digestão ser elevada a estas temperaturas, aliado ao facto da deriva dos invertebrados durante a noite ser alta no Verão, os peixes continuam activos durante o período nocturno onde poderão capturar presas de deriva que são normalmente bastante consumidas nesta época do ano (Valente, 1993; Lobón-Cerviá & Rincón, 1994).

Todavia, alguns trabalhos têm indicado uma variação individual nos padrões de actividade, dependente da fase do desenvolvimento ontogenético em que os peixes se encontram, nem sempre consistentes com a inversão para uma actividade nocturna (Metcalf *et al.*, 1998; Hiscock, *et al.* 2002, Johnston *et al.*, 2004). Assumindo que a actividade locomotora está associada à procura de alimento, os peixes mais pequenos poderão maximizar a taxa de crescimento através do aumento de actividade durante o dia, a baixas temperaturas, apesar do risco de predação (Metcalf *et al.*, 1998; Hiscock, *et al.* 2002, Johnston *et al.*, 2004).

4.2. Níveis de agregação

Os resultados revelaram que os peixes se encontram mais agregados durante os períodos diurnos e que durante a noite se encontram bastante mais dispersos. A análise dos resultados permitiu ainda constatar que a temperatura não influencia significativamente o nível de agregação dos peixes, embora haja um ligeiro aumento da dispersão dos peixes com o aumento da temperatura. Estes resultados contrariam os estudos de Weetman *et al.* (1998) que referem que o nível de agregação dos peixes é maior a temperaturas mais altas. Contudo, estes autores utilizaram uma metodologia diferente ao examinarem especificamente medidas de tendência de formação de cardumes, tais como: distância ao vizinho mais próximo; polaridade do cardume e tamanho do cardume (ver Weetman *et al.*, 1998).

O pequeno aumento da dispersão dos peixes, embora não significativo, relacionado com o aumento da temperatura deverá estar relacionado com o efeito desta variável no aumento da actividade locomotora. Os resultados referidos por Carvalho (2001) ao estudar os

padrões de actividade diurna, a diferentes temperaturas, em cativeiro, da boga-portuguesa (*Chondrostoma lusitanicum*) apontam também nesse sentido.

A manutenção dos cardumes depende dos sistemas mecanosensoriais e visuais dos peixes (Partridge & Pitcher, 1980; Fuiman & Magurran, 1994) e o seu desmembramento a baixas intensidades luminosas poderá estar associado a limitações visuais (Higgs & Fuiman, 1996; Milne *et al.*, 2005) que ocorrem durante o período nocturno.

A visão é o sistema principal que define o posicionamento dos peixes no cardume (Partridge & Pitcher, 1980). Em consequência a formação e manutenção dos cardumes de ruivaco estará dependente da presença de luz, durante o período diurno, que possibilita a cada indivíduo visualizar os seus pares, condição essencial para a constituição dos cardumes.

A associação dos peixes em cardume permite um aumento da vigilância perante potenciais predadores mas também possibilita uma variedade de táticas de evasão desses mesmos predadores (Pitcher, 1986; Magurran, 1990, Lima, 1998). Adicionalmente, os peixes associados em cardume exploram os habitats mais eficazmente, passam mais tempo à procura de alimento, apesar da ameaça de predadores, aumentando assim a probabilidade de encontrarem alimento (Pitcher, 1986).

O ruivaco parece então adoptar uma estratégia gregária, durante o período diurno, que lhe permite obter uma defesa contra os predadores como também possibilita uma maior eficácia na detecção de alimento. Durante o período nocturno os cardumes de ruivaco desmembram-se, os peixes dispersam-se e voltam a reunir-se de novo na presença de luz.

Contudo, observações efectuadas no campo (Maia & Valente, dados não publicados) através de um sistema de controlo de movimentos (ver Maia & Valente, 2004) revelaram capturas diárias, durante o período nocturno, de vários indivíduos. A metodologia utilizada não permitiu contudo averiguar se os peixes, na altura da captura, se deslocavam isoladamente ou em cardumes. Seria interessante analisar se a actividade locomotora evidenciada neste estudo, durante o período nocturno, corresponderá no campo ao movimento de cardumes ou de indivíduos isolados. Os resultados em laboratório mostram que, na ausência de luz, ocorre um desmembramento dos cardumes e uma dispersão dos peixes pelo aquário, mas é difícil extrapolar para o meio natural se o movimento ou as deslocações dos peixes, durante o período nocturno, ocorrem individualmente.

4.3. Distribuição vertical na coluna de água

Os principais resultados indicam que os peixes se localizam preferencialmente junto ao substrato durante o dia e que, durante a noite, distribuem-se por toda a coluna de água ocupando com mais frequência os níveis superiores, a meia água ou à superfície. A análise dos resultados, em relação ao efeito da temperatura, revela ainda que os peixes se situam mais junto ao substrato a altas temperaturas (21,9 °C) e que procuram com mais frequência os níveis superiores da coluna de água a temperaturas mais baixas (9,6 °C e 15,4 °C), especialmente durante o período noturno.

A alternância do dia e da noite pode induzir nos peixes mudanças no seu comportamento e ritmos de actividade (Helfman, 1986). O ciclo nictemeral da distribuição vertical dos peixes na coluna de água tem sido pouco estudado em ecossistemas lóticos (Kubecka & Duncan, 1998). Contudo, vários autores têm estudado as preferências de habitat num ciclo de 24 horas, em que a profundidade tem sido uma das variáveis em estudo (ex.: Clough & Ladle, 1997; Heggenes *et al.*, 1999; Bremset, 2000; Crook *et al.*, 2001).

O posicionamento dos peixes junto ao substrato durante o dia poderá estar relacionado com a defesa contra os predadores, visto a coloração do ruivaco se confundir com o substrato, ao permanecerem no nível mais profundo, evitando assim a predação por aves piscícolas, como o guarda-rios (*Alcedo atthis*) que tem de mergulhar para capturar as presas podendo atingir até um metro de profundidade (Cramp, 1985), ou como a garça-real (*Ardea cinerea*) que captura as presas através de movimentos e golpes rápidos com o bico e por vezes também nada e mergulha (Cramp, 1977).

A utilização dos níveis mais à superfície, durante o período noturno, poderá reflectir um comportamento relativo a uma diminuição do risco de predação por predadores visuais que permite ao ruivaco explorar toda a coluna de água em busca de alimento, nomeadamente de organismos em deriva que geralmente atingem o seu ponto alto durante a noite.

O recurso a habitats em águas superficiais, durante o período noturno, é também referido por Crook *et al.* (2001) para espécies ciprinícolas (*Cyprinus carpio* e *Macquaria ambigua*) que durante o dia preferem habitats com águas mais profundas.

O estudo de Kubecka & Duncan (1998), no rio Tamisa, mostra que os peixes, na sua maioria ciprinídeos, ocupam preferencialmente os estratos mais profundos junto ao substrato, durante o dia, e que durante a noite se deslocam para a superfície junto às margens do rio.

A preferência do ruivaco pela zona mais próxima do substrato a altas temperaturas (21,9 °C), durante o período noturno, e uma diminuição significativa na utilização dos níveis

superiores da coluna de água relativamente às outras temperaturas em estudo (9,6 °C e 15,4 °C) poderá traduzir a elevada actividade locomotora exibida durante o período diurno e uma consequente necessidade de abrandamento e repouso.

A actividade locomotora do ruivaco diminui significativamente durante o período nocturno a altas temperaturas (21,9 °C), o que coincide com a utilização preferencial do nível mais próximo do substrato. Os peixes, contudo, não deixam de estarem activos e de procurar, embora com menos frequência, os níveis superiores da coluna de água, o que poderá reflectir um comportamento, no meio natural, de capturar presas de deriva que são normalmente consumidas a estas temperaturas (Valente, 1993; Lobón-Cerviá & Rincón, 1994).

A utilização, com maior frequência, dos níveis superiores da coluna da água durante o período nocturno, às temperaturas de 9,6 °C e de 15,4 °C, reflectirá, eventualmente, a menor actividade locomotora manifestada durante o dia e a opção do ruivaco em explorar todos os níveis da coluna de água durante a noite. Como já acima mencionado, este comportamento poderá estar relacionado, no meio natural, com a necessidade de captura de organismos em deriva que geralmente são mais abundantes durante a noite (Waters, 1962; Müller, 1974; Brittain & Eikeland, 1988).

5. Conclusões

Os resultados obtidos com as experiências realizados com o ruivaco, *Chondrostoma oligolepis*, mostram que parece utilizar diferentes estratégias comportamentais sob o efeito das variáveis em estudo, a temperatura e os diferentes períodos do dia.

Constatamos que o ruivaco a baixas temperaturas (9,6 °C) exhibe, durante os períodos do dia, uma baixa actividade locomotora, permanece junto ao substrato e manifesta um alto nível de agregação, por vezes em cardume. Por outro lado, durante a noite, o seu comportamento inverte-se passando a exhibir uma alta actividade locomotora, os cardumes desmembram-se fazendo com que os peixes se dispersem por todos os níveis da coluna de água, especialmente e com significado estatístico pelos níveis mais superficiais.

À temperatura de 15,4 °C, características da estação primaveril, os peixes, durante o dia, permanecem, preferencialmente, junto ao substrato revelando um comportamento gregário mas exibem um aumento da actividade locomotora. Durante a noite, apresentam os valores mais elevados de actividade locomotora registados no conjunto das experiências, neste período do dia, os peixes dispersam-se pelo aquário e utilizam significativamente os níveis superiores da coluna de água, a meia água e a superfície.

Sob o efeito das temperaturas altas (21,9 °C), típicas do Verão, os peixes manifestam uma elevada actividade locomotora, embora exibindo um comportamento gregário e permaneçam junto ao substrato. Contudo, durante o período nocturno, ocorre uma significativa redução da actividade locomotora e os peixes, embora dispersos e utilizando toda a coluna de água, optam preferencial e significativamente por se localizarem junto ao substrato.

O ruivaco exhibe uma actividade locomotora essencialmente nocturna a baixas temperaturas e reduz a sua actividade durante o dia permanecendo em cardume e junto ao substrato. Esta estratégia parece indicar uma adaptação do ruivaco à existência de predadores visuais diurnos no seu ambiente natural e à reduzida capacidade de fuga e evasão desses mesmos predadores, devido ao seu baixo metabolismo. A preferência pelos níveis superiores da coluna de água, durante o período nocturno, espelhará uma diminuição do risco de

predação e uma opção pela captura de organismos em deriva que são mais abundantes durante a noite.

A temperaturas intermédias o ruivaco aumenta a sua actividade locomotora. À medida que a temperatura aumenta, a taxa de digestão e o metabolismo muscular do ruivaco aumentam o que implica uma maior procura de alimento e permite uma maior capacidade de fuga dos predadores, e assim puderem alimentar-se durante o período diurno onde a eficácia alimentar é maior. Contudo, o ruivaco continua activo durante a noite e utiliza os níveis superiores da coluna de água onde, no meio natural, poderá capturar organismos em deriva.

A temperaturas altas o ruivaco parece inverter o seu comportamento nictemeral. Os peixes permanecem, preferencialmente, junto ao substrato tanto de dia como de noite e tornam-se essencialmente diurnos reduzindo significativamente a sua actividade durante a noite, não deixando, porém, de explorar também os níveis superiores da coluna de água reflectindo um comportamento, no meio natural, de posicionamento na coluna de água de forma a capturar organismos em deriva.

A dispersão dos peixes observada durante o período nocturno parece reflectir a incapacidade, transversal às diferentes temperaturas em estudo, resultante das limitações visuais, de formar ou manter um comportamento em cardume.

Observamos também que, excepto em algumas situações pontuais, não existem diferenças significativas entre os diferentes períodos diurnos (manhã, princípio de tarde e fim de tarde). Julgamos ser necessário, em experiências posteriores, analisar os mesmos aspectos comportamentais, em outros períodos do dia, tais como: os períodos crepusculares (diminuindo a intensidade luminosa) e eventualmente mais um ou dois períodos durante a noite, de madrugada e no período imediatamente antes de se ligarem as luzes. Os dados recolhidos destas experiências poderão complementar os nossos resultados e esclarecer de uma forma mais adequada o efeito da intensidade luminosa no comportamento de *Chondrostoma oligolepis*.

A estratégia de vida relativa aos padrões de actividade do ruivaco, *Chondrostoma oligolepis*, parece ser, como se demonstra pela análise bibliográfica, comum a outras espécies dulciaquícolas. A continuidade nesta linha de investigação poderá averiguar até que ponto as espécies piscícolas dulciaquícolas exibem adaptações comportamentais similares perante igual variação dos parâmetros abióticos, como a temperatura e o período do dia.

Ao finalizar este trabalho gostaríamos de realçar que as interpretações que retirámos do conjunto das experiências realizadas estão limitadas à partida por vários constrangimentos, inerentes aos estudos em laboratório/cativeiro. Contudo, procurámos minimizar esses constrangimentos mediante o recurso a animais provenientes do meio natural e à sua rápida utilização nas várias experiências. Estamos convencidos que tais procedimentos poderão ter contribuído para a obtenção de dados válidos acerca do comportamento de *Chondrostoma oligolepis*, e extrapoláveis para as populações no meio natural.

De facto, só através de estudos em laboratório se conseguem isolar e controlar algumas variáveis que, de outro modo, no meio natural, seriam praticamente impossíveis de reproduzir.

Ao investigarmos separadamente os efeitos da temperatura e do período do dia, deixámos de lado outros parâmetros bióticos e abióticos, tais como: a presença de vegetação, a presença de predadores ou de outros organismos dulciaquícolas, a morfologia do rio, a existência de abrigos, o fotoperíodo, a quantidade de oxigénio ou de sais dissolvidos, a velocidade da corrente, a flutuação dos caudais, as características do substrato ou a turbidez da água.

Construir uma experiência em cativeiro, onde seja possível controlar todas estas variáveis, não será certamente fácil de implementar, mesmo que haja a possibilidade de recorrer a rios experimentais.

Todavia, o mesmo desenho experimental utilizado neste trabalho, depois de devidamente adaptado a um outro conjunto de factores ambientais, poderá fornecer mais dados sobre o comportamento de *Chondrostoma oligolepis*.

A limitação dos procedimentos laboratoriais leva-nos ainda a considerar a realização de estudos no campo, com o intuito de complementar as observações efectuadas em cativeiro.

Naturalmente o trabalho de campo implica um maior esforço humano e financeiro, mas ele também é essencial para analisar outros aspectos da biologia da espécie, tais como: o comportamento reprodutor, a composição da sua dieta ou a preferência de habitat.

Estudados numa perspectiva nictemeral e/ou sazonal poderiam ser obtidos dados que contribuiriam, certamente, para uma melhor compreensão das estratégias de vida desta espécie endémica de Portugal continental.

Uma interessante questão de investigação que ainda permanece aberta, o facto de até que ponto o “pool” genético das populações estudadas influencia as estratégias comportamentais observadas. Isto é, se as respostas comportamentais a uma determinado

conjunto de variáveis ambientais são adquiridas ou herdadas. Este problema tem sido formulado por outros autores, nomeadamente por Heggenes *et al.* (1999) em relação a *Salmo trutta* que refere que, embora a variabilidade genética das populações já tenha sido estudada, a ligação genética a determinadas características ecológicas adaptativas carece ainda de ser demonstrada.

A distribuição geográfica de *Salmo trutta* é enorme em comparação com a de *Chondrostoma oligolepis*, restrita ao território nacional, mas seria interessante analisar se as restantes populações exibem o mesmo tipo de comportamento face às condições ambientais estudadas neste trabalho.

Os resultados obtidos neste trabalho sugerem ainda que os estudos das populações piscícolas dulciaquícolas não devem ser limitados somente ao dia mas também devem incluir estudos durante o período nocturno, visto que importantes alterações comportamentais ocorrem num ciclo de 24 horas. Adicionalmente, não deve ser descurada a investigação durante os meses de Inverno que constitui um óbvio pré-requisito para uma eficaz gestão das comunidades piscícolas (Cunjak, 1996).

6. Referências bibliográficas

- Allouche, S. & Gaudin, P. (2001). Effects of avian predation threat, water flow and cover on growth and habitat use by chub, *Leuciscus cephalus*, in an experimental stream. *Oikos*, **94**: 481-492.
- Baras, E. (1995). Seasonal activities of *Barbus barbus*: effect of temperature on time-budgeting. *Journal of Fish Biology*, **46**: 806-818.
- Bennet, A. F. (1985). Temperature and muscle. *Journal of Experimental Biology*, **115**: 333-344.
- Bremset, G. (2000). Seasonal and diel changes in behaviour, microhabitat use and preferences by young pool-dwelling Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes*, **59**: 163-179.
- Brittain, J. E. & Eikeland, T. J. (1988). Invertebrate drift – a review. *Hydrobiologia*, **166**: 77-93.
- Carvalho, V. S. D. (2001). *Padrões de actividade e distribuição espacial, reprodução e desenvolvimento larvar em Chondrostoma lusitanicum* Collares-Pereira, 1980. Dissertação de Mestrado em Etologia, ISPA, 49 pp. (Policopiado).
- Clough, S. & Ladle, M. (1997). Diel migration and site fidelity in a stream-dwelling cyprinid, *Leuciscus leuciscus*. *Journal of Fish Biology*, **50**: 1117-1119.
- Cramp, S. (1977). *The Birds of Western Palearctic*, Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. (1985). *The Birds of Western Palearctic*, Vol. 4. Oxford University Press, Oxford.

- Crook, D. A.; Robertson, A. I.; King, A. J. & Humphries, P. (2001). The influence of spatial scale and habitat arrangement on diel patterns of habitat use by two lowland river fishes. *Oecologia*, **129**: 525-533.
- Cunjak, R. A. (1996). Winter habitats of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53** (suppl.1): 267-282.
- Eastbrook, C. B. & Eastbrook, G. F. (1989). ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. *Historical Methods*, **22**:5-8.
- Easton, J. & Gophen, M. (2003). Diel variation in the vertical distribution of fish and plankton in Lake Kinneret: a 24-h study of ecological overlap. *Hydrobiologia*, **491**: 91-100.
- Economidis, P. S. (2002). Biology of rare and endangered non-migratory fish species: problems and constraints. In: *Conservation of Freshwater fishes: Options for the future*. Collares-Pereira, M. J.; Coelho, M. M. & Cowx, I. G. (eds.): 81-89. Blackwell Science. Fishing News Books, Oxford, Londres.
- Eiras, J. C. (1994). *Elementos de parasitologia*. Fundação Eng. António de Almeida, Porto, 339 pp.
- Emery, A. R. (1973). Preliminary observations of day and night habits of freshwater fish in Ontario lakes. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, **30**: 761-774..
- Formigo, N. (1997). *A bacia hidrográfica do rio Âncora*. Dissertação de Doutoramento em Biologia, FCUP, 500 pp. (Policopiado).
- Fraser, N. H. C. & Metcalfe, N. B. (1997). The costs of becoming nocturnal: feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. *Functional Ecology*, **11**: 385-391.

- Fraser, N. H. C.; Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. (1993). Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London*, **B**, **252**: 135-139.
- Fraser, N. H. C.; Heggenes, J.; Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. (1995). Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Canadian Journal of Zoology*, **73**: 446-551.
- Fuiman, L. A. & Magurran, A. E. (1994). Development of predator defences in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **4**: 145-183.
- Giroux, F.; Ovidio, M.; Philippart, J. C. & Baras, E. (2000). Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout in a small stream. *Journal of Fish Biology*, **56**: 1248-1257.
- Goudswaard, P. C.; Wanink, J. H.; Witte, F.; Katunzi, E. F. B.; Berger, M. R. & Postma, D. J. (2004). Diel vertical migration of major fish-species in Lake Victoria, East Africa. *Hydrobiologia*, **513**: 141-152.
- Greenwood, M. F. D. & Metcalfe, N. B. (1998). Minnows become nocturnal at low temperatures. *Journal of Fish Biology*, **53**: 25-32.
- Guderley, H. (2004). Locomotor performance and muscle metabolic capacities: impact of temperature and energetic status. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **B**, **139**: 371-382.
- Heggenes, J.; Baglinière, J. L. & Cunjak, R. A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish*, **8**: 1-21.
- Heggenes, J.; Krog, O. M. W.; Lindås, O. R.; Dokk, J. G. & Bremnes, T. (1993). Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal in winter. *Journal of Animal Ecology*, **62**: 295-308.

- Helfman, G. S. (1986). Fish behaviour by day, night and twilight. In: *The behaviour of teleost fishes* (ed. T. J. Pitcher). pp. 366-387. Croom-Helm, Londres.
- Higgs, D. M. & Fuiman, L. A. (1996). Light intensity and schooling behaviour in larval gulf menhaden. *Journal of Fish Biology*, **48**: 979-991.
- Hiscock, M. J.; Scruton, D. A.; Brown, J. A. & Pennel, C. J. (2002). Diel activity of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in early and late winter. *Hydrobiologia*, **483**, 161-165.
- Hynes, H. B. N. (1970). *The ecology of running waters*. Liverpool University Press, Liverpool, 555 pp.
- Johnston, P.; Bergeron, N. E. & Dodson, J. J. (2004). Diel patterns of juvenile Atlantic salmon in rivers with summer water temperature near the temperature-dependent suppression of diurnal activity. *Journal of Fish Biology*, **65**: 1305-1318.
- Kubecka, J. & Duncan, A. (1998). Diurnal changes of fish behaviour in a lowland river monitored by a dual-beam echosounder. *Fisheries Research*, **35**: 55-63.
- Laguë, M. & Reeb, S. G. (2000a) Food anticipatory activity of groups of golden shiners during both day and night. *Canadian Journal of Zoology*, **78**: 886-889.
- Laguë, M. & Reeb, S. G. (2000b). Phase-shifting the light-dark cycle influences food-anticipatory activity in golden shiners. *Physiology & Behaviour*, **70**: 55-59.
- Lima, S. L. (1998). Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior*, **27**: 215-289.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 619-640.

- Lobón-Cerviá, J. & Rincón, P. A. (1994). Trophic ecology of red roach (*Rutilus arcasii*) in a seasonal stream; an example of detritivory as a feeding tactic. *Freshwater Biology*, **32**: 123-132.
- Magurran, A. E. (1990). The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish. *Annales Zoologici Fennici*, **27**: 51-66.
- Maia, C. F. Q. (2003). *Estratégias de ciclo de vida das populações de truta, Salmo trutta L. na bacia hidrográfica do rio Lima*. Dissertação de Doutoramento em Biologia, FCUP, 166 pp. (Policopiado).
- Maia, H. M. S. & Valente A. C. N. (2004). Biology of the roach (*Chondrostoma macrolepidotus*) population in the Protected Area of the Lagoons of Bertandos and of São Pedro de Arcos (Northern Portugal). *Revista de Biologia (Lisboa)*, **22**: 65-78.
- Maroco, J. (2003). *Análise Estatística, com utilização do SPSS*. Edições Sílabo. Lisboa, 487 pp.
- Metcalf, N. B. & Steele, G. I. (2001). Changing nutritional status causes a shift in the balance of nocturnal to diurnal activity in European minnows. *Functional Ecology*, **15**: 304-309.
- Metcalf, N. B.; Fraser, N. H. C. & Burns, M. D. (1998). State-dependent shifts between nocturnal and diurnal activity in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London*, **B**, **265**: 1503-1507.
- Metcalf, N. B.; Fraser, N. H. C. & Burns, M. D. (1999). Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology*, **68**: 371-381.
- Milinski, M. (1986). Constraints placed by predators on feeding behaviour. In: *The behaviour of teleost fishes* (ed. T. J. Pitcher). pp. 236-252. Croom-Helm, Londres.

- Milne, S. W.; Shuter, B. J. & Sprules, W. G. (2005). The schooling and foraging ecology of lake herring (*Coregonus artedii*) in Lake Opeongo, Ontario, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**: 1210-1218.
- Müller, K. (1974). Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**: 309-323.
- Nikolski, G. V. (1963). *The ecology of fishes*. Academic Press. Londres, 352 pp.
- Ovidio, M.; Baras, E.; Goffaux, D.; Giroux, F. & Philippart, J. C. (2002). Seasonal variations of activity pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a small stream, as determined by radio-telemetry. *Hydrobiologia*, **470**, 195-202.
- Partridge, B. L. & Pitcher, T. J. (1980). The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision. *Journal of Comparative Physiology*, **A, 135**: 315-325
- Penczak, T. & Formigo, N. (2000). Fish stocks in the Âncora River, north Portugal. Food consumption estimated with a bioenergetics model. *Fisheries Research*, **49**: 117-128.
- Piet, G. J. & Guruge, W. A. (1997). Diel variation in feeding and vertical distribution of ten co-occurring fish species: consequences for resource partitioning. *Environmental Biology of Fishes*, **50**: 293-307.
- Pires, D. F. C. (2003). *Estudo sobre a população de truta, Salmo trutta, em meio natural, com especial incidência no comportamento reprodutor*. Dissertação de Mestrado em Ecologia Aplicada, FCUP, 60 pp. (Policopiado).
- Pitcher, T. J. (1986). Functions of shoaling behaviour. In: *The behaviour of teleost fishes* (ed. T. J. Pitcher). pp. 294-337. Croom-Helm, Londres.
- Reebs, S. G. (2002). Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **12**: 349-371.

- Reebs, S. G.; Boudreau, L.; Hardie, P. & Cunjak, R. A. (1995). Diel activity patterns of lake chubs and other fishes in a temperate stream. *Canadian Journal of Zoology*, **73**: 1221-1227.
- 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. *Etologia*, **11**: 9-13.
- Robalo, J. I.; Doadrio, I.; Almada, V. C. & Kottelat, M. (2005a). *Chondrostoma oligolepis*, new replacement name for *Leuciscus macrolepidotus* Steindachner, 1866 (Teleostei: Cyprinidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **16**(1): 47-48.
- Robalo, J. I.; Sousa-Santos, C.; Almada, V. C. & Doadrio, I. (2006). Paleobiogeography of two endemic cyprinid fishes (*Chondrostoma arcasii* – *Chondrostoma macrolepidotum*) inferred from sequence data. *Journal of Heredity*, **97**(2): 143-149.
- Robalo, J. I.; Almada, V. C.; Sousa-Santos, C.; Moreira, M. I. & Doadrio, I. (2005b). New species of the genus *Chondrostoma* Agassiz, 1832 (Actynopterigii, Cyprinidae) from western Portugal. *Graellsia*, **61**(1): 19-29.
- Smith, R. J. F. (1997). Avoiding and deterring predators. In: *Behavioural ecology of teleost fishes* (ed. J-G. J. Godin). pp. 163-190. Oxford University Press, Nova Iorque.
- Valdimarsson, S. K. & Metcalfe, N. B. (1998). Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? *Journal of Fish Biology*, **52**: 42-49.
- Valdimarsson, S. K.; Metcalfe, N. B.; Thorpe, J. E. & Huntingford, F. A. (1997). Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Animal Behaviour*, **54**: 1405-1412.
- Valente, A. C. N. (1993). *Biologia e dinâmica das populações de truta-de-rio, Salmo trutta L., da bacia hidrográfica do rio Lima*. Dissertação de Doutoramento em Biologia, FCUP, 244 pp. (Policopiado).

- Waters, T. F. (1962). Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. *Ecology*, **43**: 316-320.
- Webb, P. W. (1978). Temperature effects on acceleration in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Board of Canada*, **35**: 1417-1422.
- Weetman, D.; Atkinson, D. & Chubb, J. C. (1998). Effects of temperature on anti-predator behaviour in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, **55**: 1361-1372.
- Wootton, R. J. (1990). *Ecology of teleost fishes*. Fish and Fisheries Series 1. Chapman & Hall. Londres, 404 pp.